

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН
ИНСТИТУТ ЛЕСОВЕДЕНИЯ РАН
ИНСТИТУТ ЛЕСА КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН
МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ ПЕРМСКОГО КРАЯ
ВСЕРОССИЙСКИЙ НИИ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА И ЗВЕРОВОДСТВА РАСХН
ГОУ ВПО «ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»
ГОУ ВПО «ПЕРМСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ
АКАДЕМИЯ»

Сборник материалов
V Международной конференции
«ИЗУЧЕНИЕ ГРИБОВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ»
(г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.)

Пермь 2009

таежных и горно-таежных лесов России. Такими видами являются: трутовик Гартига (*Phellinus hartigii*), гименохете кроваво-красная (*Hymenochaete mougeotii*), трутовик смолистый (*Ischnoderma resinotum*), сыроежка синяя (*Russula azurea*), *Gloeophyllum abietinum*, *Postia placenta*, трутовик оранжевый (*Pycnoporellus fulgens*) и др.

Таким образом, наибольшее количество грибов было найдено в формации широколиственно-темнохвойного и сосново-широколиственных лесов.

Наряду с указанными видами есть виды, которые были выявлены ранее или обнаруженные в последние годы, степень редкости которых необходимо уточнять с возможным последующим включением их в Красную книгу РТ следующего издания. Это: *Boletus depilatus* Redeuilh, *Calocybe ionides* (Bull.) Donk, *Caloscypha fulgens* (Pers.) Boud., *Cudonia circinans* (Pers.) Fr., *Fomitopsis cajanderi* (P. Karst.) Kotl. & Pouzar, *Geastrum melanocephalum* (Czern.) V.J. Staněk, *Geastrum striatum* DC., *Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki, *Gloeoporus pannocinctus* (Romell) J. Erikss., *Hericium cirrhatum* (Pers.) Nikol., *Ischnoderma benzoinum* (Wahlenb.) P. Karst., *Junghuhnia luteoalba* (P. Karst.) Ryvarde, *Leptoporus mollis* (Pers.) Qué., *Morchella esculenta* (L.) Pers., *Mutinus ravenelii* (Berk. & M.A. Curtis) E. Fisch., *Mycenastrum corium* (Guers.) Desv., *Phaeolepiota aurea* (Matt.) Maire, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. *Physisporinus vitreus* (Pers.) P. Karst., *Pluteus romellii* (Britzelm.) Lapl., *Postia leucomallella* (Murrill) Jülich, *Postia tephroleuca* (Fr.) Jülich, *Skeletocutis stellae* (Pilát) Jean Keller.

Необходимо отметить, что большинство из них уже включено в различные региональные Красные книги РФ.

Список литературы

Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы. / Мин. Экологии и природных ресурсов РТ. Гл. ред. А. И. Щеповских. Казань: Природа, 1995. С. 424 – 446.

Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы. Издание второе. / Мин. экологии и природных ресурсов РТ. Гл. ред. А. И. Щеповских. Казань: Идель – Пресс, 2006. 832 с.

Мурашкинский, К.Е. Горно-таежные трутовики / К.Е. Мурашкинский // Труды Омск. с.-х. ин-та. Т. 17. 1939. С. 173 – 179.

Мухин, В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины / В.А. Мухин. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 232 с.

Паламарчук, А.С. Зависимость видового состава, разнообразия трутовых грибов от фитоценозов и эдафических условий / А.С. Паламарчук, Г.Л. Паламарчук, Л.И. Елисева // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Пермь, 1976. С. 118 – 119 (Уч. зап. ПГПИ; Т. 150).

Томилини, Б.А. Грибы некоторых типичных фитоценозов амурской подтайги. / Б.А. Томилини // Ботанический журнал. 1962. Т. 47. № 8.

ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ЭФФЕКТИВНОГО СИМБИОЗА ЛЮЦЕРНЫ ХМЕЛЕВИДНОЙ С ГРИБОМ АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ *GLOMUS INTRARADICES*

Юрков А.П.¹, Якоби Л.М.¹, Румянцева Т.Б.¹, Степанова Г.В.², Кожемяков А.П.¹,
Белимов А.А.¹, Дзюбенко Н.И.³, Завалин А.А.⁴

¹ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии РАСХН, Санкт-Петербург–Пушкин, Россия; ²ГНУ ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, Москва, Россия; ³Всероссийский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова; ⁴ГНУ ВНИИ агрохимии им. Д.Н.

Прянишникова, Москва, Россия

e-mail: yurkovandrey@yandex.ru

Yurkov A.P., Jacobi L.M., Roumjantseva T.B., Stepanova G.V., Kojemyakov A.P.,
Belimov A.A., Dzyubenko N.I., Zavalin A.A.

EFFECTIVE SYMBIOSIS DEVELOPMENT OF BLACK MEDIC AND ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGUS *GLOMUS INTRARADICES*

On the background of low content of available phosphorus in soil the authors estimate the intrapopulation polymorphism of two wild growing populations and two cultivar-populations of *Medicago lupulina* on productivity, mycorrhization and symbiotic efficiency with *Glomus intraradices*. As a result leading role of host plant in controlling the mycorrhiza formation and symbiotic efficiency was shown. Dynamics of characteristics of mycorrhization, productivity and photosynthesis intensity was studied in spring black medic (laboratory plant line). The influence of various exogenous plant growth regulators on plant and mycorrhiza development was investigated in condition of low phosphorus level in soil. Using this plant, three *myc*-mutants lines was obtained by ethyl methanesulfonate mutagenesis.

Люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina* L.) относится к микотрофным растениям, образует арбускулярную микоризу (АМ) с грибами типа *Glomeromycota*. Этот вид имеет широкий ареал распространения в природе, произрастает на почвах с низким содержанием доступного для питания азота и фосфора. Нами исследован внутривидовой полиморфизм 2-х дикорастущих популяций и 2-х сортопопуляций люцерны хмелевидной по эффективности симбиоза с *Glomus intraradices* (таблица) и интенсивности микоризообразования на почве с низким уровнем доступного фосфора (Юрков с соавт., 2007).

Таблица

Коэффициенты вариации (%) показателей продуктивности растений

Популяция	Высота		Кустистость		Биомасса	
	-АМ	+АМ	-АМ	+АМ	-АМ	+АМ
Мира	29	61	38	21	39	39
Павловская	43	78	61	39	53	89
Юнтоловская	39	65	53	39	58	57
ВИК32	32	10	47	12	60	29

Примечание: +АМ и -АМ – растения с/без АМ, соответственно. Значения в ячейках, выделенных серым цветом, указывают на наличие внутривидового полиморфизма люцерны хмелевидной (достоверные различия контроля и опыта).

Исследования показали, что по показателям продуктивности наиболее полиморфными популяциями оказались сп. ВИК32 и п. Павловская. Полиморфизм по эффективности симбиоза с *G. intraradices* проанализирован на 45 линиях п. Павловская. Установлена высокая вариабельность симбиотической эффективности (по коэффициентам вариации – CV), рассчитанной по сухой массе корней и надземных частей растений, она составила $79.8 \pm 8.4\%$ и $70.9 \pm 7.5\%$, соответственно. В то же время вариабельность по показателям микоризообразования была значительно ниже и составила: $CV_F = 10.2 \pm 1.1\%$, $CV_M = 15.0 \pm 1.6\%$, $CV_m = 8.8 \pm 0.9\%$, $CV_A = 28.5 \pm 3.0\%$, $CV_a = 29.4 \pm 3.1\%$, $CV_B = 25.5 \pm 2.7\%$, $CV_b = 18.4 \pm 1.9\%$. Оценка корней по показателям микоризообразования проведена методом световой микроскопии (Trouvelot et al., 1986). Результаты анализа растений в фазу кущения – начала стеблевания показали, что корреляция между показателями микоризообразования и сухой массой (В) растений была существенной: $r_{B-F} = +0.67$, $r_{B-a} = -0.73$, $r_{B-b} = +0.66$.

Инокуляция грибом повышала содержание фосфора в растениях в среднем для популяции в 2.3 раза ($CV_P = 26.4 \pm 2.8\%$). Тем не менее не было выявлено значимой корреляции (по линейным коэффициентам корреляции – r) между содержанием фосфора в растении и показателями микоризообразования (например, $r_{P-F} = -0.38$, $r_{P-a} = +0.38$, $r_{P-b} = +0.33$). Эти данные свидетельствуют в пользу того, что АМ оптимизирует

фосфатное питание растений, поддерживая содержание этого энергетически важного элемента на оптимальном для развития растений уровне (одинаково как у симбиотически низкоэффективных, так и у высокоэффективных).

Изучение влияния АМ на рост и развитие люцерны проведено на быстрорастущей линии S9m2. Линия была отселектирована из сортопопуляции – сп. ВИК32. Растения этой популяции имеют признаки карликовости при выращивании на стерилизованной почве с низким содержанием доступного для питания фосфора. Напротив, инокуляция грибами арбускулярной микоризы (АМ) или внесение в почву фосфорного удобрения обеспечивает им нормальный рост и развитие (Юрков и др., 2007). Была проведена оценка динамики показателей микоризации, продуктивности и интенсивности фотосинтеза.

Микоризация растений является ранней и наступает уже на 7-е сутки от посева. К этому сроку развиваются внутрикорневые гифы и арбускулы. Начало развития везикул зарегистрировано на 12-е сутки от посева. Отмечено, что при появлении боковых корней первого порядка происходило проникновение гриба в корни; при образовании боковых корней второго порядка наблюдалось активное развитие арбускул. Интенсивность микоризации возрастала до начала фазы стеблевания. Но с развитием стебля у растений наблюдалось достоверное снижение встречаемости микоризы в корнях, а также обилия арбускул и везикул. Затем через неделю было отмечено восстановление уровня микоризации. Таким образом, развитие АМ тесно скоординировано с развитием растения-хозяина.

Первичный отклик на микоризацию по аккумуляции фосфора в надземных частях и корнях зафиксирован на 14 сутки от посева. Наряду с усилением фосфатного питания микоризация растений приводила к росту показателей работы ассимиляционного аппарата растений. Прибавка по содержанию хлорофилла “а” у растений с АМ в сравнении с контрольными к 28^м сут (фаза стеблевания) достигла 75%, по содержанию хлорофилла “b” – более 50%, по суммарному содержанию каротиноидов – более 100%, по содержанию рибулезобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (*РУБИСКО*) – более 40%. Отклик растений по этим показателям зарегистрирован на 21, 28, 21 и 14^е сут от посева, соответственно. Отклик растений на микоризацию по накоплению биомассы как надземных частей, так и корней выявлен на 21^е и 28^е сутки от посева, соответственно. Таким образом, результаты исследования показали, что микоризация способствовала усилению работы фотосинтетического аппарата люцерны.

Яровая люцерна хмелевидная использована также в качестве объекта для изучения генетического контроля со стороны растения – хозяина за развитием арбускулярной микоризы и становлением эффективного симбиоза. Растение диплоидное, самоопыляемое. Выбор был обусловлен главным образом тем, что в условиях низкого уровня доступного для питания растений фосфора в почве без микоризации, яровая люцерна хмелевидная имеет признаки карликовости. Это дает возможность отобрать мутантные растения, не образующие микоризу или мутантные растения с отклонениями в развитии микоризы, по морфологическим признакам надземных частей растений. Следует отметить, что исследования генетического контроля за становлением микоризного симбиоза ведутся с конца 80-х гг. прошлого века на мутантах растений семейства бобовых, отобранных среди мутантов по ризобиальному симбиозу, а также на спонтанных мутантах растений других семейств (Duc et al., 1989). По результатам настоящего исследования с помощью химического мутагена (этилметансульфонатом) получены три мутантные линии растений с признаками карликовости не образующие микоризу (рисунок).

Известно, что развитие растения на протяжении всей его жизни находится под контролем фитогормонов (ФГ). Кроме того, последние играют важную роль в реакции растений на внешние воздействия и формировании устойчивости растений к экстремальным условиям. В связи с этим нами была поставлена задача – изучить роль регуляторов роста в адаптации люцерны хмелевидной (линия S9m2) к низкому уровню Рд в почве, а также их влияние на развитие АМ. С этой целью проведен биотест на отзывчивость растений при обработке индолилуксусной (ИУК), абсцизовой (АБК), гиббереллиновой (ГК А₃), салициловой (СК) и 1-аминоциклопропан-1-карбоновой (АЦК) кислотами, а также 6-бензиламинопурином (6-БАП).

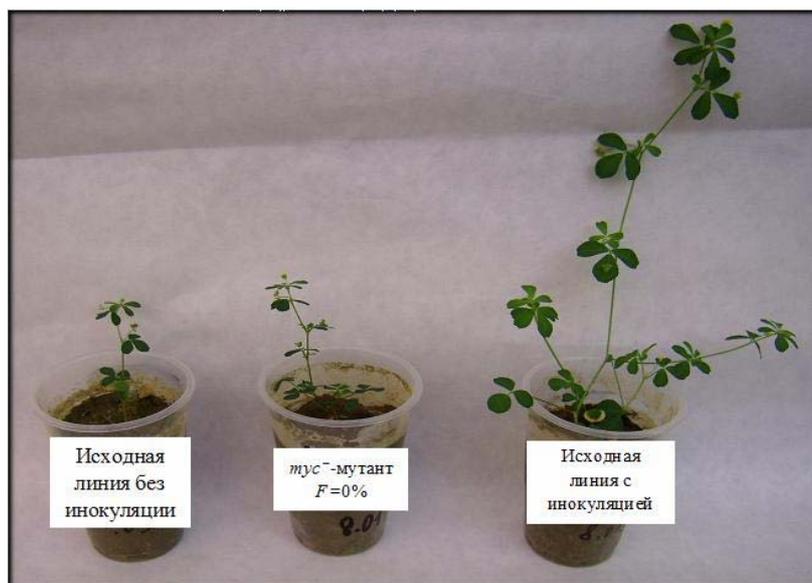


Рис. Фото *muc*⁻мутанта (в центре) на 50-е сутки от посева

Водные растворы этих веществ в различных концентрациях вносили в почву под растения по 20 мл на сосуд через каждые трое суток. Учет проведен в фазу бутонизации.

Достоверно установлено, что 10^{-4} М ГК вызвала удлинение черешков листьев, междоузлий, а также стеблей растений с АМ и без АМ в сравнении с контрольными растениями (без обработки регуляторами роста). При этом немикоризованные растения были более отзывчивые на обработку ФГ по сравнению с микоризованными растениями. Обработка гормоном приводила к значительному снижению сухой массы корней (-31.5%) у растений с АМ, но не оказывала влияния на этот показатель у немикоризованных растений. Вероятно, особенности действия ГК на корневую систему стало причиной существенного подавления развития АМ. Так, например, встречаемость микоризы (F , %) у растений в контроле составила более 80%, а при обработке ГК – лишь около 10%. Кроме того, микориза растений, обработанных ГК, характеризовалась полным отсутствием арбускул.

Обработка АБК не приводила к существенному изменению сухой массы растений, но вызвала удлинение корней у растений с АМ в сравнении с контрольными растениями. Кроме того, обработка АБК снижала встречаемость микоризной инфекции до 40% при обработке раствором в концентрации 10^{-4} М, а при 10^{-5} М – до 57% и не влияла на структуру АМ.

Обработка 6-БАП угнетала растения (в большей степени при концентрации 10^{-4} М). Это выявлено по всем показателям продуктивности. При этом имело место

замедление развития АМ, на что указывало низкое обилие везикул (в 1.5-2 раза по сравнению с контролем).

Менее выраженное отрицательное действие оказывала обработка АЦК на накопление биомассы надземных частей растений с АМ, но не влияла на растения без АМ. При этом АЦК стимулировала рост корней растений без АМ, но не влияла на рост корней растений с АМ. Анализ встречаемости микоризы и обилия арбускул в корне показал отрицательное действие АЦК в концентрации 10^{-5} М на эти показатели.

Обработка ИУК в концентрации 10^{-6} М способствовала повышению урожайности надземных частей микоризованных и немикоризованных растений. Наибольшие показатели сухой массы листьев и стеблей в опыте получены в варианте с АМ. Отмечено положительное действие 10^{-6} М ИУК на рост корней растений без АМ. Также выявлен незначительный отрицательный эффект ИУК на интенсивность микоризации, обилие арбускул и везикул.

СК приводила к более интенсивному развитию корней микоризованных и немикоризованных растений. Наибольшие значения в опыте по биомассе корней были получены при обработке СК немикоризованных растений. СК в концентрациях 10^{-4} М и 10^{-5} М приводила к увеличению продуктивности надземных частей немикоризованных растений и не влияла на показатели продуктивности у растений с АМ. СК в концентрации 10^{-4} М способствовала повышению интенсивности микоризации на 10% в сравнении с контролем, а в концентрации 10^{-5} М – снижению микоризации и обилия арбускул, но повышению обилия везикул, что в совокупности может свидетельствовать об ускорении развития микоризы.

Результаты свидетельствуют о том, что действие регуляторов роста на продуктивность растений имело разнонаправленный характер. Влияние регуляторов на рост надземных частей растений было слабее, чем действие АМ. В то же время, по влиянию на рост корней действие некоторых из них было сопоставимо с действием АМ, либо даже превосходило его (как, например, обработка растений СК).

Полученные данные могут свидетельствовать об участии некоторых регуляторов роста (особенно ГК) в становлении и развитии АМ.

Работа поддержана грантами РФФИ (офи-ц №08-04-13744 и офи №06-04-08268).

Список литературы

Юрков А.П., Якоби Л.М., Степанова Г.В., Дзюбенко Н.И., Проворов Н.А., Кожемяков А.П., Завалин А.А. Эффективность инокуляции форм люцерны хмелевидной грибом арбускулярной микоризы *Glomus intraradices* и внутрипулационная изменчивость растений по показателям продуктивности и микоризообразования // Сельскохозяйственная биология. 2007. N 5. С. 67-74.

Duc G., Trouvelot A., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. First report of non-mycorrhizal plant mutants (Myc⁻) obtained in pea (*Pisum sativum* L.) and fababean (*Vicia faba* L.) // Plant Sci. 1989. V. 60. P. 215-222.

Trouvelot A., Kough J.L., Gianinazzi-Pearson V. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes ayant une signification fonctionnelle / Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae. Eds. Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. Paris, 1986. P. 217-221.