

Разнообразие и анатомическое строение эктомикориз *Picea obovata* в высотном градиенте (горный массив Денежкин Камень, Средний Урал)

Д. В. ВЕСЕЛКИН

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: Denis_V@ipae.uran.ru

АННОТАЦИЯ

Проанализировано разнообразие и анатомическое строение эктомикориз ели сибирской в естественных сообществах в высотном градиенте от 305 до 800 м над ур. м (северная тайга, горный массив Денежкин Камень, Средний Урал). Выявлено, что с высотой местообитания значительно изменяется относительное обилие грибных чехлов разного сложения. Незначительно изменяются поперечный размер эктомикоризных окончаний и соотношение их структурных частей (грибного чехла, слоя паренхимы коры корня и центрального цилиндра).

Изучение биологических и экологических особенностей живых организмов, существующих на верхней границе их распространения в горах, – классическая модель для анализа механизмов адаптаций живого к экстремальным условиям среды. Значительная литература посвящена описанию верхней границы леса, ее динамике, а также изучению причин безлесия высокогорий [1–5]. Существует пять основных гипотез о механизмах, обуславливающих положение верхней границы леса [3]: 1) низкотемпературного повреждения тканей; 2) механического и патогенного повреждения растений; 3) подавления возобновления, 4) нулевого углеродного баланса и 5) подавления синтетических процессов. Во всех случаях в качестве основного экологического фактора рассматривается неблагоприятный температурный режим высокогорных местообитаний, а различия сводятся к определению наиболее чувствительного процесса. Указанные гипотезы не взаимоисключают друг друга, и предполагаемые ими механизмы влияния на деревья могут проявляться одновременно.

Поглощающим подземным органам деревьев – тонким корням и эктомикоризам – отводится значительное место в двух “физиологических” гипотезах, объясняющих причины нераспространения деревьев в высокогорьях – углеродного баланса и подавления синтетических процессов [3]. В первом случае указывается на возможную высокую стоимость формирования и поддержания активности поглощающих органов, приводящую к нулевому углеродному балансу. Во втором случае невозможность роста деревьев связывается с низкой эффективностью функционирования корней и микориз на холодных почвах, приводящей к недостаточному снабжению растений макроэлементами и подавлению синтетических процессов на фоне достаточного обеспечения фотоассимилятами [3, 6]. Между тем существует значительный дисбаланс в объемах информации об особенностях строения и функционирования над- и подземных органов деревьев на верхней границе произрастания, отражающий общую закономерность лучшей изученности первых.

Учитывая это, мы исследовали особенности строения эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в градиенте высотной поясности. Основная цель – ответить на вопрос, меняется ли активность эктомикоризных ассоциаций и (или) доля расходуемых на их формирование ресурсов на верхней границе распространения ели.

РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Ключевым участком выбрана территория горного массива Денежкин Камень (Средний Урал, заповедник “Денежкин Камень”, 60° с. ш., 59° в. д.). На склоне северной экспозиции в интервале высот от 305 до 800 м над ур. м. в двух высотных поясах (горно-лесном и подгольцовом) заложено 6 пробных площадей (рис. 1). Верхняя отметка градиента приблизительно соответствует верхней границе распространения лесных сообществ на профиле. Пробные площади заложены в лесах сложного состава (табл. 1). Снизу вверх уменьшаются полнота, средняя высота и запас древостоя, снижается доля участия (по числу стволов) ели и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и возрастает – лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) и кедра (*Pinus sibirica* Du Tour).

Модельным видом выбрана ель сибирская, для которой 800 м над ур. м. – приблизительный верхний предел формирования жизненной формы одноствольного дерева. Выше она встречается редко и представлена стланиковой формой. Отдельно стоящие, не форми-

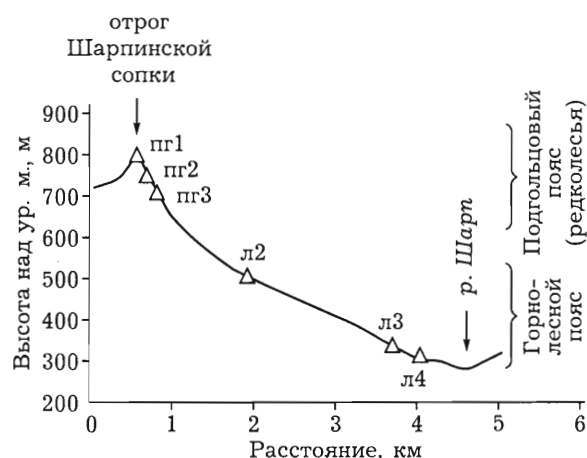


Рис. 1. Схема расположения пробных площадей

рующие сомкнутых сообществ деревья кедра и лиственницы встречаются до высот 1000–1050 м над ур. м.

Несмотря на существенную разницу абсолютных высот, на которых расположены пробные площади, формирование корневых систем ели в высотном градиенте происходит в довольно однотипных условиях. На всех площадях представлены различные варианты горно-лесных почв, формирующихся на элювио-делювии габбро в условиях хорошего дренажа. По нашим наблюдениям, на всех площадях глубже 10–15 см от дневной поверхности в толщу почвы проникают только слабоветвящиеся якорные корни. Пробы извлекали или из нижних слоев органогенных горизонтов, представляющих плотно переплетенную корнями деревьев и трав слабо-разложившуюся подстилку, или из верхних (1–3 см) слоев минеральной части почвы.

Т а б л и ц а 1
Характеристики пробных площадей

Пробная площадь	Высотный пояс	Высота над ур. м., м	Формула древостоя	Полнота, м ² /га*	Высота, м	Запас, м ³ /га*	Растительная ассоциация
л4	Горно-лесной	305	4Е3П2К1Б	25	15	200	Долгомощно-черничная
л3	»	335	4П3С1К1Е1Б	43	17	230	Бруснично-черничная
л2	»	505	3К3Е3Б1П	35	12	130	Вейниково-черничная
пг3	Подгольцовый	710	4Б2П2Лц1Е1К+С	23	10	110	Багульниково-черничная
пг2	»	750	6Б3К1Лц+Е,С	19	9	100	Осоково-черничная
пг1	»	800	5К4Б1Лц+Е	3	3	Не оценен	Шикшиево-голубичная

*По данным лесоустройства.

В большинстве случаев ниже места взятия пробы располагались крупные обломки материнской породы с разной степенью выветрелости, а в мелкозем, заполняющем промежутки между ними, концентрация корней была значительно меньше, чем в вышележащих горизонтах.

Сбор материала осуществлен в августе 2004 г. Для надежной видовой идентификации прослеживали связь проводящих корней с представленными на них эктомикоризами со скелетными корнями. Все пробы извлечены из подкоронового пространства средних по диаметру деревьев ели. Число проб на одну площадь – 10–12 (по одной пробе от 10–12 деревьев). Образцы фиксировали в 4%-м формалине. Анатомическому анализу подвергали по 12 корневых окончаний из каждой пробы (120–140 окончаний с пробной площади). Всего проанализировано около 750 окончаний.

Анатомическое строение эктомикоризных окончаний изучали на тонких (10 мкм) поперечных срезах, приготовленных на замораживающем ротационном микротоме. При увеличении в 200–450 раз у каждого окончания фиксировали: встречаемость или отсутствие грибного чехла и его подтип [7]; радиус окончания; толщину чехла; радиус центрального цилиндра; количество в наружных слоях паренхимы коры корня танниновых клеток; количество слоев и средний размер “живых” клеток паренхимы коры корня. Рассчитывали доли площади, занимаемые на срезе грибным чехлом, слоем паренхимы коры и центральным цилиндром.

При статистическом анализе для признака “интенсивность микоризации корневых систем” и параметров разнообразия эктомикориз учетной единицей была пробная площадь, для параметров анатомического строения эктомикориз – отдельное окончание.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Интенсивность микоризации корневых систем ели несколько выше в сообществах горно-лесного высотного пояса. Здесь в микоризы преобразуется 88–96 % коротких поглощающих корней. Аналогичный размах для подгольцового пояса – 85–90 %. Однако разность показателей между поясами статисти-

чески незначима ($t_{(2)} = 1,55; P = 0,197$), и можно говорить только о некоторой тенденции изменения успешности формирования эктомикориз с высотой местообитания.

Разнообразие эктомикориз оценивалось по разнообразию грибных чехлов. Использована классификация Т. Доминика – И. А. Селиванова, которая основана на учете двух групп признаков: 1) тип сложения чехла (плектен-, псевдопаренхиматический (в настоящей работе к псевдопаренхиматическим относили все чехлы с элементами псевдопаренхиматического сложения: переходные, собственно псевдопаренхиматические, двойные) или бесструктурный); 2) наличие специфических гифальных образований на поверхности чехлов.

На пробных площадях зафиксировано от 6 до 11 подтипов чехлов (табл. 2), но зависимости богатства наборов чехлов от высотного пояса не обнаружено. Судя по значению индекса разнообразия Шеннона, в подгольцовом поясе разнообразие чехлов несколько выше, но поясные различия связаны в основном с изменением соотношения между обильными подтипами. В горно-лесном поясе выше уровень доминирования немногочисленных разновидностей, о чем свидетельствуют большие значения индекса Бергера-Паркера и круто падающие кривые распределения обилия подтипов (рис. 2).

Структуры наборов чехлов на разных пробных площадях в пределах одного пояса

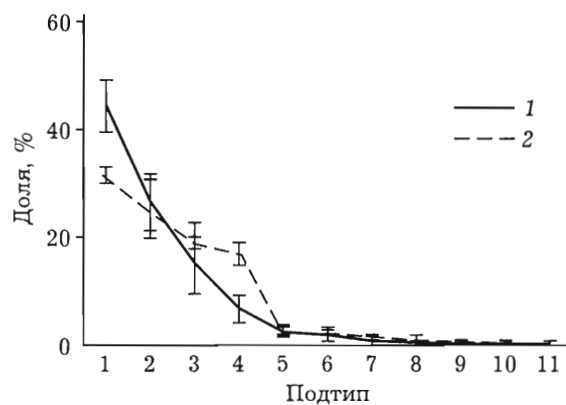


Рис. 2. Распределение обилия подтипов грибных чехлов в горно-лесном (1) и подгольцовом (2) поясах. Приведены усредненные значения для трех площадей в пределах зоны; вертикальные линии – размах варьирования

Параметры разнообразия наборов эктомикоризных чехлов

Параметр	Высотный пояс и пробная площадь						
	горно-лесной			подгольцовый			
	л4	л3	л2	пг3	пг2	пг1	
Обилие микориз с чехлами подтипа, %:							
плектенхиматические	B	39	45	49	30	30	33
переходные	BF	–	–	1	2	1	–
псевдопаренхиматические	F	23	14	9	18	20	16
	G	4	9	7	15	19	19
	I	–	–	–	–	–	2
двойные	K	–	1	–	–	–	2
	L	–	3	–	–	2	–
	N	1	3	–	–	1	2
	O	2	1	2	2	2	1
	P	–	1	–	–	1	4
	Q	2	1	–	2	–	–
бесструктурные	SR	27	21	32	31	24	20
NN *		2	1	–	–	–	1
Доля чехлов, %:							
плектенхиматических		39	45	49	30	30	33
псевдопаренхиматических		32	33	19	39	46	46
бесструктурных		27	21	32	31	24	20
Всего подтипов		8	11	6	7	9	10
Индекс разнообразия Шеннона		1,46	1,61	1,23	1,55	1,64	1,76
Индекс Бергера–Паркера		0,39	0,45	0,49	0,31	0,30	0,33

*Окончания без наружного грибного чехла, но с хорошо развитой сетью Гартига.

гораздо более близки между собой, чем к структуре наборов чехлов другого пояса (рис. 3; диаграмма построена на основании оценок обилия микориз с чехлами разных подтипов). Это своеобразие объясняется

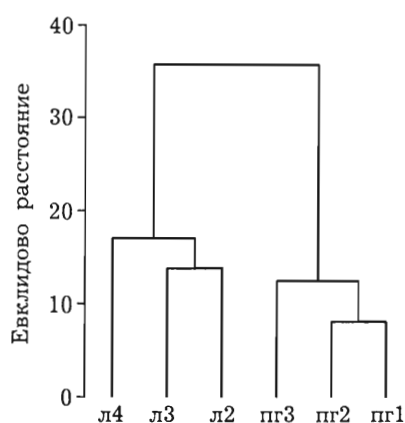


Рис. 3. Сходство наборов грибных чехлов на пробных площадях (пг1–пг3 – подгольцовый, л2–л4 – горно-лесной пояс)

преобладанием в каждом поясе чехлов не просто разных подтипов, но разного сложения. В горно-лесном поясе доминируют микоризы с плектенхиматическими чехлами, а на больших высотах – со сложными псевдопаренхиматическими. Соотношение чехлов трех основных типов сложения в двух поясах значительно различается (при объединении данных по всем площадям в пределах пояса $\chi^2_{(2)} = 19,82$; $P < 0,001$).

Средний поперечный **размер эктомикоризного окончания** (радиус) несколько больше у деревьев, произрастающих в подгольцовом поясе (табл. 3). Составными реакциями, приводящими к возрастанию размера всего окончания, является незначительное увеличение в данных условиях средней толщины грибного чехла и радиуса центрального цилиндра, тогда как толщина слоя клеток паренхимы корня, среднее количество слов паренхимы и средний размер ее клеток не зависят от высоты местности.

Размеры и особенности анатомического строения эктомикоризных окончаний

Параметр	Значимость различий в дисперсионном анализе									
	Среднее значение		однофакторном; фактор - высотный пояс, $df = 1$; $df_{ошибки} = 622$		высотный пояс, $df = 1$		тип чехла, $df = 2$		взаимодействие, $df = 2$	
	горно- лесной	подголь- цовый	F	P	F	P	F	P	F	P
<i>Поперечные размеры, мкм</i>										
Радиус окончания	144	151	6,69	0,010	1,28	0,258	21,91	< 0,0001	2,17	0,115
Толщина чехла	15	17	4,55	0,033	0,07	0,795	122,87	< 0,0001	4,20	0,015
Толщина паренхимы корня	74	73	0,47	0,493	1,83	0,177	17,30	< 0,0001	1,48	0,229
Радиус центрального цилиндра	55	61	22,55	< 0,0001	15,94	0,0001	10,55	< 0,0001	0,81	0,447
Диаметр "живой" клетки паренхимы корня	18	17	0,28	0,593	2,21	0,138	47,86	< 0,0001	2,91	0,055
<i>Доля площади на срезе, % от общей площади поперечного сечения окончания</i>										
Чехол	18,36	20,16	5,65	0,018	0,34	0,560	114,99	< 0,0001	2,64	0,072
Кора корня	65,61	62,22	16,55	0,0001	7,98	0,005	43,28	< 0,0001	0,70	0,498
Центральный цилиндр	16,13	17,60	6,78	0,009	9,87	0,002	18,47	< 0,0001	0,86	0,424
<i>Количество слоев клеток, шт.</i>										
Таниновые клетки	2,33	2,06	10,17	0,002	8,97	0,003	21,10	< 0,0001	8,63	0,0002
"Живые"	2,81	3,01	5,74	0,017	6,20	0,013	8,00	0,0004	2,78	0,063
Общее	5,14	5,06	0,94	0,334	0,39	0,534	3,63	0,027	1,78	0,170

П р и м е ч а н и е. Полуужирным шрифтом выделены случаи значимого влияния факторов.

Размеры и особенности анатомического строения эктомикоризных окончаний с чехлами разного сложения

Параметр	Тип сложения чехла и высотный пояс					
	плектенхиматический		псевдопаренхиматический		бесструктурный	
	горно- лесной	подгольцо- вый	горно- лесной	подгольцо- вый	горно- лесной	подгольцо- вый
<i>Поперечные размеры, мкм</i>						
Толщина чехла	12	14	25	22	9	10
Толщина паренхимы корня	72	73	82	76	68	64
Радиус центрального цилиндра	53	60***	60	65**	55	58
<i>Доля площади на срезе, % от общей площади поперечного сечения окончания</i>						
Чехол	16,24	17,78	26,76	25,04	13,25	14,60
Кора корня	67,70	65,14*	59,36	58,37	68,54	65,24
Центральный цилиндр	16,06	17,08	13,84	16,50***	18,63	20,15
<i>Количество слоев клеток, шт.</i>						
Танниновые клетки	2,31	1,94**	1,77	2,00	2,90	2,28**
“Живые” »	2,83	3,08	3,09	3,04	2,44	2,87*
Общее	5,15	5,00	4,86	5,03	5,33	5,15

Примечание. Значимость различий показателей между высотными поясами: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Изменение линейных размеров структурных частей окончаний закономерно влечет за собой изменение соотношения их площадей на срезе. В подгольцовом поясе по сравнению с горно-лесным несколько возрастают вклады грибного чехла и центрального цилиндра в формирование общей площади среза и, соответственно, уменьшается относительный вклад слоя коровой паренхимы. Если за 100 % принять площадь среза не всего окончания, как это сделано в табл. 3 и 4, а площадь среза корня (центральный цилиндр и слой паренхимы коры), то окажется, что центральный цилиндр занимает в горно-лесном поясе ($19,83 \pm 0,46$), а в подгольцовом – ($22,16 \pm 0,50$) % площади среза ($F_{(1,658)} = 11,93$; $P < 0,001$). В целом, различия средних размеров параметров эктомикориз из разных высотных поясов невелики (разность не превышает 9–13 % от значений соответствующего показателя в одном из них).

Размеры эктомикоризных окончаний и их структурных частей (чехла, паренхимы, центрального цилиндра) сильно варьируют в зависимости от того, чехол какого строения сформирован в том или ином случае [8]. Применительно к материалам настоящего сооб-

щения это утверждение иллюстрируют данные табл. 3 (тип чехла очень сильно влияет на все рассматриваемые параметры строения окончаний) и табл. 4, в которой охарактеризованы особенности строения эктомикориз с разными чехлами. Наибольшие абсолютные размеры окончания, корня и чехла ассоциированы с псевдопаренхиматическими чехлами, а наименьшие – с бесструктурными. В группах окончаний с одноименными чехлами зависимость от высоты местности демонстрирует только признак “радиус центрального цилиндра” (в подгольцовом поясе он возрастает у окончаний с плектен- и псевдопаренхиматическими чехлами).

В эктомикоризных окончаниях из подгольцового пояса по сравнению с горно-лесным наблюдается меньшее количество танниновых (отмерших) клеток. Эта закономерность видна как при анализе всей совокупности окончаний, так и в группах окончаний с плектенхиматическими и бесструктурными чехлами.

Условия для произрастания ели в подгольцовом поясе априорно неблагоприятны, поскольку они ограничивают рост и развитие деревьев. Это выражается в пониженной на

2–3 °С среднегодовой температуре воздуха, сокращенном вегетационном периоде и неразвитых, холодных почвах с неустойчивым режимом увлажнения [1].

Наиболее явно с таким изменением условий существования сопряжено изменение разнообразия и структуры наборов грибных чехлов. Несмотря на то что определить вид гриба, сформировавшего микоризу, с использованием морфологических и анатомических признаков в большинстве случаев невозможно, тип сложения чехла и другие особенности его строения определяются в первую очередь грибом [8, 9]. Поэтому можно уверенно считать, что высотное своеобразие наборов чехлов сопряжено с различиями видового состава эктомикоризных грибов. В этой связи интересно обратить внимание на микоризы с чехлом G, обилие которых существенно выше в подгольцовом поясе (15–19 % микориз), чем в горно-лесном (4–9 %). G-микоризы – единственный подтип, для которого уверенно можно указать хотя бы род грибного симбионта – р. *Сенососсит* (виды – *С. geophilum* или *С. graniforme*). G-микоризы считаются малоэффективными [10], в них много мертвых тканей обоих симбионтов [11], и их повышенное обилие часто отмечается в неблагоприятных экологических условиях [12, 13].

В экстремальных условиях среды, как правило, происходит снижение биологического разнообразия [14, 15]. Поэтому можно было бы ожидать снижения разнообразия эктомикориз в подгольцовом поясе. Но этого не наблюдается – напротив, разнообразие наборов чехлов несколько повышается. Заключается это преимущественно в изменении соотношения немногих распространенных чехлов, а не в появлении или исчезновении каких-либо подтипов.

Изменение соотношения чехлов разного сложения – основной механизм, приводящий к динамике средних размерных параметров эктомикоризных окончаний в высотном градиенте. Это заключение наглядно иллюстрируют данные табл. 3, из которой следует, что только такие признаки строения корня, входящего в эктомикоризное окончание, как радиус центрального цилиндра, соотношение паренхимы коры и центрального цилиндра, соотношение числа слоев живых и мертвых клеток коры, детерминируются как высотной

поясностью, так и особенностями сложения грибного чехла. А различия значений абсолютной и относительной толщины чехлов и радиуса окончаний между высотными поясами полностью объясняются возрастанием на верхних гипсометрических уровнях доли окончаний с мощными псевдопаренхиматическими чехлами при соответствующем снижении обилия менее развитых плектенхиматических чехлов. Здесь уместно, на наш взгляд, привести следующее рассуждение. Если предположить, что соотношение плектен- и псевдопаренхиматических, а также бесструктурных чехлов в подгольцовом поясе по сравнению с горно-лесным остается неизменным, а изменяется только средняя толщина чехлов разного сложения (как это указано в табл. 4), средняя толщина для всей совокупности чехлов составит 15 мкм, как и в горно-лесном поясе. Если, наоборот, предположить, что толщина чехлов каждого типа в обоих поясах неизменна, а изменяется только их соотношение, то средняя толщина чехлов в подгольцовом поясе составила бы 17 мкм, т. е. ту же величину, которая наблюдается на высокогорных площадях.

Таким образом, изменения в структуре наборов чехлов можно считать одним из способов адаптации эктомикоризных симбиозов к условиям высокогорий. Добавим, что, по всей видимости, микоризы с чехлами разного сложения имеют разный уровень физиологической активности [11].

Некоторые из установленных особенностей строения эктомикориз можно более или менее уверенно связать с изменением термического режима местообитаний. Например, низкие температуры почвы (как и превышающие оптимум) приводят к снижению интенсивности микоризации корневых систем [16–18]. С 92 до 80 % снизилась интенсивность микоризации семян *Picea glauca* при выращивании в долинных и высокогорных местообитаниях [4]. Также при пониженных температурах, даже в экспериментальных условиях, наблюдается изменение соотношения микориз разных морфологических типов [17, 18], в частности увеличение доли G-микориз [18]. Низкие температуры могут приводить к изменению пропорций между центральным цилиндром и паренхимой коры: в экспериментах С. Г. Прокушкина [19] на холодных по-

чвах при возрастании общего диаметра ростовых корней сосны снижалась абсолютная толщина слоя паренхимы коры (преимущественно за счет уменьшения количества слоев клеток, но при относительной стабильности размера клеток) и возрастали диаметры центрального цилиндра и трахеид.

Выводы, к которым приводит нас анализ полученных данных, не соответствуют известным фактам возрастания доли подземных органов в биомассе деревьев в экстремальных условиях верхней границы леса [4, 20, 21] или при низкотемпературных воздействиях [22]. Такие изменения рассматриваются как свидетельство снижения функциональной активности поглощающих органов в экстремальных условиях и истолковываются как адаптивные перестройки [21]. Изменения в строении эктомикориз, обнаруживаемые с повышением высоты местообитания, можно охарактеризовать как незначительные, по нашему мнению, их невозможно интерпретировать как указание на существенное изменение активности микоризообразования или уровня развития симбионтов в высотном градиенте. Для сравнения укажем, например, что детерминируемая условиями существования амплитуда изменчивости параметра "толщина чехла" может быть существенно выше, чем в исследованном высотном градиенте, и достигать величин в 1,4–1,7 раз [23].

При обсуждении возможных причин, которые могли бы объяснить, почему в высотном градиенте строение эктомикориз ели существенным образом не изменяется, следует учитывать следующие соображения. Прежде всего, необходимо помнить, что во всем градиенте пробы отбирались в пределах подкоронового пространства деревьев, т. е. в более или менее сходных микробиотопических условиях. Допустимо предположение, что эдифицирующее воздействие деревьев, которое наиболее заметно именно в пристволовых и подкороновых участках, оказывает определенное нивелирующее воздействие на абиотические и биотические условия и способствует уменьшению потенциальных различий в строении эктомикориз из разных высотных поясов. Второе соображение имеет отношение к тому обстоятельству, что, возможно, эктомикоризы из разных высотных поясов собраны на разных этапах их се-

зонной динамики. Учитывая, что в период отбора проб рост корней и формирование эктомикориз еще, возможно, не были завершены, предположение о том, что на разных высотах корни и микоризы находились на разных этапах развития, вполне вероятно. К сожалению, об особенностях изменчивости эктомикориз в горизонтальной мозаике фитоценоза и во временном аспекте ничего не известно. Поэтому данные соображения являются гипотетическими и требуют специального исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной реакцией эктомикоризных ассоциаций ели сибирской на возрастание высоты местности над уровнем моря в изученном градиенте является изменение разнообразия наборов грибных чехлов. Изменение обилия чехлов разного сложения приводит к незначительным изменениям средних размеров эктомикориз (с высотой возрастает средний размер эктомикоризного окончания) и соотношения симбионтов в них (с высотой возрастает средняя абсолютная и относительная толщина чехла). Независимо от соотношения чехлов разного сложения изменяются параметры, характеризующие состояние растительного симбионта. С высотой увеличиваются абсолютный и относительный размеры центрального цилиндра и уменьшается количество отмерших клеток коры паренхимы корня.

В целом, строение эктомикориз ели сибирской на фоне существенной контрастности экологических условий на противоположных концах высотного градиента и ярко выраженных различий в жизненности деревьев не претерпевает значительных (таких, которые можно было бы охарактеризовать как качественные) изменений. Результаты, не принимая во внимание возможные изменения в продолжительности жизни и интенсивности физиологических процессов, протекающих в эктомикоризах, не свидетельствуют о возрастании доли ресурсов, расходуемых на построение эктомикоризных окончаний на верхней границе распространения ели. Также они не дают оснований для утверждения о сколько-нибудь значительном изменении активности эктомикориз в данных условиях.

Выражаю искреннюю признательность Е. Л. Воробейчику (Институт экологии растений и животных УрО РАН) за критическое обсуждение рукописи статьи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты 04-04-96104, 06-04-48383) и гранта Президента РФ для молодых ученых – кандидатов наук и их научных руководителей (МК-1056.2005.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов, Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях, М., Наука, 1985.
2. С. Г. Шиятов, Растительный мир Урала и его антропогенные изменения, Свердловск, 1985, 32–58.
3. Ch. Korner, *Oecologia*, 1998, **115**: 4, 445–459.
4. V. Sveinbjörnsson, *Ambio*, 2000, **29**: 7, 388–395.
5. F.-K. Holtmeier, Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness and Dynamics, Dordrecht; Boston, Kluwer Academic Publishers, 2003.
6. W. K. Smith, M. J. Germino, T. E. Hancock, D. M. Johnson, *Tree Physiology*, 2003, **23**: 16, 1101–1112.
7. И. А. Селиванов, Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза, М., Наука, 1981.
8. Д. В. Веселкин, *Микология и фитопатология*, 2003, **37**: 1, 22–29.
9. I. Ostonen, K. Lõhmus, R. Lash, *Plant and Soil*, 1999, **208**: 2, 283–292.
10. В. И. Шубин, Микоризные грибы северо-запада европейской части СССР. (Экологическая характеристика), Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1988.
11. X. M. Qian, I. Kottke, F. Oberwinkler, *Plant and Soil*, 1998, **199**: 1, 91–98.
12. C. D. Pigott, *New Phytol*, 1982, **92**: 4, 501–512.
13. T. Holopainen, *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc.*, Praha, 1989, Pt. 1, 185–190.
14. Р. Уиттекер, Сообщества и экосистемы, М., Прогресс, 1980.
15. Ю. Одум, *Экология*, т. 2, М., Мир, 1986.
16. C. Theodorou, G. D. Bowen, *Aust. J. Bot.*, 1971, **19**: 1, 13–20.
17. J. L. Parke, R. G. Lindermann, J. M. Trappe, *Can. J. For. Res.*, 1983, **13**: 4, 657–665.
18. T. Domisch, L. Finner, T. Lehto, F. Smolander, *Plant and Soil*, 2002, **239**: 2, 173–185.
19. С. Г. Прокушкин, Минеральное питание сосны (на холодных почвах), Новосибирск, Наука, Сиб. отделение, 1982.
20. В. А. Усольцев, О. А. Крапивина, С. В. Максимов, В. Э. Власенко, Леса Урала и хозяйство в них, 2004, **24**, 144–147.
21. C. Li, S. Liu, F. Berninger, *Trees*, 2004, **18**: 3, 277–283.
22. A. C. Balisky, P. Burton, *New Forests*, 1997, **14**: 1, 63–82.
23. Д. В. Веселкин, *Экология*, 2004, **2**, 90–98.

Diversity and Anatomical Structure of Ectomycorrhizas of *Picea obovata* in the High-Altitude Gradient (the Denezhkin Kamen' Mountain Range, the Middle Urals)

D. V. VESELKIN

Diversity and the anatomic structure of the ectomycorrhizas of Siberian spruce in natural communities over the altitudinal gradient from 305 to 800 m above the sea level (northern taiga, the Denezhkin Kamen' mountain range, the Middle Urals) is investigated. It is established that the relative abundance of fungal mantles of different structure changes substantially with the height of a habitat. The cross size of mycorrhizal tips and the ratio of their structural parts (fungal mantle, layer of the root cortex parenchyma and central cylinder) change insignificantly.