

Денис Васильевич Веселкин

доктор биологических наук, заведующий лабораторией биоразнообразия растительного мира и микобиоты, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Российская Федерация)

denis_v@ipae.uran.ru

Евгения Федоровна Марковская

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

volev10@mail.ru

Анна Анатольевна Бетехтина

кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии биологического департамента, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)

betechtina@mail.ru

Анжелла Валерьевна Сонина

доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

angella_sonina@mail.ru

Людмила Александровна Сергиенко

доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

muddycoast@gmail.ru

МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ У СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ*

Исследована встречаемость гиф, арbusкул и везикул арbusкулярных грибов в корнях и встречаемость корневых волосков у шести доминирующих видов травянистых растений приливно-отливной зоны западного побережья Белого моря. Немикоризные виды – *Salicornia europaea*, *Triglochin maritima*. Виды с высокой встречаемостью арbusкулярной микоризы – *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*. Низкая встречаемость микоризы найдена у *Puccinellia maritima*. Произрастание микоризных сосудистых растений в полосе редко затапливаемой супралиторали или полосе регулярно затапливаемой верхней литорали не оказывается на формировании микоризы. Корневые волоски более активно образуются у немикоризных видов по сравнению с микоризными и в зоне супралиторали по сравнению с нижележащей зоной верхней литорали.

Ключевые слова: сосудистые растения, арbusкулярная микориза, береговая зона, засоление, Белое море

ВВЕДЕНИЕ

Микориза – приспособление большинства наземных растений для поглощения минеральных элементов и воды из почвы. Разные типы симбиозов с микоризными грибами формируют 80–86 % видов сосудистых растений [7], [12], [26]. Самый распространенный тип микориз – арbusкулярные (AM), характерные преимущественно для травянистых растений. Морфологическая картина трансформации корней при образовании AM состоит в проникновении внутрь первичной коры корней гиф арbusкулярно-микоризных грибов и образовании специализированных структур: арbusкул (древовидных разветвлений гиф в клетках коры) и везикул (округлых расширений гиф).

Типологические и количественные характеристики микориз тесно коррелируют с характеристиками жизненных стратегий и экофизиологическими свойствами растений [1], [5], [14], [15], [17]. Многообразна роль микоризы для сообществ растений, формирования их структуры, разнообразия и устойчивости [9], [18], [22], [25]. Тезис о сопряженности разнообразия растений с разнообразием их симбиотических связей – важный компонент современных представлений об организации наземных сообществ.

Одно из направлений исследований, позволяющее лучше понять механизмы адаптации растений к условиям существования, – анализ адаптаций к экстремальным условиям. В этом отношении удобный тип местообитания для про-

верки некоторых представлений об экологической роли микориз – литораль. Из-за промывного режима в переувлажненных литоральных местообитаниях возможны низкий уровень основных элементов минерального питания и возникновение анаэробных зон в корнеобитаемом слое. Важный общий неблагоприятный для большинства растений фактор – соленость воды и засоленность субстратов. Для развития микоризы критическим условием может быть несформированность, несомкнутость растительного покрова, поскольку в пионерных раннесукцессионных сообществах микоризообразование не является обязательным для успешной адаптации растений [6], [22].

В 2015 году исследованы микоризы у трав приливно-отливной зоны западного побережья Белого моря. Цель работы: на основе литературных и оригинальных оценок микоризного статуса растений проанализировать встречаемость микориз разных типов на литорали с учетом положения в градиенте «супралитораль – верхняя литораль».

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ, МЕСТО ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала выполнен во время комплексной экспедиции кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета в июле 2015 года на берегу Онежской губы Белого моря в окрестностях с. Колежма, в устье р. Колежмы, в 80 км восточнее г. Беломорска (Беломорский р-н, Республика Карелия). Климат умеренно-континентальный с чертами морского. Зима продолжительная, относительно мягкая. Белое море зимой замерзает. Лето короткое и прохладное. Среднегодовая температура от 0 до +3 °C. Продолжительность безморозного периода 105–115 дней. Годовое количество осадков 450–550 мм.

Основное место сбора материала – трансекта на берегу моря рядом с о. Лопский, от уреза воды до коренного берега, включающая верхнюю литораль и супралитораль. Часть образцов собрана в пределах геоморфологического образования «томбolo» («перейма»), которое представляет перемычку между коренным берегом и о. Лопский, образовавшуюся в результате эвстатического поднятия западного побережья Белого моря (2–4 мм в год).

Супралитораль – территория, которая во время ежедневных приливов не заливается, но затапливается при нагонах и сизигийных приливах. Супралитораль четко отделяется от плакорной растительности приморской террасы линией штормовых выбросов. Субстрат – суглинок с легким песком (30 %) и гравием (25 %). Микрорельеф не выражен. Дренаж слабый, но застойного переувлажнения нет. Наблюдается периодическое переувлажнение из-за таяния снега, дождей

и штормов. Среднее проективное покрытие растений 40 %.

Верхняя литораль – примыкающая к супралиторали полоса, непродолжительна, то есть на несколько часов, затапливаемая во время ежедневных приливов. Субстрат – задернованный суглинок с гравием (10 %) и песком (10 %). Микрорельеф – кочки дерновинных злаков и осок. Дренаж слабый. Из-за приливов значительную часть вегетационного периода сохраняется застоеное переувлажнение. Вода удерживается в органическом / торфяном горизонте. Среднее проективное покрытие растений 36 %.

Томбolo расположено между коренным берегом и о. Лопский. Длина томбolo – около 2 км. Основной субстрат – илистый суглинок, перекрытый аллювиальными илистыми отложениями в центральной части томбolo и песчаными по речному и лагунному берегам. Растительность представлена сообществами с *Festuca rubra* и *Carex mackenziei* у коренного берега, группировками *Salicornia europaea* на бессточных центральных ровных поверхностях, осоково-злаковыми сообществами на задернованных руслах бывших высохших водотоков и разнотравно-злаковыми сообществами на более высоких ровных участках томбolo с доминированием *Triglochin maritima*, *Spergularia marina*, *Potentilla egedei*, *Puccinellia maritima*. В центральной части томбolo увлажнение застоеное, в береговой части обильное. Среднее проективное покрытие растений – ближе к берегам до 90 %, в центре – 50–60 %.

Модельные виды. Микориза исследована в корнях 6 видов растений: *Glaux maritima* L. (млечник морской), *Plantago maritima* L. (подорожник морской), *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl. (бескильница морская), *Salicornia europaea* L. (солерос европейский), *Triglochin maritima* L. (триостренник морской), *Tripolium vulgare* Ness (солончаковая астра обыкновенная). Названия видов приводятся по сводке С. К. Черепанова [10]. *Triglochin maritima* (Juncaginaceae) – евразиатский boreальный вид; травянистый поликарпик; подземно-столонное слабо-розеточное растение, образующее небольшие дерновины с толстым корневищем. *Plantago maritima* (Plantaginaceae) – евразиатский гипоарктический вид; травянистый поликарпик; многолетник с моноподиальным корневищем и разветвленным и партикулирующим каудексом. *Glaux maritima* (Primulaceae) – евразиатский boreальный вид; подземно-столонный травянистый поликарпик. *Tripolium vulgare* (Asteraceae) – евразиатский boreальный вид; однолетник с быстро отмирающим главным корнем и обильными придаточными корнями. *Puccinellia maritima* (Poaceae) – амфиатлантический boreальный вид; травянистый рыхлодерновинный наземноползучий поликарпик с короткоползучим корневищем. *Salicornia europaea* (Chenopodiaceae) – европейский boreальный вид; травянистый од-

нолетник с небольшим главным корнем и придаточными корнями [2].

Анализ микоризообразования. Растения выкапывали и гербаризовали с корневыми системами. Проба каждого вида растений – 2–15 особей. У каждой особи микоризную колонизацию определяли на 12–15 случайно отобранных фрагментах тонких корней двух последних порядков длиной 1 см. Корни мачерировали в КОН 1 ч, окрашивали анилиновым синим и делали давленные препараты [7]. В каждом фрагменте в 5 полях зрения микроскопически (Leica DM 5000; ×100) регистрировали структуры грибов АМ – гифы, арbusкулы и везикулы. Характеристики развития АМ: встречаемость АМ – доля полей зрения с любыми грибными структурами; встречаемость везикул и арbusкул – доли полей зрения с соответствующими структурами. Одновременно на этих же фрагментах корней определяли встречаемость корневых волосков как долю полей зрения с ними.

Анализ данных. Для оценки значимости различий характеристик развития микоризы и корневых волосков в разных зонах литорали использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) в вариантах с оценкой и без оценки взаимодействия факторов. Признаки, выраженные в долях, использовали после арксинус-преобразования. Учетная единица – значения признака у особи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Микориза у разных видов растений. В табл. 1 приведен список типичных и/или доминантных видов растений Беломорского побе-

режья (список составлен на основе описаний в [8]). Общее проективное покрытие растений на побережье сильно варьирует: в приливно-отливной зоне – от 0 до 50 % на площадке 1 м², на томболо – от 10 до 80 %. Данные по микоризному статусу растений, представленные в литературе, приведены для сравнения. Они характеризуют микоризный статус этих видов в других регионах.

Среди обычных для литорали растений преобладают виды, факультативно способные к формированию АМ. В этой группе есть виды из семейств, которые обычно рассматриваются как включающие преимущественно немикоризные или слабомикоризные растения (*Chenopodiaceae*, *Juncaceae* и *Juncaginaceae*), и представители *Poaceae*, активно формирующие АМ. По литературным данным, к факультативно микоризным относены, в частности, *Triglochin maritima*, создавший наибольшее проективное покрытие в приливно-отливной зоне. Нами у *Triglochin maritima* микоризы не найдено, но в сводке о микоризах растений Британии [16] он указан как способный к формированию АМ. Также не образует микоризу, по нашим оценкам, *Salicornia europaea*.

Следующие по распространенности на литорали после *Triglochin maritima* – *Plantago maritima*, *Glaux maritima* и *Tripolium vulgare*, которые формируют АМ облигатно, как по литературным данным, так и по нашим оценкам. Мы не нашли ни одной особи без характерных АМ-структур в корнях: у всех особей наряду с гифами грибов АМ в корнях идентифицированы также арbusкулы и везикулы.

Таблица 1

Микоризный статус (по литературным данным) и встречаемость АМ (по авторским данным) у видов растений прибрежных территорий

Вид	Проективное покрытие, %	Микоризный статус			Встречаемость АМ
		по [26]	по [11]	сводный	
<i>Triglochin maritima</i> L.	0–50	noM-AM	noM	noM-AM	0,00
* <i>Triglochin maritima</i> L.	10–40				0,00
<i>Plantago maritima</i> L.	0–40	AM	AM	AM	0,73–1,00
<i>Glaux maritima</i> L.	0–20	AM	AM	AM	0,08–1,00
<i>Juncus atrofusca</i> Rupr.	0–15	noM-AM	noM	noM-AM	–
<i>Tripolium vulgare</i> Nees	0–10	AM	AM	AM	0,89–0,95
<i>Atriplex nudicaulis</i> Boguslaw	0–5	–	–	–	–
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	0–5	AM	AM	AM	–
<i>Carex subspathacea</i> Wormsk. ex Hornem	0–5	noM	–	noM	–
<i>Leymus arenarius</i> (L.) Hochst.	0–5	noM-AM	AM	noM-AM	–
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud	0–5	noM-AM	noM-AM	noM-AM	–
<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl.	0–5	noM-AM	–	noM-AM	0,00–0,05
<i>Salicornia europaea</i> L.	0–5	noM-AM	noM	noM-AM	0,00
* <i>Salicornia europaea</i> L.	50–80				0,00

Примечания. noM – безмикоризные; noM-AM – факультативно арbusкулярно-микоризные; AM – арbusкулярно-микоризные; прочерк обозначает отсутствие данных; * – томболо.

Устойчиво безмикоризный вид среди типичных литоральных видов, по-видимому, лишь *Carex subspathacea*, что, возможно, связано с небольшим числом его предыдущих обследований. В отношении *Atriplex nudicaulis* опубликованных сведений о микоризности не обнаружено.

Микоризообразование в разных зонах литорали. Анализ успешности формирования микоризы в зависимости от продолжительности затопления выполнен на примере *Glaux maritima* и *Plantago maritima*, особи которых собраны на супралиторали и верхней литорали. Продолжительность затопления не оказывает значимого влияния на характеристики развития микоризы (табл. 2). Арбускулы, везикулы и гифы в корнях обоих видов с равной частотой встречаются на супралиторали и на верхней литорали.

Встречаемость корневых волосков в разных зонах литорали. С использованием двухфакторного ANOVA без оценки взаимодействия факторов установлено, что основной источник изменчивости для признака встречаемости корневых волосков – вид растения: $F_{\text{вид}} = 17,07; P < 0,0001$; $F_{\text{зона литорали}} = 3,45; P = 0,0730$. Однако вид графика (рисунок, а) позволяет сделать два предположения. Во-первых, межвидовая изменчивость развития волосков может быть связана

не собственно с видовыми особенностями растений, а с их микоризным статусом, поскольку у трех арбускулярно микоризных трав волосков в целом меньше, чем у двух немикоризных. Во-вторых, у трех видов растений, которые исследованы в обеих зонах литорали, встречаемость корневых волосков выше на супралиторали.

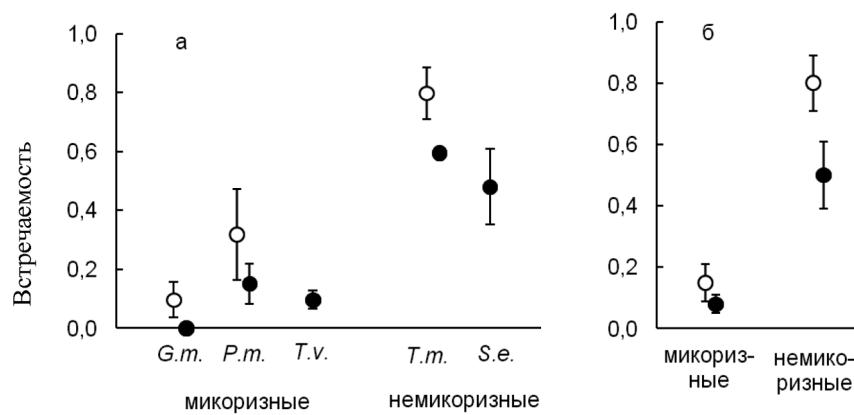
Строгая проверка этих предположений выполнена с использованием двухфакторного ANOVA с оценкой взаимодействия факторов. При объединении видов в группы по признаку микоризности убедительно подтверждаются и заключение о более активном формировании корневых волосков у немикоризных растений по сравнению с микоризными, и заключение о более активном формировании корневых волосков на супралиторали по сравнению с верхней литоралью (рисунок, б): $F_{\text{микоризность}} = 56,06; P < 0,0001$; $F_{\text{зона литорали}} = 6,80; P = 0,0138$; $F_{\text{взаимодействие}} = 2,53; P = 0,1218$.

Основное заключение по итогам выполненного анализа можно сформулировать как вывод о значительной роли арбускулярно-микоризных трав и, следовательно, микоризных взаимодействий в формировании растительности литоральной зоны.

Облигатные AM-растения из разных семейств (*Bolboschoenus maritimus*, *Glaux maritima*, *Plan-*

Результаты двухфакторного ANOVA изменчивости развития AM и корневых волосков у *Plantago maritima* и *Glaux maritima*

Встречаемость	Факторы					
	вид [1] (dF = 1)		зона литорали [2] (dF = 1)		[1]×[2] (dF = 1)	
	F	P	F	P	F	P
Структуры AM						
Все	0,20	0,6633	0,30	0,5891	0,96	0,3384
Везикулы	0,37	0,5502	1,05	0,3179	19,50	0,0003
Арбускулы	2,47	0,1316	0,10	0,7588	0,01	0,9485
Корневые волоски	11,23	0,0032	4,16	0,0549	0,03	0,8545



Встречаемость корневых волосков ($\pm \text{SE}$) на супралиторали (○) и верхней литорали (●) у разных видов растений (а) и в группах микоризных и немикоризных растений (б). Обозначения видов: G. m. – *Glaux maritima*; P. m. – *Plantago maritima*; T. v. – *Tripolium vulgare*; T. m. – *Triglochin maritima*; S. e. – *Salicornia europaea*

tago maritima и *Tripolium vulgare*) разных жизненных форм (однолетние травы – *Tripolium vulgare*; многолетние травы – *Bolboschoenus maritimus*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*) представлены в литоральных группировках постоянно и с заметным обилием. При этом, по нашим оценкам, у части из них встречаются структуры грибов АМ в корнях довольно высоки, независимо от продолжительности затопления участков во время приливов. Значительная часть других обычных литоральных растений образуют микоризу факультативно, то есть потенциально способны вступать в АМ-взаимодействия.

Вывод о том, что арbusкулярные микоризы образуются у многих видов растений литорали, удовлетворительно соотносится с опубликованными данными. Засоление субстратов не является препятствием для развития грибов АМ, и среди галофитов микоризные растения не редки [7], [13], [20], [21], [24]. Согласуются с литературными данными оценки количественного развития микоризы у некоторых видов: обильная микориза у *Plantago maritima* и *Glaux maritima* [13]; переменная степень колонизации АМ-грибами у *Puccinellia* sp. [19].

Из 13 возможных типов стратегий поглощения растениями питательных веществ [23] на побережье Белого моря отмечены растения с двумя или тремя: симбиоз с грибами арbusкулярной микоризы, отсутствие симбиоза, взаимодействие промежуточного характера – факультати-

тивная микориза. Такое сочетание стратегий типично для раннесукцессионных сообществ [22]. На начальных стадиях формирования травяных сообществ неспециализированные в отношении способа поглощения элементов минерального питания виды с факультативным микоризообразованием нередко преобладают [3], [4]. Однако о высокой представленности на литорали факультативно микоризных трав можно говорить, если опираться на литературные определения микоризного статуса растений. По нашим прямым оценкам, имеющим, правда, не исчерпывающий характер, факультативно-микоризные растения в сообществах береговой зоны Белого моря не доминируют. Напротив, есть основания обсуждать дифференциацию видов растений, часть из которых совсем не формирует микоризу, а другие образуют ее с высокой встречаемостью грибных структур. Интересно, что микоризные и немикоризные растения отличаются по встречаемости корневых волосков. Эти различия, возможно, являются следствием взаимно компенсирующего, альтернативного характера двух разных приспособлений для почвенного питания – микоризы и корневых волосков.

Представленные результаты свидетельствуют о перспективности изучения феноменологии и значения микоризы и шире – разных способов почвенного питания в литоральных растительных группировках и прибрежных сукцессиях.

* Работа выполнена при поддержке проекта Министерства науки и образования РФ, № 724 «Механизмы устойчивого функционирования биоты приливно-отливной зоны голарктических морей». Камеральный анализ материалов выполнен при частичной поддержке РФФИ (проект 16-54-00105).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина А. А., Веселкин Д. В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–183.
- Буданцев А. Л., Яковлев Г. П. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 799 с.
- Веселкин Д. В. Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса – один из атTRACTоров прогрессивных сукцессий? // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 206–209.
- Веселкин Д. В. Участие растений разного микротрофного статуса в сукцессии при формировании «агростепи» // Экология. 2012. № 4. С. 270–275.
- Веселкин Д. В., Конопленко М. А., Бетехтина А. А. Способы почвенного питания осок разных экологических стратегий // Экология. 2014. № 6. С. 477–484.
- Веселкин Д. В., Лукина Н. В., Чибрик Т. С. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях // Экология. 2015. № 5. С. 417–424.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Сергиенко Л. А., Дьячкова Т. Ю., Андронова В. И., Фокусов А. В. Биоморфология и структура цено-популяций *Triglochin maritima* L. (семейство Juncaginaceae) по градиенту заливания на побережьях Голарктических морей // Проблемы современной науки и образования. 2016. № 13 (55). С. 30–34.
- Смит С. Э., Рид Д. Дж. Микоризный симбиоз. Пер. с 3-го англ. издания. М: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 776 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- Akhmetzhanova A. A., Soudzilovskaya N. A., Onipchenko V. G., Corngwell W. K., Agafonov V. A., Selivanov I. A., Cornelissen J. H. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // Ecology. 2012. Vol. 93. № 3. P. 689.
- Brundrett M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // Plant and Soil. 2009. Vol. 320. № 1–2. P. 37–77.
- Carvalho L. M., Correia P. H., Martins-Loucao A. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh // Mycorrhiza. 2001. Vol. 14. № 3. P. 165–170.

14. Cornelissen J. H. C., Aerts R., Cerabolini B., Werger M. J. A., Heijden van der M. G. A. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. № 4. P. 611–619.
15. Grime J. P., Hodson J. G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
16. Harley J. L., Harley E. L. A check-list of mycorrhiza in the British flora // *New Phytologist*. 1987. Vol. 105. № S1. P. 1–102.
17. Heijden van der M. G. A., Cornelissen J. H. C. The critical role of plant-microbe interactions on biodiversity and ecosystem functioning: arbuscular mycorrhizal associations as an example // *Biodiversity and ecosystem functioning – synthesis and perspectives* / M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti (eds.). Oxford: University Press, 2002. P. 181–192.
18. Heijden van der M. G. A., Klironomos J. N., Usgaard M. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // *Nature*. 1998. Vol. 396. P. 69–72.
19. Hildebrandt U., Janetta K., Ouziad F., Renne B., Nawrath K., Bothé H. Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European salt marshes // *Mycorrhiza*. 2001. Vol. 10. № 4. P. 175–183.
20. Khan A. G. The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, of endogone spores in adjacent soils // *Journal of General Microbiology*. 1974. Vol. 81. № 1. P. 7–14.
21. Kim C. K., Weber D. J. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland sea playas // *Plant and Soil*. 1985. Vol. 83. № 2. P. 207–214.
22. Lambers H., Raven J. A., Shaver G. R., Smith S. E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends Ecology and Evolution*. 2008. Vol. 23. № 2. P. 95–103.
23. Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., ter Steege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2013. Vol. 61. № 3. P. 167–234.
24. Pond E. C., Mengel J. A., Jarrell W. M. Improved growth of tomato in salinized soil by vesicular arbuscular mycorrhizal fungi collected from saline sites // *Mycologia*. 1984. Vol. 76. № 1. P. 74–84.
25. Read D. J. Plant-microbe mutualisms and community structure // *Biodiversity and ecosystem function* / Eds.: E. D. Schulze et al. Berlin; Heidelberg, 1999. P. 181–209.
26. Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. 2006. Vol. 16. № 5. P. 299–363.

Veselkin D. V., Institute of Plant Ecology and Animals URO RAS (Ekaterinburg, Russian Federation)

Markovskaya E. F., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Betekhtina A. A., Ural Federal University named after the First President of Russia B. N. Eltsin (Ekaterinburg, Russian Federation)

Sonina A. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Sergienko L. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

MYCORRHIZAL FORMATION IN VASCULAR PLANTS OF THE WHITE SEA WESTERN COAST

The occurrence of hyphae, vesicles and arbuscules of the arbuscular fungi in the roots and root hairs of the dominant and co-dominant higher plants in the tidal zone of the western coast of the White Sea were investigated. *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare* are characterized by the high frequency of arbuscular mycorrhiza. *Puccinellia maritima* is described as a type of species with low frequency of mycorrhiza. *Salicornia europaea*, *Triglochin maritima* are referred to the non-arbuscular types of species. The growth of these plants in different flooding zones has no evident effect on the formation of mycorrhiza. The root hairs develop more actively in the non-arbuscular mycorrhizal species growing in the littoral tidal zone.

Key words: vascular plants, mycorrhiza, coastal zone, salinity, the White Sea

REFERENCES

1. Betekhtina A. A., Veselkin D. V. Abundance and intensity of mycorrhiza development in grassy plants of Central Ural Mountains with different types of ecological strategy [Rasprostranennost' i intensivnost' mikorizoobrazovaniya u travyanistykh rasteniy Sregnego Urala s raznymi tipami ekologicheskikh strategiy]. *Ecologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2011. № 3. P. 176–183.
2. Budantsev A. L., Yakovlev G. P. *Ilyustrirovannyy opredelitel' rasteniy Leningradskoy oblasti* [Illustrated manual of plants of the Leningrad region]. Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2006. 799 p.
3. Veselkin D. V. Is stabilization of the ratio between the number of plants of different mycorrhizal status one of the attractors of progressive successions? [Stabilizatsiya sootnosheniya mezdu chislom vidov rasteniy raznogo mikoriznogo statusa – odin iz attraktorov progressivnykh suktsessiy?]. *Izvestiya Samarskogo NTs RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2012. Vol. 14. № 1 (5). P. 206–209.
4. Veselkin D. V. Participation of plants of the different mycorrhizal status in succession on formation of “agrosteppe” [Uchastie rasteniy raznogo mikrotrofного statusa v suktsessii pri formirovani “agrosteppi”]. *Ecologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2012. № 4. P. 270–275.
5. Veselkin D. V., Konoplevko M. A., Betekhtina A. A. Ways of soil food of sedge of different ecological strategy [Sposoby pochvennogo pitaniya osok raznykh ekologicheskikh strategiy]. *Ecologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2014. № 6. P. 477–484.

6. Veselkin D. V., Lukina N. V., Chibrik T. C. Ratio of mycorrhizal and not mycorrhizal species of plants in primary technogenic successions [Sootnoshenie mikoriznykh i nemikoriznykh vidov rasteniy v pervichnykh tekhnogennykh suktsesiyakh]. *Ecologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2015. № 5. P. 417–424.
7. Selivanov I. A. *Mikosimbiotrofizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuza* [Myco-Symbiotrophism as a form of consort connections in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
8. Sergienko L. A., D'yachkova T. Yu., Androsova V. I., Fokusov A. V. Biomorphology and coenopopulations' structure of *Triglochin maritima* L. (family Juncaginaceae) along the tidal gradient on the Holarctic seas' coasts [Biomorfologiya i struktura tsenopopulyatsiy *Triglochin maritima* L. (semyestvo Juncaginaceae) po gradientu zalivaniya na poberezh'yakh Golarckicheskikh morey]. *Problemy sovremennoy nauki i obrazovaniya*. 2016. № 13 (55). P. 30–34.
9. Smits S. E., Rid D. Dzh. *Mikoriznyy symbioz* [Mycorrhizal symbiosis]. Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2012. 776 p.
10. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv* [Vascular plants of Russia and adjacent states]. St. Petersburg, Mir i sem'ya Publ., 1995. 990 p.
11. Akhmetzhanova A. A., Soudzilovskaya N. A., Onipchenko V. G., Cornwell W. K., Agafonov V. A., Selivanov I. A., Cornelissen J. H. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // *Ecology*. 2012. Vol. 93. № 3. P. 689.
12. Brundrett M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // *Plant and Soil*. 2009. Vol. 320. № 1–2. P. 37–77.
13. Carvalho L. M., Correia P. H., Martins-Loucao A. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh // *Mycorrhiza*. 2001. Vol. 14. № 3. P. 165–170.
14. Cornelissen J. H. C., Aerts R., Cerabolini B., Werger M. J. A., Heijden van der M. G. A. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. № 4. P. 611–619.
15. Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
16. Harley J. L., Harley E. L. A check-list of mycorrhiza in the British flora // *New Phytologist*. 1987. Vol. 105. № S1. P. 1–102.
17. Heijden van der M. G. A., Cornelissen J. H. C. The critical role of plant-microbe interactions on biodiversity and ecosystem functioning: arbuscular mycorrhizal associations as an example // *Biodiversity and ecosystem functioning – synthesis and perspectives* / M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti (eds.). Oxford: University Press, 2002. P. 181–192.
18. Heijden van der M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // *Nature*. 1998. Vol. 396. P. 69–72.
19. Hildebrandt U., Janetta K., Ouziad F., Renne B., Nawrath K., Both H. Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European salt marshes // *Mycorrhiza*. 2001. Vol. 10. № 4. P. 175–183.
20. Khan A. G. The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, of endogone spores in adjacent soils // *Journal of General Microbiology*. 1974. Vol. 81. № 1. P. 7–14.
21. Kim C. K., Weber D. J. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland sea playas // *Plant and Soil*. 1985. Vol. 83. № 2. P. 207–214.
22. Lambers H., Raven J. A., Shaver G. R., Smith S. E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends Ecology and Evolution*. 2008. Vol. 23. № 2. P. 95–103.
23. Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urceley C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., ter Steege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2013. Vol. 61. № 3. P. 167–234.
24. Pond E. C., Menges J. A., Jarrell W. M. Improved growth of tomato in salinized soil by vesicular arbuscular mycorrhizal fungi collected from saline sites // *Mycologia*. 1984. Vol. 76. № 1. P. 74–84.
25. Read D. J. Plant-microbe mutualisms and community structure // *Biodiversity and ecosystem function* / Eds.: E. D. Schulze et al. Berlin; Heidelberg, 1999. P. 181–209.
26. Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. 2006. Vol. 16. № 5. P. 299–363.

Поступила в редакцию 01.07.2016