

Особенности распределения и значение биомассы тонких корней *Picea abies* (L.) Karst. в различных экологических условиях

П.Ю. КОЛМАКОВ¹, Д.Д. ЖЕРНОСЕКОВ²

Статистически показано, что не существует достоверной корреляционной взаимосвязи между мощностью почвенного профиля и содержащейся в нем биомассой тонких корней ели обыкновенной. Нами показано, что наибольшая биомасса микоризных корневых окончаний содержится в A_d горизонте. Значение верхнего биогеоценотического горизонта заключается в том, что под воздействием микоризных корневых окончаний, гетеротрофного блока микроорганизмов, грибов из других трофических групп формируются условия, которые могут влиять на трансформацию современного ареала *Picea abies*.

Ключевые слова: *Picea abies*, микоризные корневые окончания, почвенный профиль, эктомикориза, биомасса.

It has been statistically shown that there is no reliable correlation between the soil profile thickness and the biomass of fine roots of Norway spruce contained in it. The largest biomass of mycorrhizal root endings is contained in the Ad horizon. The significance of the upper biogeocenotic horizon is that under the influence of mycorrhizal root endings, a heterotrophic block of microorganisms, and fungi from other trophic groups, the conditions are formed that can influence the transformation of the modern range of *Picea abies*.

Keywords: *Picea abies*, mycorrhizal root endings, soil profile, ectomycorrhiza, biomass.

Введение. Бореальные лесные биомы занимают около 70 % земной поверхности Северного полушария. В них характерно преобладание эктомикоризных (ЕСМ)-деревьев, которые являются представителями небольшого числа родов. Особое значение играет семейство *Pinaceae*, два рода которого, *Pinus* и *Picea*, занимают обширные территории северного полушария, часто в виде монодоминантных насаждений. Бореальные леса характеризуются содержанием большого количества углерода в почвах и низкой доступностью питательных веществ для растений, особенно азота. Поэтому грибной компонент имеет решающее значение в контроле их обмена в биомах. Особенностью континуума «атмосфера-растение-почва» является то, что питательные вещества для растений поступают через биотические интерфейсы – мицелиальные системы микоризных грибов [1].

Ель европейская, как растительный компонент бореальных лесов, по площади занимает четвертое место, уступая лиственнице, сосне и березе. Для её роста и развития большое значение имеет температура почвы, с которой связана возможность и интенсивность поглощения корнями влаги, азота и элементов минерального питания. Температура дренированной почвы в ельниках таежной зоны определяет мощность корнеобитаемого слоя. В пред тундровой зоне основная масса корней сосредоточена на глубине до 20–30 см, в средней тайге – до 30–40 см, в хвойно-широколиственной зоне – до 40–50 см [2]–[3]. Средняя же глубина залегания функциональной части корневой системы ели в бореальных лесных биомах достигает 10–20 см [1].

Изучение биологических и эколого-фитоценотических особенностей формирования еловых лесов является основой развития теоретических представлений в лесоведении и лесоводстве, фитоценологии, функционировании лесных фитоценозов [2].

Цель исследования – оценить взаимосвязь биомассы микоризных корневых окончаний ели обыкновенной с толщиной почвенного профиля в различных экологических условиях.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**: выявить закономерности распределения биомассы тонких корней по горизонтам почвенного профиля в различных экологических условиях; объяснить возможную причину распределения биомассы тонких корней по почвенным горизонтам; сформулировать роль эколого-трофической группы «микоризообразователи» в формировании современного ареала распространения ели обыкновенной.

Материал и методы исследования. Использовалась методика пробных площадей в еловых ассоциациях естественного и искусственного происхождения в натуральных своих грани-

цах [4]. Описания в естественных границах лесных сообществ проводились в двух зонах: фоновой и импактной [5]. Данные таксационной характеристики представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Характеристика сообществ с *Picea abies*

Параметры сравнения	Фоновая зона д. Щитовка	Импактная зона г. Витебск
Местоположение	Витебский лесхоз, Осиновское лесничество. Квартал 79, выдел 5	г. Витебск, пр-т Московский 55°10'40" N 30°13'34"E
Назначение	Леса вокруг лечебных и оздоровительных объектов	Городские зеленые насаждения
Происхождение	Естественное	Искусственное
Тип почвы	Дерново-подзолистая	Дерново-подзолистая
Тип лесного участка	Ельник-кисличник	Ельник разнотравно-злаковый
Состав древостоя	6Е2С1Б1Ос (смешанный)	10Е (чистый)
Класс возраста	II	II

Отбор проб производили стальным цилиндром на глубину примерно 20 см в проекции крон ели обыкновенной, представляющей индивидуальную консорцию модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» (рисунок 1) [6]. Далее материал обрабатывался с использованием стационарных и экспериментальных методов [4]. Разбор тонких корней осуществлялся по почвенным горизонтам (рисунки 2, 3). Перед взвешиванием тонкие корни предварительно промывали водопроводной водой, а затем дистиллированной, чтобы удалить минеральную почву. Материал фиксировался в 70 % спирте. Пробоподготовка фотопротоколировалась, а исходные биометрические данные заносились в специализированную базу для дальнейшего статистического анализа при помощи программного пакета StatPlus [7].



Рисунок – 1 Стальной цилиндр (пробоотборник)

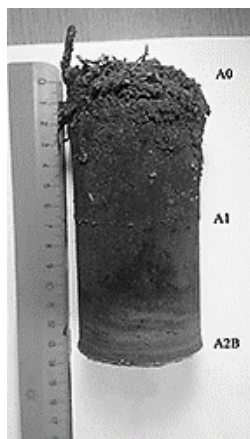


Рисунок – 2 Почвенный профиль (фоновая зона)



Рисунок – 3 Уплотненный почвенный профиль (импактная зона)

Химический анализ почвенных профилей по стандартным методикам выполнялся в химико-экологической лаборатории Белорусской государственной орденов Октябрьской Революции и Трудового Красного Знамени сельскохозяйственной академии [8]–[10].

Результаты и их обсуждение. При физической разборке почвенных профилей на почвенные горизонты были выявлены морфологические различия. Фоновая зона: – A_d органоминеральный (гумусо-аккумулятивный) горизонт хорошо аэрированный, насыщенный биомассой микоризных корневых окончаний; – A_1 более уплотненный и менее аэрируемый гумусовый горизонт с преобразованием суберина, лигнина, лигноцеллюлозы и целлюлозы, содержанием некоторого количества микоризных корневых окончаний; – A_{2B} горизонт вымывания (элювиальный, переходный) уже органоминеральный, иногда с единичными вкраплениями тонких корней (рисунок 2). Импактная зона: A_d органоминеральный (гумусо-аккумулятивный) горизонт отсутствует как таковой или четко не определим; A_n условный гумусовый горизонт, нарушенный, искусственно насыпанный, сильно антропогенно-уплотненный, подвергающийся физическому уплотнению, содержащий весь функциональ-

ный объем микоризных корневых окончаний ели обыкновенной; В_и горизонт вымывания (элювиальный) искусственный, с неопределяемой структурой, сформированный смесью битого кирпича, шлака и песка, без содержания тонких корней (рисунок 3).

Морфологические признаки почв, особенности строения почвенного профиля, различия в вертикальных потоках вещества и энергии, особенности распределения живого вещества (корневых систем, микроорганизмов) изначально должны по-разному создавать условия формирования еловых насаждений в различных экологических условиях, как на локальном, так и на глобальном уровне.

Общий химический анализ почвы показал значительное превышение содержания железа, меди и цинка в импактной зоне по сравнению с фоновой, что является откликом влияния антропогенных (экзогенных) факторов на формирование физико-химических свойств почвенного профиля. Результаты лабораторных исследований приведены в таблице 2.

Таблица 2 – Общее содержание ионов металлов в почвах по всему профилю (мг/кг почвы) ($M \pm m$)

Тяжелый металл	ПДК металла	Импактная зона, г. Витебск	Фоновая зона, д. Щитовка
Железо, мг/кг почвы	5,0	28,47 ± 1,57	12,84 ± 1,28*
Медь, мг/кг почвы	3,0	6,46 ± 0,22	2,31 ± 0,34*
Цинк, мг/кг почвы	23,0	54,32 ± 0,93	33,04 ± 1,36*

Примечание: *P < 0,05 по сравнению с почвой, взятой в г. Витебск.

Общий анализ pH почвы профилей выявил существенные различия в значениях фоновой и импактной зонах (таблица 3). Фоновая зона с наибольшим функционалом и биомассой микоризных корневых окончаний ели обыкновенной имеет стабильно более кислую (низкую) pH среды почвы, обусловленную своим органолептическим составом (суберина, лигнина, лигноцеллюлозы и целлюлозы), подкисляющим верхний почвенный горизонт.

Таблица 3 – pH почв (общий показатель по профилю) в фоновой и импактной зонах

Проба №	Тип почвы	Импактная зона, г. Витебск		Фоновая зона, д. Щитовка	
		pH	Среда	pH	Среда
1	Дерново-подзолистая супесчаная	6,98	Нейтральная	4,48	Кислая
2	Дерново-подзолистая суглинистая	7,02		4,40	
3		6,63		4,47	

При низких pH наиболее вероятен переход соединений металлов в растворимую форму и участие их в образовании хелатных комплексов [11].

Химический анализ профилей с учетом почвенных горизонтов показал существенные различия в значениях pH среды и содержании ионов металлов между верхним, относительно хорошо аэрируемым почвенным горизонтом, и нижним элювиальным как в фоновой, так и в импактной зонах (таблица 4).

Таблица 4 – Содержание ионов тяжелых металлов в профилях с учетом почвенных горизонтов (мг/кг почвы)

Зона	№ образца	Горизонт	Результаты химических анализов								
			Орг. в-во %	pH	N %	P ₂ O ₅ мг/кг	K ₂ O мг/кг	Cu мг/кг	Pb мг/кг	Zn мг/кг	Fe мг/кг
Фоновая	1	A _d	81,53	4,01	1,37	307,0	460,0	4,4822	10,7807	62,8086	176,0690
Фоновая	2	A ₁	5,12	7,09	0,16	137,3	262,5	10,0219	11,8242	25,2167	12036,61
Фоновая	3	A ₂ B	4,59	3,47	0,10	171,6	132,0	0,7761	6,9349	1,4278	11406,66
Импактная	4	A ₁ наруш.	33,73	3,50	0,53	263,5	280,0	1,8829	12,2706	11,1475	5285,97
Импактная	5	A ₂ B наруш.	8,14	6,74	0,25	236,2	263,0	15,2814	14,5419	39,1961	14098,40

В гумусовом и гумусово-аккумулятивном горизонтах при стабильно низком значении pH среды и значительном содержании органического вещества (микроорганизмов, живых микоризных корневых окончаний, остатков разложившихся и неразложившихся соединений суберина, лигнина, лигноцеллюлозы и целлюлозы) численно выделяются значения содержания ионов металлов, соединений азота, фосфора и калия (таблица 4). Это говорит о важном функционально-физиологическом значении верхних почвенных горизонтов A_d и A₁, сфор-

мированных уже под влиянием не только абиотических, но и биотических факторов: блока аэробных микроорганизмов, функционала микоризных корневых окончаний, подстилочных и гумусовых сапротрофов, ксилотрофов, почвенных беспозвоночных. Происходит с течением времени формирование жизненно важного для ели обыкновенной верхнего почвенного горизонта с более или менее константными физико-химическими, биологическими свойствами на ранее уже сформированных в результате генезиса почвах.

Формирование со временем жизненно важного для ели обыкновенной верхнего структурированного почвенного горизонта с более или менее константными физико-химическими свойствами в итоге сопровождается на границах своего сплошного распространения и в островных местообитаниях на Полесье: высокими бонитетами еловых ассоциации [12]; приуроченностью к особенно благоприятным местообитаниям и почвам [12]; потерей облигатности консортивных связей с грибным компонентом [4], [13]; не аналогичным типажом ельников по сравнению с северной и центральной Беларусью, которые нельзя идентифицировать по общей классификации типов леса [12].

При анализе выборок из фоновой зоны не было обнаружено достоверной корреляционной связи между толщиной почвенного горизонта и измеренной биомассой тонких корней в нем (рисунки 4–6). Если анализировать почвенный профиль $A_d + A_1$ с содержанием наибольшей биомассы тонких корней, то коэффициент корреляции Пирсона ($R = 0,12$) будет статистически мал (рисунок 4). В почвенном горизонте A_d , где содержится основная биомасса тонких корней, просматривается наибольшая корреляционная связь ($R = 0,36$), но и этот показатель всё же достоверно статистически мал (рисунок 5).

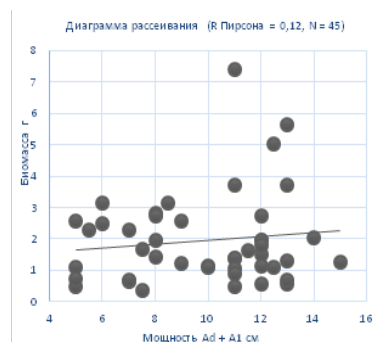


Рисунок 4 – Взаимосвязь биомассы тонких корней и мощности почвенного профиля в фоновой зоне



Рисунок 5 – Взаимосвязь биомассы тонких корней и мощности A_d горизонта почвенного профиля в фоновой зоне



Рисунок 6 – Взаимосвязь биомассы тонких корней и мощности A_1 горизонта почвенного профиля в фоновой зоне

Как видно из приведенных данных в верхнем почвенном горизонте A_d , где сосредоточена наибольшая биомасса тонких корней ели обыкновенной, помимо мицелия, содержится еще и гетеротрофный блок микроорганизмов и грибов из других трофических групп, также вкладывающих свою существенную долю, а порой еще и более значительную, в формирование вертикальных потоков вещества и энергии и в распределение живого вещества по почвенному профилю.

В рыхлом биогеоценоотическом горизонте, с хорошей аэрацией, происходит утилизация лигнина, лигноцеллюлозы и целлюлозы микроорганизмами, сапротрофными и ксилотрофными грибами [1], [14]. Имеются свидетельства об утилизации биополимеров и эктомикоризным грибным компонентом [14]. Однако способность эктомикоризных грибов деполимеризовать комплексы источников углерода гораздо ниже, чем у микробного компонента и у грибов из других трофических групп [1]. Микоризные корневые окончания являются поставщиками компонентов суберина, лигнина, лигноцеллюлозы и целлюлозы, активно подкисляющих при деполимеризации почвенный горизонт и профиль в целом. Микоризосфера в значительной степени формирует общий экологический фон почвенного горизонта и влияет на структуру сообществ микромицетов и бактерий: происходит элиминация одних представителей и замена их другими в течение определенного времени [15]. Грибной компонент по различному влияет на общий вклад в формирование органолептического почвенного горизонта для ели европей-

ской. Почвенный профиль создается в результате функционирования целого ряда компонентов биотического блока, что отражается статистически на значении коэффициента Пирсона (R) (рисунки 4–6). Мощность A_d горизонта, его физико-химические и биоценологические характеристики являются лимитирующими факторами в определении степени функциональности тонких микоризных корневых окончаний, особенно в биомах у крайних границ сплошного распространения *Picea abies* в лесотундре на севере и в Евразийской таежной зоне на юге.

В импактной зоне, на нарушенных почвах с уплотненным плохо аэрируемым почвенным профилем весь отобранный материал микоризных корневых окончаний содержался в одном почвенном горизонте A_n . Коэффициент Пирсона показывает более сильную взаимосвязь данных ($R = 0,67$) на фоне пониженной биомассы тонких корней и, по-видимому, слабой функциональной деятельности гетеротрофного блока микроорганизмов и грибов из других трофических групп. Доля вклада в деструкцию биополимеров и в формирование почвенного профиля эктомикоризным грибным компонентом, скорее всего, возрастает (рисунок 7).

Распределение агрегированных значений биомасс микоризных корневых окончаний по почвенным горизонтам и профилям не придерживаются симметричности нормального распределения (рисунки 8, 9). Агрегированные значения биомасс с высокой вероятностью своего проявления как признака зачастую могут приближаться к средним значениям. Распределение биомасс по почвенным горизонтам в данном случае может быть описано одним параметром – средним значением, которое скорее всего будет больше медианы (рисунок 10). Биомасса микоризных корневых окончаний в итоге оказывается больше в фоновой зоне в почвенном профиле, с превалированием значения в A_d горизонте.

Величины мощности горизонтов почвенных профилей в фоновой и импактной зонах имеют различия (рисунок 11), но, скорее всего, более достоверную зависимость биомассы микоризных корневых окончаний от мощности почвенного горизонта может иметь только A_d горизонт фоновой зоны. Этот параметр сравнения зависит не только от функционирования тонких корней, но и от жизнедеятельности гетеротрофного блока почвенного профиля (рисунок 5).



Рисунок 7 – Взаимосвязь биомассы тонких корней и мощности почвенного профиля в импактной зоне

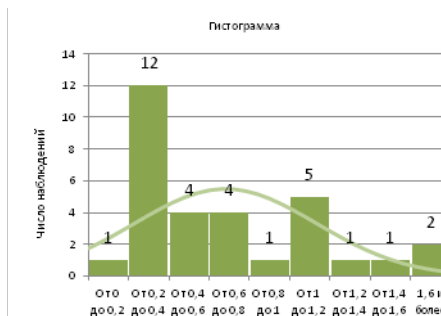


Рисунок 8 – Распределение агрегированных значений биомасс микоризных корневых окончаний в импактной зоне

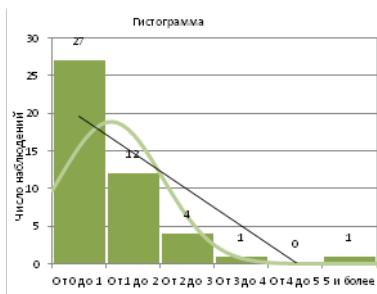


Рисунок 9 а – Распределение агрегированных значений биомасс микоризных корневых окончаний A_d горизонта в

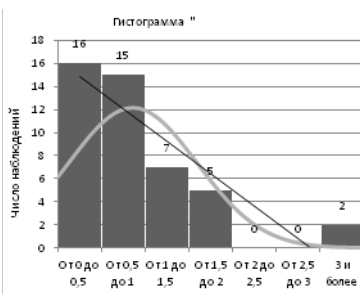


Рисунок 9 б – Распределение агрегированных значений биомасс микоризных корневых окончаний A_1 горизонта в

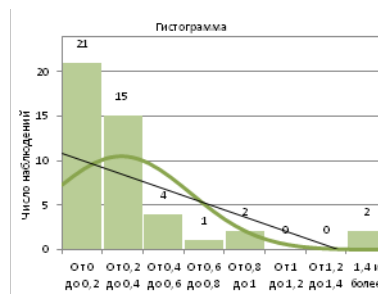


Рисунок 9 в – Распределение агрегированных значений биомасс микоризных корневых окончаний $A_2В$ горизонта

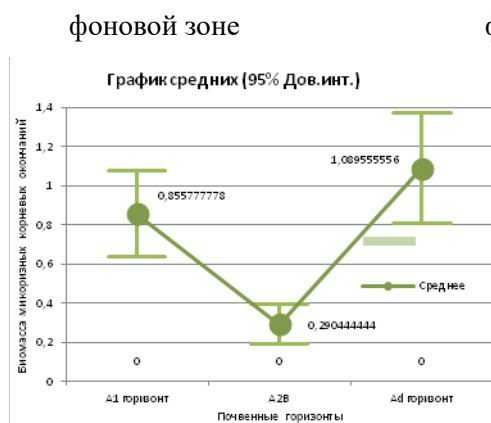


Рисунок 10 – Сравнение биомассы по горизонтам в фоновой зоне

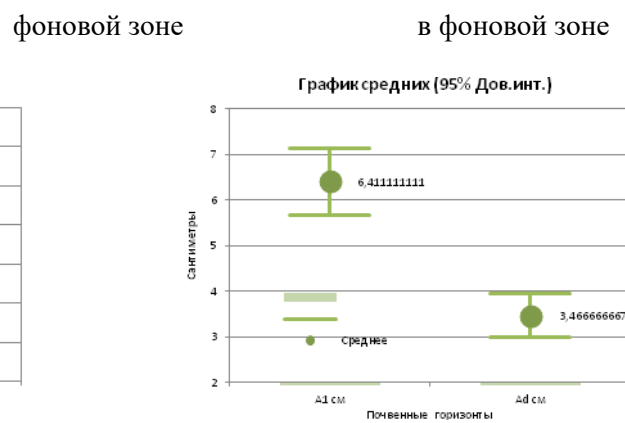


Рисунок 11 – Мощность почвенного профиля в фоновой зоне

Заключение. В результате проведенных исследований выявлено, что не существует достоверной корреляционной взаимосвязи между мощностью почвенного профиля и содержащейся в нем биомассой микоризных корневых окончаний. В формировании почвенного профиля помимо эктомикоризного компонента, по-видимому, принимают участие грибы из других трофических групп и блока микроорганизмов, обеспечивающих разложение суберина, лигнина, лигноцеллюлозы и целлюлозы.

Наибольшую биомассу микоризных корневых окончаний ели обыкновенной содержит биогеоценотический A_d горизонт, обладающий особенностями континуума «атмосфера-растение-почва».

Эколого-трофическая группа «микоризообразователи» в консортивных взаимоотношениях с елью обыкновенной помимо известной трофической функции играет не менее значимую и функционально-экологическую, обеспечивающую распространение хозяйственно-важной древесной породы в широких диапазонах экологических условий, что может быть использовано в разработке современных технологий создания высоко продуктивных еловых насаждений.

Ель обыкновенная в консортивных взаимоотношениях с грибным компонентом из эколого-трофической группы «микоризообразователи» вместе с сапротрофным блоком микроорганизмов и грибов из других эколого-трофических групп формирует верхний A_d горизонт, обладающего движущей силой изменения местообитаний и трансформации сообществ, особенно вблизи границ сплошного распространения ели обыкновенной на севере в лесотундре и на юге в Евразийской таежной зоне.

Литература

1. Read, D. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. Read, J. Leake, O. Peres-Moreno // Canadian Journal of Botany. – 2004. – Vol. 82, № 8. – P. 1243–1263.
2. Сарнацкий, В. В. Ельники : формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси / В. В. Сарнацкий. – Минск : Тэхналогія, 2009. – 334 с.
3. Барсукова, Т. Л. Биологическая устойчивость еловых лесов различного происхождения (на примере Горещкого лесхоза) / Т. Л. Барсукова, А. А. Гомолко, Я. К. Игнатъев [и др.] // Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. ; НАН Беларуси, Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси, Ботаническое общество. – Минск, 2024. – Вып. 54. – 372 с.
4. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромицетов / Л. Г. Бурова. – М. : Наука, 1986. – 221 с.
5. Колмаков П. Ю. Разнообразие и распределение тонких корней *Picea abies* (L.) Karst. по почвенному профилю в природных и антропогенных экосистемах Белорусского Поозерья / П. Ю. Колмаков, А. С. Кисова // Веснік Віц. дзярж. ун-та. – 2018. – № 2 (99). – С. 41–49.
6. Беклемишев, В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюллетень московского общества испытателей природы, отделение биологии. – 1951. – Т. 56, вып. 5. – С. 3–30.
7. AnalystSoft : StatPlus для Windows [Electronic resource]. – Access mode : <https://www.analystsoft.com/ru/products/statplus/>. – Date of access : 17.03.2025.
8. Аринушкина, Е. В. Руководство по химическому анализу почв / Е. В. Аринушкина. – М. :

МГУ им. М.В. Ломоносова, 1970. – 471 с.

9. Алексеев, Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях / Ю. В. Алексеев. – М., 1987. – 140 с.

10. Воробьева, Л. А. Химический анализ почв / Л. А. Воробьева. – М. : МГУ им. М.В. Ломоносова, 1998. – 273 с.

11. Колмаков, П. Ю. Возможные молекулярные механизмы регуляции консортивных связей в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Веснік Магіл. дзярж. ун-та ім. А.А. Куляшова. Сер. В : Прыродазнаўчыя навукі : матэматыка, фізіка, біялогія. – 2023. – № 1 (61). – С. 70–77.

12. Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1982. – 326 с.

13. Колмаков, П. Ю. Эколого-ценотическая характеристика *Russula exalbicans* (Pers.) Melzer & Zvága в растительных сообществах дубово-темнохвойных лесов Белорусско-Валдайского поозерья / П. Ю. Колмаков, О. В. Созинов // Веснік Грод. дзярж. ун-та ім. Я. Купалы. Сер. 5 : Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. – 2023. – Т. 13, № 1. – С. 98–106.

14. Каратыгин, И. В. Козволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин. – СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. – 115 с.

15. Воронина, Е. Ю. Влияние эктомикориз ели и березы на структуру комплексов почвообитающих микроорганизмов : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.24 / Е. Ю. Воронина ; МГУ им. М.В. Ломоносова. – М., 2008. – 427 л.

¹Белорусский государственный университет

²Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова

Поступила в редакцию 02.06.2025