

В. И. ШУБИН

К ВОПРОСУ О РОСТЕ СОСНЫ И ЕЛИ
НА ОРГАНИЧЕСКОМ СУБСТРАТЕ

Особенностью лесных почв является наличие сверху слоя органического вещества — подстилки. Лесоводами давно было подмечено, что между основными лесообразующими породами таежной зоны Европейской части СССР — сосной и елью — имеются различия в отношении появления и роста их всходов в зависимости от толщины подстилки.

Так, М. Е. Ткаченко (1911), изучая леса Севера, пришел к выводу о более успешном возобновлении ели по сравнению с сосной на ненарушенной подстилке. По данным С. В. Алексеева и А. А. Молчанова (1938), оптимальные условия для роста соснового самосева наблюдаются при толщине подстилки от 0,5 до 2 см, а для елового — до 3 см.

Различное отношение сосны и ели к органическому субстрату особенно хорошо выражено в их росте на гниющих стволах-колодах.

Исследования А. С. Рожкова (1904), М. Е. Ткаченко (1911), И. И. Яценко (1916), Н. Е. Декатова (1931), И. С. Мелехова (1933) и др. показали, что на тяжелых почвах в условиях избыточного увлажнения еловый самосев размещается главным образом на колодах. По данным Н. Е. Декатова (1931), ель на слабодренированных почвах отдает предпочтение гниющей древесине перед другими микрорельефными повышениями. Вместе с тем М. Е. Ткаченко (1911) отмечает, что сосновый самосев редко встречается на колодах.

Таким образом, можно сказать, что среди лесоводов общепризнана большая по сравнению с сосной приспособленность ели к росту на органическом субстрате. Насколько нам известно, в литературе еще не было попытки объяснить такую приспособленность ели особенностями ее питания.

Выяснение этого момента представляет значительный интерес как для выявления причин успешности естественного возобновления леса в зависимости от толщины подстилки, так и для решения вопросов обработки почвы, связанных с использованием подстилки.

В качестве объектов для своих исследований мы использовали самосев и сеянцы сосны и ели, выросшие на древесных колодах, а также на ненарушенной подстилке. Основное внимание уделялось изучению особенностей роста сосны и ели на колодах, которые характеризуются наиболее жесткими по сравнению с лесной подстилкой условиями для минерального питания растений.

Предварительно были обследованы корневые системы у самосева сосны и ели, встречающегося по колодам под пологом леса и на вырубках. Всего обследовано 18 экз. самосева сосны и 143 экз. самосева ели. Во всех без исключения случаях на корнях самосева обнаружены многочисленные микоризы.

В результате такого обследования мы пришли к выводу, что микотрофия является необходимым условием для роста сосны и ели



Рис. 1. Двухлетние сеянцы ели с колоды, лежащей на дренированном участке. В центре микоризный сеянец. По обе стороны от него безмикоризные сеянцы. Уменьшено в 2 раза.

на колодах. В то же время было не понятно, почему сосна, которая так же, как и ель, является сильным микотрофом, встречается на колодах редко.

Для выяснения этого весной 1952 г. производился посев сосны и ели по колодам. Для посева использовались сильно разложившиеся еловые колоды, лежащие на местах с хорошим дренажом, а также в пониженных заболоченных участках. Покров на колодах дренированных участков состоял из отмерших блестящих мхов, а в понижениях основное место принадлежало сфагновым мхам. Перед посевом семян покров сдирался граблями. Поверхность колод слегка рыхлилась.

В качестве материала для изучения роста сосны и ели на подстилке мы использовали самосев с двухлетних вырубок. Возраст основной массы самосева совпадал с возрастом сеянцев на колодах.

Осенью 1953 г. при обследовании сеянцев на колодах было отмечено их слабое развитие. У некоторых сеянцев ели даже к концу второго вегетационного периода сохранились оболочки семян (рис. 1). Правда, отдельные экземпляры сосны, росшие по краю колоды, были хорошо развиты и имели нормальную зеленую окраску хвои. Но, как выяснилось в дальнейшем, это объяснялось тем, что их корни прошли через колоду и вышли в минеральный слой почвы.

Все сеянцы сосны, корни которых не достигли почвы, имели по несколько бледно-желтых хвоинок. У их основания обычно находилась розетка из засохших бурых хвоинок (рис. 2).

У сеянцев ели цвет хвои был различным: от бледно-желтого до бледно-зеленого и нормально зеленого. Сеянцы ели с нормально зеленым цветом хвои имели лучшее развитие.

После осмотра сеянцы осторожно извлекались из колоды. В лабораторных условиях устанавливалось наличие у них микориз. Затем под малым увеличением стереоскопического микроскопа определялось относительное обилие корневых волосков.

Результаты осмотра корневых систем 33 сеянцев сосны и 119 сеянцев ели показали, что сеянцы сосны, растущие на колодах, до выхода корней в почву имели болезненный вид независимо от того, есть ли на корнях микоризы или нет. Обильного микоризообразования у них не наблюдалось. Редкие корневые волоски встречались по всей корневой системе. На корнях же сеянцев, достигших почвы, количество микориз резко увеличивалось, а корневые волоски обычно отсутствовали.

У ели до выхода корней в почву наблюдалась значительная разница в развитии сеянцев и в окраске хвои. Замечено, что появление зеленой окраски хвои и лучший рост сеянцев связаны с образованием микориз (табл. 1). Безмикоризные сеянцы ели, как правило, имели бледно-желтую окраску хвои и очень слабое развитие.

Данные таблицы 1 показывают, что микоризные сеянцы развиты в два раза лучше, чем безмикоризные. В то же время различия в относительных весах хвои, стебля и корней между ними почти нет. Следовательно, лучший рост микоризных сеянцев связан как с лучшим развитием их корней, так и с развитием надземной части, что обусловлено целостностью растительного организма.



Рис. 2. Двухлетние сеянцы сосны с колоды. Слева показан хорошо развитый сеянец, корни которого достигли почвы. Уменьшено в 2 раза.

Таблица 1

Данные по абсолютному сухому весу микоризных и безмикоризных сеянцев ели

Наличие микориз	Количество исследованных экз.	Средний сухой вес для 1 сеянца (в мг)				Относительный вес для 1 сеянца (в %)		
		хвои	ствола	корней	общий вес	хвои	ствола	корней
+	21	22,6	10,4	19,1	52,1	43,5	19,9	36,6
—	28	9,6	4,7	9,6	23,9	40,1	19,8	40,1

Как одну из особенностей в образовании микориз у растущих на колодах сеянцев ели следует отметить местное разрастание микоризных образований, в результате чего образуется один или несколько очагов микориз (рис. 1). Подобное очаговое микоризообразование мы наблюдали у двухлетних сеянцев сосны в питомнике при внесении в грядки гниющей древесины.

Чем вызвано такое распределение микоризных образований, нам не известно. При извлечении корней из колоды каких-либо заметных на глаз особенностей в субстрате около таких микоризных очагов обнаружено не было. Очаговый характер образования микориз не говорит о местном значении их для питания сеянцев. Установлено, что в определенных условиях часть корней может в десятки раз увеличивать поглощение элементов питания, обеспечивая ими все растение (Ратнер и Колосов, 1954).



Рис. 3. Двухлетние сеянцы ели с колоды, находящейся на участке с избыточным увлажнением. Справа внизу безмикоризный сеянец. Два других сеянца микоризные. Уменьшено в 2 раза.

Корневая система у сеянцев ели с колод, расположенных на дренированных местах, имела более или менее хорошо выраженный стержневой корень (рис. 1). Наоборот, сеянцы с колод, расположенных в макропонижениях, имели только поверхностные корни (рис. 3). Такое различие в форме корневых систем вызвано условиями водного режима.

Немикоризные корни сеянцев были густо покрыты корневыми волосками, чем они резко отличались от корней сеянцев сосны, имеющих редкие корневые волоски.

Осенью 1953 г. нами одновременно обследовался самосев сосны и ели на вырубках. Среди самосева встречались слаборазвитые экземпляры с бледно-зеленой хвоей и хорошо развитые экземпляры с зеленой хвоей. Особенно много самосева с бледно-зеленой хвоей обнаружено на тракторных волоках между колеями, где слой органических остатков достигал 15—20 см. Для осмотра корней было выкопано 56 экз. самосева сосны и 90 экз. самосева ели в основном двухлетнего возраста. При выкопке было замечено, что самосев сосны, корни которого не достигли минерального слоя почвы, имел слабое развитие и более бледный цвет хвои. Если корни достигали минерального слоя почвы, то состояние таких экземпляров самосева сосны

заметно улучшалось. При росте корней в подстилке у самосева сосны отсутствовали длинные боковые корни, а стержневой корень был всегда хорошо развит. У самосева ели также, как и у сеянцев ели, растущих на колодах, можно наблюдать зеленую окраску хвои до выхода корней из подстилки в минеральный слой почвы. У такого самосева корневая система состояла из длинных боковых корней со слабо выраженным стержневым корнем. Микоризы встречались по всей корневой системе. Местных разрастаний микориз, какие были отмечены у сеянцев ели, выросших на колодах, не наблюдалось. В отношении корневых волосков, при росте корней в подстилке, следует отметить более обильное развитие их на корнях самосева ели по сравнению с самосевом сосны.

Полученные данные подтверждают вывод, сделанный нами в результате предварительного обследования, о том, что нормальный рост ели и сосны на колодах связан с явлением микотрофии. Переход к микотрофии обеспечивает им возможность длительное время расти на органическом субстрате, не страдая от недостатка в элементах минерального питания. В условиях нашего опыта такой переход наблюдался во многих случаях у двухлетних сеянцев ели, но отсутствовал у сеянцев сосны. Это указывает на наличие у ели каких-то биологических особенностей, позволяющих ей, в отличие от сосны, при росте на колодах относительно свободно вступать в нормальные взаимоотношения с грибом-симбионтом. По нашему мнению, такая особенность заключается в способности ели к более энергичному по сравнению с сосной поглощению корневой системой элементов питания из органического субстрата. Внешне это проявляется в том, что корневые волоски у ели гуще и длиннее, чем у сосны, а следовательно, больше и поверхность соприкосновения корневой системы с субстратом. На огромное значение в минеральном питании растений контакта между корневыми волосками и частицами почвы указывал еще К. А. Тимирязев (1876). При росте на колодах сеянцы ели, обладая густой сетью корневых волосков, активно воздействуют на субстрат корневыми выделениями и извлекают из него элементы питания и воду. Возможно, что значительная часть элементов питания поглощается в форме простых органических соединений.

Способность высших растений к поглощению органических соединений экспериментально доказана работами А. А. Курсанова (1954) и Н. А. Красильникова (1952, 1954).

В данном случае может иметь значение способность высших растений к ферментативному расщеплению органических веществ до минеральных и использование последних по мере их высвобождения (Ратнер и Колосов, 1954). Элементы питания поглощаются в таких количествах, что для синтезируемых органических соединений хватает не только для поддержания медленного роста сеянцев ели, но и для удовлетворения потребностей микоризообразующих грибов.

Образование микориз способствует дальнейшему усилению активности корневой системы в извлечении ею элементов питания из органического субстрата, так как, согласно исследованиям В. Ф. Купревича (1952), корни, имеющие микоризы, по богатству ферментов приближаются к гетеротрофным организмам. Это изменение в корневом питании отражается на надземной части сеянцев. Хвоя их приобретает зеленый цвет, увеличивается количество хвоинок, что в свою очередь активизирует процессы фотосинтеза. В итоге улучшается рост микоризных сеянцев.

Основываясь на высказанном соображении, мы объясняем отсутствие обильного микоризообразования у семян сосны в нашем опыте тем, что их корневая система была не в состоянии извлекать из гниющей древесины элементы питания в количествах, обеспечивающих продуктами синтеза микоризообразующие грибы. Поэтому хотя и наблюдалось образование единичных микориз, но вследствие недостаточного притока ассимилятов дальнейшей стимуляции микоризообразования не происходило.

То, что недостаточный приток в корни ассимилятов задерживает микоризообразование, было экспериментально доказано Е. Бьеркманом (Björkman, 1949). В его опытах кольцо, наложенное на ствол и препятствующее оттоку ассимилятов в корни, вызвало ослабление микоризообразования. По мнению А. П. Щербакова и Е. Н. Мишустина (1950), а также Н. В. Лобанова (1953), ослабление микоризообразования, наблюдающееся у семян древесных пород при внесении азотных удобрений, также вызывается расходом углеводов на синтез белков, в связи с чем их не хватает для питания гриба-симбионта.

Появление единичных микориз не отразилось положительно на росте и общем состоянии семян, в частности, на ассимиляционном аппарате. На третий год почти все семена сосны на колодах погибли. Немногие оставшиеся к этому времени семена имели такой болезненный вид, что трудно было рассчитывать на их дальнейшее существование. Вместе с тем встречаемость на колодах, хотя и редкая, нормально растущего самосева сосны, снабженного многочисленными микоризами, указывает на то, что в определенных условиях и сосна может переходить к микотрофии. Для выяснения этих условий требуются дальнейшие исследования.

Результаты обследования самосева сосны и ели на непораненной подстилке также свидетельствуют о наличии у ели преимуществ перед сосной к извлечению элементов питания из органического субстрата. Но, как и следовало ожидать, в данном случае оно проявилось гораздо слабее по сравнению с опытными посевами на колодах. Объяснить это можно только тем, что в лесной подстилке содержится гораздо больше различных продуктов разложения органических веществ, чем в древесных колодах, как в виде органо-минеральных, так и минеральных соединений.

Заканчивая разбор затронутого вопроса, можно сказать следующее: нормальный рост сосны и ели на колодах связан с переходом их к микотрофному питанию. У семян ели такой переход осуществляется значительно легче, чем у семян сосны. Нам представляется вероятным, что основной причиной затрудненного перехода семян сосны к микотрофии при росте их на колодах является слабая способность корневой системы к извлечению элементов питания из органического субстрата.

Гниющая древесина значительно беднее лесной подстилки элементами минерального питания. Поэтому приспособленность ели к росту на колодах свидетельствует о том, что в основе выделения оптимальной для возобновления ели на вырубках толщины подстилки лежат неблагоприятные физико-химические условия для появления и роста всходов, а не ограничения в элементах минерального питания.

Проведенные наблюдения показывают, что всходы сосны при росте на слаборазложившейся подстилке могут страдать от недостатка элементов питания.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев С. В. и Молчанов А. А. Сплошные рубки на Севере. Изд. АН СССР, 1938.
- Декатов Н. Е. Влияние микрорельефа на возобновление ели. Исследования по лесоводству. Сельхозгиз, 1931.
- Красильников Н. А. Роль микроорганизмов в дополнительном питании растений. Успехи современной биологии, т. 33, № 3, 1952.
- Красильников Н. А. Микробы-антагонисты и антибиотические вещества, как факторы устойчивости растений к инфекции. ДАН СССР, т. ХСIV, № 6, 1954.
- Купревич В. Ф. О физиологической роли микоризы. Труды компл. науч. экспед. по попр. полезащит. лесоразведения, т. 2, вып. 2, 1952.
- Курсанов А. А. Физиология растений и ее роль в развитии растениеводства. Природа, № 7, 1954.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. Советская наука, 1953.
- Мелехов И. С. Возобновление ели на гарях. Лесное хоз. и лесн. пром., № 10, 1933.
- Ратнер Е. И. и Колосов И. И. Корневое питание растений и новые методы его исследования. Природа, № 10, 1954.
- Рожков А. С. Из удельных северных лесов. Лесной журнал, 1904.
- Тимирязев К. А. Жизнь растения. IV. Корень. Русский вестник, 125, 1876.
- Ткаченко М. Е. Леса Севера. Труды по лесному опытному делу в России, вып. 25, 1911.
- Щербаков А. А. и Мишустин Е. Н. Условия питания, как средство ускорения роста дуба и развития микоризы на его корнях. Агробиология, № 2, 1950.
- Яценко И. И. К характеристике еловых лесов в Петроградской губернии. Лесной журнал, № 9—10, 1916.
- Björkman E. The Ecological Significance of Ectotrophic Mycorrhizae Association in Forest Trees. Sv. bot. Tidskr. 43. 1949.