

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*574:581.557.24:582.475

СТРОЕНИЕ ЭКТОМИКОРИЗ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ ХАРАКТЕРИСТИК МЕСТООБИТАНИЙ*

© 2010 г. Д. В. Веселкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 22.04.2008 г.

Проанализировано микроморфологическое строение эктомикориз ели сибирской в 6 топографически сопряженных местообитаниях (южная тайга, Средний Урал) на фоне варьирующей производительности и ветровальной нарушенности древостоев и в различных микробиотопах в пределах местообитаний. Установлено, что изменчивость признаков строения эктомикориз в равной степени определяется различиями экологических условий между местообитаниями и внутри местообитаний. По сравнению с размерами поглощающих корней в составе эктомикоризных окончаний размеры грибных чехлов изменчивы в большей степени.

Ель сибирская, эктомикоризы, микроморфологическое строение, грибной чехол, радиус корня, топоэкологический профиль, средовой градиент, микробиотоп.

На региональном и локальном уровнях климатский тип растительности, производительность и устойчивость растительных сообществ определяются особенностями рельефа и почвенно-грунтового субстрата. Поэтому можно ожидать, что основные адаптации растений к локально действующим экологическим факторам должны реализовываться в подземной сфере и выражаться в изменении строения и функционирования подземных органов, непосредственно взаимодействующих с почвенно-грунтовым компонентом экосистем.

Важно учитывать, что подавляющая часть растений (около 80% видов мировой флоры) не автономна в осуществлении водно-минерального питания, что выражается в формировании на их корнях микориз [21] и других симбиотических ассоциаций. Для голосеменных и покрытосеменных деревьев характерны эктомикоризные симбиозы [9, 21], которые интенсивно исследуются. Однако в “микоризологии” преобладают экспериментальные работы, выполненные в лабораториях и в полевых условиях. Прямая экстраполяция их результатов на природные ситуации не всегда правомерна [30]. Натурные экологически ориентированные исследования эктомикоризных симбиозов осуществляются в нескольких направлениях. В рядах экологически раз-

личающихся местообитаний и микроместообитаний исследуются особенности видового состава [2, 20, 25, 26 и др.] и распределения биомассы и продукции мицелия эктомикоризных грибов [23, 28, 31, 32 и др.] и особенности развития и строения эктомикориз [3, 12, 17, 24, 29 и др.]. Ни по одному из этих направлений имеющиеся данные не являются достаточными и тем более исчерпывающими. В частности, в настоящее время невозможно указать, какие из естественных экологических средовых факторов определяют состояние эктомикоризных симбиозов. Недостаточные знания причин изменчивости строения эктомикориз в естественных сообществах побудили нас исследовать микроморфологическое строение эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в ряду естественных топографически сопряженных местообитаний на фоне меж- и внутрибиотопического варьирования условий.

РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Ключевым участком для исследований выбран водосборный бассейн верховьев р. Сулем (Висимский государственный биосферный заповедник, западный макросклон Среднего Урала, подзона южной тайги). Пробные площади по возможности вписаны в существовавший ранее [7–8] топоэкологический профиль, следующий в общем северо-западном направлении от вершины горы Б. Сутук к верховьям р. Сулем и по возможности полно охва-

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (04-04-96107) и гранта Президента РФ для молодых ученых – кандидатов наук и их научных руководителей (МК-1056.2005.4).

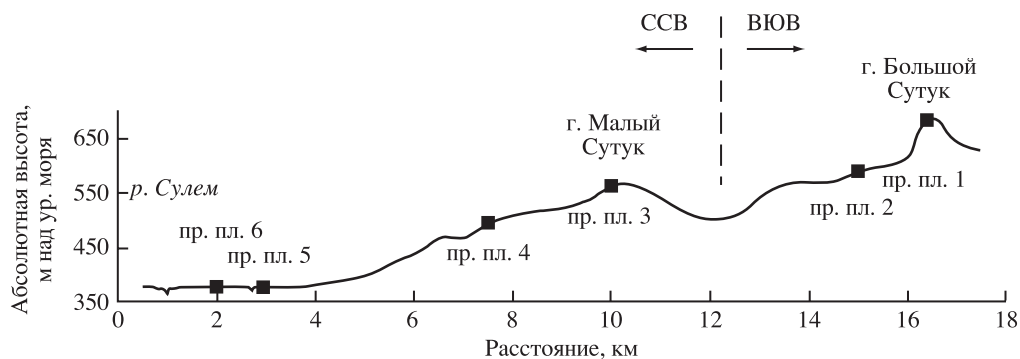


Рис. 1. Схема топоэкологического профиля (по [8] с изменениями).

тывающий разнообразие коренных и условно-коренных типов лесов заповедника.

Пробные площади (пр. пл.) расположены на высотах 380–685 м над ур. моря (рис. 1, табл. 1) в среднегорных (выше 500 м над ур. моря; пр. пл. 1–3) и низкогорных местоположениях (200–500 м над ур. моря; пр. пл. 4–6) и характеризуются разным положением в рельефе: элювиальные (пр. пл. 1 и 3); транзитные (пр. пл. 2 и 4) и аккумулятивные (пр. пл. 5–6) типы элементов рельефа. В пределах высотных местоположений и типов элемента рельефа площади могут быть разделены на нарушенные и не нарушенные массовым ветровалом в 1995 г. Условной границей ветровальной нарушенности принята величина в 20% выпавших деревьев.

Сбор материала осуществлен в сентябре 2004 г. Для надежной идентификации вида дерева прослеживали связь проводящих корней с представленными на них эктомикоризами со скелетными корнями. Пробы извлекали из верхней части минерального слоя почвы – 1–3 см ниже ферментативного слоя

лесной подстилки (почвенный горизонт А1). На каждой площади пробы отбирались в двух типах микробиотопов: в подкрановом пространстве деревьев ели и вне подкранового пространства, т.е. в просветах между кронами, в окнах. Объем материала – по 10 проб из каждого микробиотопа на площади (всего 120 проб). Образцы фиксировали в 4%-ном формалине.

Микроморфологическое строение эктомикоризных окончаний изучали на тонких (10 мкм) поперечных срезах, приготовленных на замораживающем ротационном микротоме. С каждой пробной площади проанализировано по 120–140 окончаний (по 6–12 случайно отобранных окончаний из каждой пробы). При увеличении в 200–450 раз у каждого окончания фиксировали: наличие или отсутствие грибного чехла; радиус всего окончания и корня в составе окончания; толщину чехла; число слоев танниновых клеток паренхимы коры корня. При расчете доли грибного чехла в объеме эктомикоризного окончания допускали, что объемы струк-

Таблица 1. Характеристики пробных площадей

Пр. пл.	Высота над ур. моря, м	Положение в рельефе	Тип леса	Состав по числу стволов	Класс бонитета	Нарушенность ветровалом	Почва
1	685	Вершина	Ельник нагорный	7Е2Б1П + К	V	Нет	Бурая горно-лесная типичная
2	590	Верхняя часть склона	высокотравно-папоротниковый	5Е5П	III	Есть	То же
3	560	Вершина	то же	6Е4П	IV	То же	»
4	490	Средняя часть склона	крупно-папоротниковый	5Е4П1Б	IV	»	Бурая горно-лесная с признаками оглеения
5	380	Склон приречной ложбины	зеленомошно-мелкотравный	5Е3Б2П	III	Нет	слабо-оподзоленная
6	380	Выровненная депрессия	Ельник-кедровник хвощово-сфагновый	6Е4К + Б	V	Есть	Торфяно-глеевая

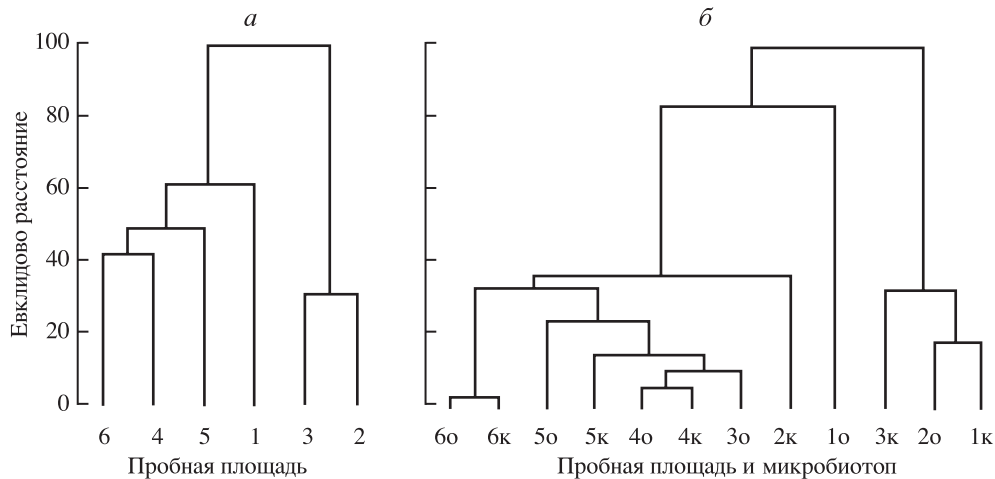


Рис. 2. Различия совокупностей эктомикориз *Picea obovata* с разных площадей по признакам микроморфологического строения (*a* – средние значения для площади; *b* – раздельно для подвыборок из подкروновых микробиотопов (индекс “к”) и окон (индекс “о”). Меры различия нормированы к максимуму; способ построения – метод Варда.

турных частей в осевом образовании, каким является эктомикоризное окончание, пропорциональны площади сечения этих структурных частей на поперечном срезе. Долю грибного чехла на площади поперечного среза окончания выражали в процентах от площади поперечного среза всего окончания и рассчитывали по формуле:

$$D_{\text{чехла}} = \frac{R_{\text{окончания}}^2 - R_{\text{корня}}^2}{R_{\text{окончания}}^2} \times 100\%,$$

где $D_{\text{чехла}}$ – доля чехла на площади поперечного среза окончания, %; $R_{\text{окончания}}$ – радиус окончания, мкм; $R_{\text{корня}}$ – радиус корня в составе окончания, мкм.

При статистическом анализе для показателя доли заселенных эктомикоризными грибами поглощающих корней (признак “интенсивность микоризации”) учетной единицей была пробная площадь, для параметров микроморфологического строения эктомикориз – отдельное окончание.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выявление ведущих экологических факторов.

Строение эктомикориз может изменяться сопряженно с изменением любого из факторов, в качестве которых в настоящей работе приняты характеристики пробных площадей (высотный тип положения, тип элемента рельефа, выраженность ветровальной нарушенности и производительность древостоя) или микробиотопические различия точек отбора проб. Для выявления ведущего фактора использован анализ дендрограмм различия совокупностей эктомикориз с разных площадей по размерным и счетным микроморфологическим параметрам.

При анализе без разделения эктомикориз на подвыборки из подкروновых микробиотопов и окон (рис. 2, *a*) в относительно компактный кластер группируются выборки из низкогорных местообитаний (пр. пл. 4–6), к которым примыкает одна среднегорная (пр. пл. 1). Ясно дифференцированы от этой группы эктомикоризы с двух среднегорных площадей, подверженных сильному ветровалу (пр. пл. 2–3). При попытке классифицировать подвыборки эктомикориз, выделенные на основании их микробиотопической приуроченности, картина заметно усложняется (рис. 2, *b*). Только на двух площадях (пр. пл. 4 и 6) подвыборки из двух микробиотопов группируются вместе, в остальных случаях совокупности эктомикориз из разных микробиотопов одного местообитания отличаются друг от друга.

Характер объединения выборок в кластеры свидетельствует, что в первом приближении высотный тип местоположения площади может рассматриваться в качестве ведущего фактора, влияющего на строение эктомикориз. Подчиненное положение занимает характеристика ветровальной нарушенности древостоя. В зависимости от типа элемента рельефа или класса бонитета древостоя выборки каким-либо закономерным образом не группируются. Микробиотопические различия вносят существенный вклад в общую изменчивость эктомикориз. Учитывая это, строение эктомикориз проанализировано в зависимости от: 1) высотного типа местоположения площади; 2) ветровальной нарушенности древостоя; 3) типа микробиотопа.

Общие закономерности изменчивости эктомикориз. Интенсивность микоризации корневых систем ели изменяется на пробных площадях от 77

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа параметров строения эктомикоризных окончаний *Picea obovata* в зависимости от высотного типа местоположения, степени нарушенности древостоя и типа микробиотопа

Источники изменчивости	df	Параметры							
		радиус корня		толщина чехла		доля объема чехла		доля слоев танниновых клеток	
		SS	F	SS	F	SS	F	SS	F
Факторы									
местоположение (А)	1	618	0.63	3593	26.04***	3249	35.91***	1730	9.83**
нарушенность (Б)	1	6714	6.87**	3333	24.16***	1721	19.02***	308	1.75
микробиотоп (В)	1	3461	3.54	2276	16.50***	1180	13.04***	1502	8.53**
Взаимодействия факторов									
А × Б	1	206	0.21	1055	7.65**	513	5.67*	162	0.92
А × В	1	5817	5.95*	117	0.85	4	0.05	255	1.45
Б × В	1	6625	6.78**	7	0.05	60	0.67	454	2.58
А × Б × В	1	9559	9.78**	753	5.46*	1473	16.29***	465	2.64
Остаточное	618	599946		85260		55815		106836	
Общее	624	623360		100372		67082		114481	

* $p < 0.05$.

** $p < 0.01$.

*** $p < 0.001$.

Примечание. df – число степеней свободы; SS – сумма квадратов отклонений; F – значение критерия Фишера и уровень его значимости.

(пр. пл. 4) до 95% (пр. пл. 2). В низкогорных местообитаниях в микоризы преобразуется несколько меньшая доля поглощающих корней, чем в среднегорных (размахи значений соответственно 77–93 и 89–95%), но различия не значимы ($t_{(2)} = 0.77$; $P = 0.484$). На не нарушенных и нарушенных ветроваломах площадях, как и в зависимости от микробиотопа, интенсивность микоризации также не различается.

Средний радиус корня в составе эктомикоризных окончаний варьирует в зависимости от степени ветровальной нарушенности древостоя, а жизненность корня, о которой судили по обилию слоев танниновых клеток, в зависимости от высоты расположения пробной площади и микробиотопа (табл. 2). Толщина грибного чехла и его доля в объеме окончания варьирует в зависимости от высотного положения площади, ветровальной нарушенности древостоя и типа микробиотопа.

Грибной чехол эктомикориз более развит, во-первых, в среднегорных местообитаниях (в среднем 23 мкм) по сравнению с низкогорными (17 мкм), во-вторых, на площадях с нарушенным древостоем по сравнению с не нарушенным (22 и 17 мкм, соответственно) и, в-третьих, в подкороновых микробиотопах по сравнению с окнами (22 и 18 мкм) (рис. 3, б). Радиус корня варьирует с меньшей амплитудой, чем толщина чехла, и более крупные корни формируются на площадях с нарушенным древостоем (рис. 3, а). Динамика параметра “доля чехла

в объеме эктомикоризного окончания” (рис. 3, в) близко повторяет динамику толщины чехла, что связано с низкой изменчивостью радиуса корня. Жизненность корня (рис. 3, г) изменяется противоположно уровню развития гриба: наибольшая доля слоев отмерших клеток коры наблюдается на низкогорных площадях и в окнах древостоя.

Соотношение симбионтов. Детальный анализ изменчивости строения эктомикориз проведен на примере признака “доля чехла в объеме эктомикоризного окончания”. Этот признак характеризует состояние системы “растение-гриб” именно как симбиооргана, поскольку отражает уровень развития обоих партнеров [3]. Его динамика легко интерпретируется как изменение структурной значимости симбионтов.

Поскольку размещение точек отбора проб в горизонтальном пространстве не было случайным, анализ динамики соотношения симбионтов в зависимости от микробиотопической приуроченности предшествует анализу эффектов прочих факторов.

На двух площадях (пр. пл. 3 и 5) доля грибного чехла в объеме симбиооргана в подкороновых микробиотопах значимо выше, чем в окнах, но в других случаях соотношения симбионтов в обоих микробиотопах близки (рис. 4, а). Поэтому, несмотря на значимый вклад фактора “микробиотоп” в общую изменчивость признака, вывод, что доля объема гриба в эктомикоризах из подкороновых микробиотопов

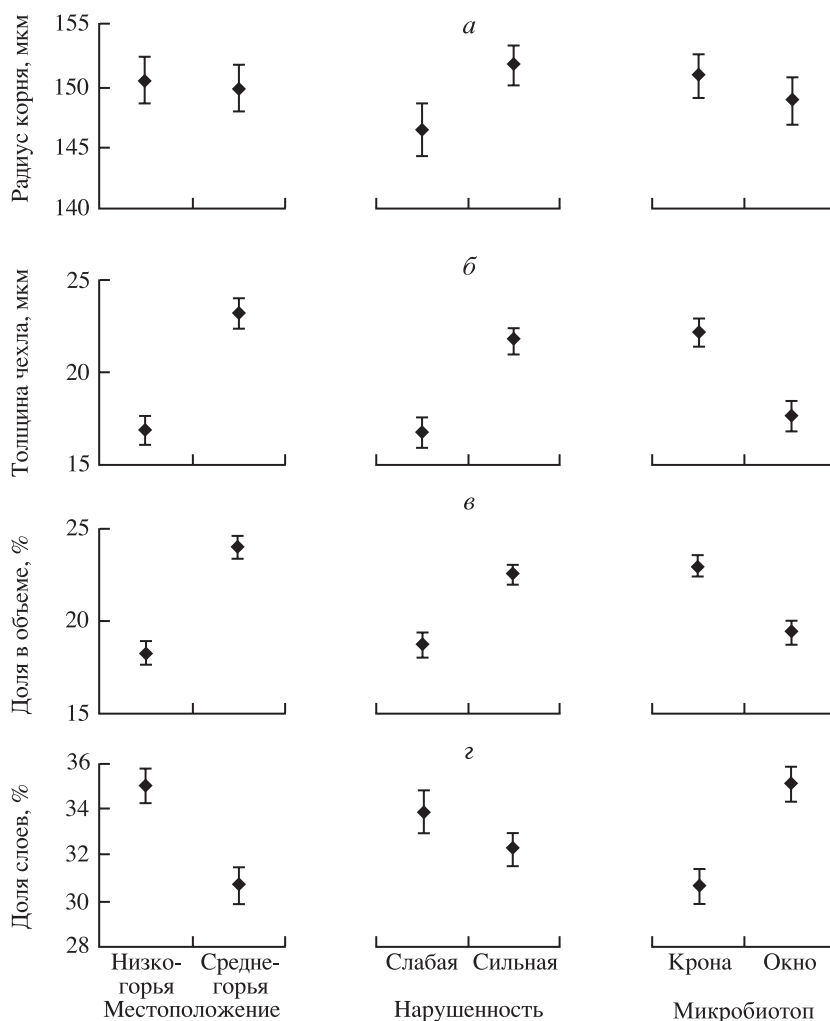


Рис. 3. Изменение радиуса корня (а), толщины грибного чехла (б), доли чехла в объеме эктомикоризных окончаний (в) и доли слоев танниновых клеток коры корня (г) в эктомикоризах *Picea obovata* в зависимости от высотного местоположения, степени ветровальной нарушенности древостоя и типа микробиотопа. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

выше, чем в окнах, не распространяем на все площади. При отдельном анализе эктомикориз из разных микробиотопов в обоих случаях лучшее развитие грибного чехла наблюдается в среднегорных местообитаниях и при ветровальном нарушении. Здесь и далее в тексте для характеристики значимости обсуждаемых различий приводятся результаты дисперсионного анализа; подкروновые микробиотопы: $F_{\text{высота}(1; 321)} = 26.42$; $F_{\text{нарушенность}(1; 321)} = 17.12$, в обоих случаях $P < 0.001$; окна: $F_{\text{высота}(1; 298)} = 19.24$; $F_{\text{нарушенность}(1; 298)} = 7.15$, в обоих случаях $P < 0.01$. Поскольку значимых связей проявления обусловленных типом микробиотопа различий в соотношении симбионтов с характеристиками пробных площадей не выявлено, в дальнейшем анализе влияние эффектов внутриценотической мозаики не учитывали.

Связь между пропорциями симбионтов в эктомикоризах и положением местообитания на профиле неоднозначна (рис. 4, б). Наибольший вклад чехла

в объем эктомикориз наблюдается на среднегорных площадях: пр. пл. 3 (элювиальный элемент рельефа) и пр. пл. 2 (транзитный элемент рельефа). В то же время на пр. пл. 1 (наивысшая отметка профиля, элювиальное положение) значения признака сравнимы с таковыми в низкогорных местообитаниях. Лучшее развитие грибного симбионта на больших высотах обнаруживается при отдельном сравнении между собой нарушенных и не нарушенных ветровальных площадей (нарушенные: $F_{(1; 414)} = 55.49$, $P < 0.001$; не нарушенные: $F_{(1; 207)} = 3.99$, $P < 0.047$). Связь между долей объема чехла и степенью ветровальной нарушенности менее однозначна, поскольку для трех среднегорных местообитаний такая связь значима ($F_{(1; 323)} = 22.40$, $P < 0.001$), а для трех низкогорных – нет ($F_{(1; 298)} = 1.76$, $P = 0.185$).

В элювиальных и транзитных элементах рельефа доля грибного симбионта в эктомикоризах выше, чем в аккумулятивных (соответственно 23 и

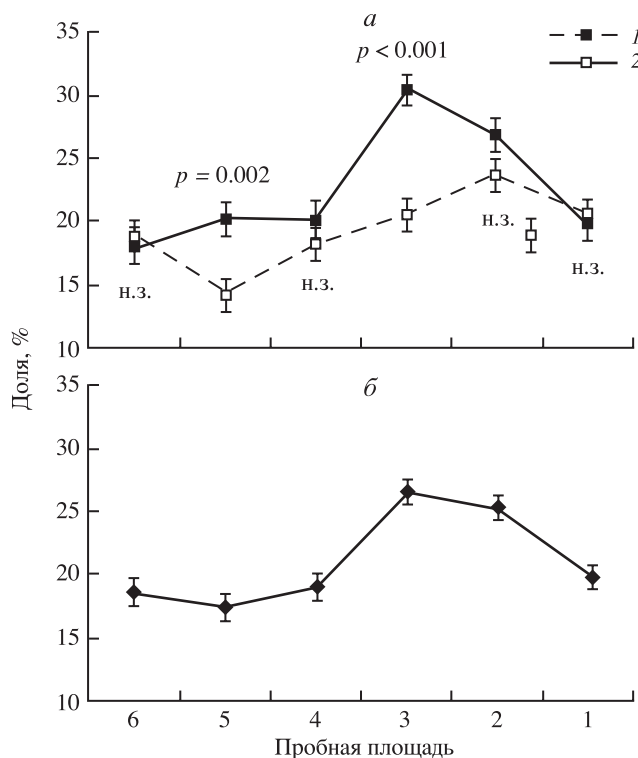


Рис. 4. Доля грибного чехла в объеме эктомикоризных окончаний *Picea obovata* на пробных площадях (а – в подкroновом пространстве (1) и в окнах древостоя (2), приведена значимость различий значений параметра между микробиотопами на каждой пробной площадке (“н.з.” – различия не значимы); б – в среднем на площадке). Вертикальные линии – стандартная ошибка.

18%; $F_{(1;622)} = 17.67$, $P < 0.001$), что закономерно, учитывая приуроченность данных типов рельефа соответственно к средне- и низкорным площадям. В зависимости от производительности древостоев доля гриба в эктомикоризах также варьирует значимо (класс бонитета III – 21, IV – 23, V – 19%; $F_{(2;622)} = 8.21$, $P < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранжирование характеристик точек отбора проб, рассматриваемых нами как экологические факторы, по степени их влияния на строение эктомикориз осуществлено в целях выбора адекватной схемы анализа данных и для формулирования гипотез относительно возможных причин экологической динамики строения эктомикориз. В целом результаты выявления ведущих факторов мы не считаем неоспоримыми. Но утверждение, что строение эктомикориз ели детерминируется как условиями местообитаний (пробных площадей) в целом, так и особенностями микробиотопических условий, на наш взгляд, надежно.

Амплитуда варьирования признаков строения эктомикориз, определяемая меж- и внутробиотопи-

ческими различиями условий, имеет один и тот же порядок (на примере показателя “доля чехла в объеме эктомикоризы”): и между площадями, и в разных микробиотопах на одной площади наибольшие различия достигают полутора раз. Из этого можно сделать два заключения. Заключение общего характера: эктомикоризы чувствительны к актуальным средовым условиям, отражая в своем строении различия, обусловленные особенностями условий на разных пробных площадях и в микробиотопах на одной площади. Методическое заключение: при сравнении строения эктомикориз с разных площадей необходимо использовать стратифицированные способы отбора проб.

Морфологически грибной компонент эктомикориз (чехол) пластичнее растительного (корня), поскольку толщина чехла изменяется в зависимости от большего числа факторов, чем радиус корня (табл. 2) и изменчивость размеров чехла больше по амплитуде (рис. 3). Дополним это заключение прямой оценкой вариабельности признаков: для радиуса корня значения коэффициентов вариации на пробных площадях изменяются от 20 до 26%, а для толщины чехла – от 52 до 67%. Между площадями значения коэффициентов вариации составляют 4 и 23% соответственно.

По нашему мнению, для анализа взаимоотношений симбионтов в эктомикоризах может быть использован принцип “максимальной экологической полезности”, предложенный В.Г. Суховольским [13–14], в соответствии с которым распределение общих ресурсов системы (дерева) между ее разными компонентами (листья, ствол, корни) проводится так, что общая экологическая полезность для любого момента времени максимальна. В таком случае можно считать, что размеры симбионтов в эктомикоризах пропорциональны нагрузкам, лежащим на эти компоненты, и приносимым этими компонентами вкладом в “общую полезность”. Соответственно можно предполагать, что возрастание экологической роли одного из симбионтов должно положительно коррелировать с уровнем его развития. Принимая эти допущения и учитывая большую экологическую изменчивость размеров грибного компонента эктомикориз по сравнению с древесным, можно заключить, что адаптация поглощающих органов деревьев ели к актуальным почвенным условиям изученных местообитаний достигается путем первоочередной регуляции уровня развития грибного симбионта.

Анализ возможных причин выявленных закономерностей экологической динамики строения эктомикориз осуществлен на примере признака “доля

чехла в объеме окончаний” на основании литературной информации об особенностях средовых условий. Эдафические условия в подкروновых участках деревьев ели, вероятно, менее благоприятны, чем в окнах. Это может быть обусловлено меньшей влажностью [4, 6] и большей кислотностью [5, 10] субстратов в подкроновых участках и активным потреблением ресурсов корнями деревьев, насыщенность почвы которыми в подкроновых участках выше, чем в окнах [11, 27]. Поскольку доля объема грибного чехла в подкроновых микробиотопах выше, чем в окнах (рис. 3), можно считать, что большая значимость грибного компонента наблюдается в относительно напряженных эдафических условиях. С другой стороны, можно предположить, что вблизи стволов корни и эктомикоризы лучше снабжаются фотоассимилятами, чем корни и эктомикоризы в окнах. Подобное сочетание условий – неоптимальные эдафические условия и достаточный уровень обеспеченности энергией и органическим углеродом – в соответствии с классическими [Bjorkman, 1945, цит. по 16] и современными [18] представлениями способствует активному микоризообразованию. Таким образом, при анализе динамики соотношения симбионтов во внутриценотическом масштабе наблюдаемым фактам можно предложить удовлетворительное объяснение.

При межбиотопическом сравнении лучшее развитие грибного симбионта наблюдается в ельниках неморальной группы (пр. пл. 2, 3), характеризующихся относительно оптимальными лесорастительными условиями [1], а самая низкая доля гриба в эктомикоризах установлена в низкопроизводительных лесах V класса бонитета (пр. пл. 1 и 6). Таким образом, если для межбиотопического масштаба и можно предполагать какую-либо связь между соотношением симбионтов и почвенными условиями, то она, по-видимому, противоположна по знаку связи, просматривающейся во внутрибиотопическом масштабе. В аналогичном нашему исследовании [29] не установлено связи между соотношением размеров корня и чехла в эктомикоризах *Picea abies* с лесорастительными условиями. В целом, по-видимому, невозможно уверенно указать на вероятные причины и механизмы, обуславливающие изменчивость строения эктомикориз ели в изученном градиенте условий. Одна из очевидных причин этого – отсутствие оценок напряженности средовых факторов, потенциально способных влиять на состояние эктомикориз. К важнейшим из таких факторов относятся: физиологический статус деревьев [15, 18]; содержание в почве азота [17, 23–24], фосфора [18] и органического вещества [22]; рН почвы [19].

Выводы. 1. Строение эктомикориз ели сибирской варьирует в зависимости от различных характеристик точек отбора проб, характеризующих различия абиотических и биотических условий между разными местообитаниями (сообществами) и в пределах одного местообитания. Изменчивость признаков строения эктомикориз в сопоставимой степени определяется варьированием экологических условий между местообитаниями и в пределах одного местообитания.

2. Абсолютный и относительный размер грибного симбионта эктомикориз (грибного чехла) более изменчив, чем размер корня, входящего в состав эктомикоризного окончания.

3. Доля грибного симбионта в объеме эктомикориз увеличивается: в высоко расположенных местообитаниях по сравнению с низко расположенными; на площадях с выраженным ветровальным нарушением древостоев по сравнению с не нарушенными; в подкроновых микробиотопах по сравнению с окнами древостоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арефьева З.Н. О некоторых особенностях почвообразования в темнохвойных лесах горной провинции Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 84–96.
2. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
3. Веселкин Д.В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98.
4. Волокитина А.В. Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса // Лесоведение. 1979. № 2. С. 40–48.
5. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
6. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 264 с.
7. Колесников Б.П. Некоторые результаты работы и ближайшие перспективы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 3–11.
8. Коломыц Э.Г. Эколого-географические аспекты изучения горной тайги Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 51–83.
9. Лобанов Н.В. Микоторофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
10. Орлова М.А., Лукина Н.В., Никонов В.В. Влияние ели на пространственную изменчивость кислотности подзолов северотаежных лесов // Лесоведение. 2003. № 6. С. 3–11.

11. Санникова Н.С., Локосова Е.И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 73–94.
12. Семенова Л.А. Особенности экологии микориз сосны обыкновенной в зависимости от эдафических условий и географической широты // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 133–147.
13. Суховольский В.Г. Свободная конкуренция фракций дерева за ресурсы и аллометрические соотношения // Журн. общей биологии. 1997. Т. 58. № 8. С. 80–88.
14. Суховольский В.Г. Фракционная структура и продуктивность фитомассы деревьев и насаждений // Лесоведение, 1996. № 1. С. 30–40.
15. Чмыр А.Ф. Микориза ели и ее влияние на величину поглощающей части корней // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. С. 62–69.
16. Шемаханова Н.М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
17. Baar J., Bastiaans T., van de Coevering M.A., Roelofs J.G.M. Ectomycorrhizal root development in wet Alder carr forests in response to desiccation and eutrophication // Mycorrhiza. 2002. V. 12. № 3. P. 147–151.
18. Bucking H., Heyser W. Uptake and transfer of nutrients in ectomycorrhizal associations: interactions between photosynthesis and phosphate nutrition // Mycorrhiza. 2003. V. 13. № 2. P. 59–68.
19. Dighton J., Skeffington R.A. Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of Scots pine seedlings // New Phytol. 1987. V. 107. № 1. P. 191–202.
20. Durall D.M., Jones M.D., Wright E.F., Kroeger P., Coates K.D. Species richness of ectomycorrhizal fungi in cutblocks of different sizes in the Interior Cedar-Hemlock forests of northwestern British Columbia: sporocarps and ectomycorrhizae // Can. J. For. Res. 1999. V. 29. № 9. P. 1322–1332.
21. Harley J.L., Smith S.E. Mycorrhizal symbiosis. L.; N.Y.: Academic Press, 1983. 483 p.
22. Hendricks J.J., Mitchell R.J., Kuehn K.A., Pecot S.D., Sims S.E. Measuring external mycelia production of ectomycorrhizal fungi in the field: the soil matrix matters // New Phytol. 2006. V. 171. № 1. P. 179–186.
23. Högborg M.N., Baath E., Nordgren A., Arnebrant K., Högborg P. Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs – a hypothesis based on field observations in boreal forest // New Phytol. 2003. V. 160. № 1. P. 225–238.
24. Holopainen T., Heinonen T.H., Halonen A. Injuries to Scots pine mycorrhizas and chemical gradients in forest soil in the environment of a pulp mill in Central Finland // Water, air and soil pollution. 1996. V. 87. № 1–4. P. 111–130.
25. Jumpponen A., Trappe J.M., Cazares E. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation // Mycorrhiza. 2002. V. 12. № 1. P. 43–49.
26. Laganà A., Loppi S., De Dominicis V. Relationship between environmental factors and the proportions of fungal trophic groups in forest ecosystems of the central Mediterranean area // For. Ecol. Manag. 1999. V. 124. № 2–3. P. 145–151.
27. Müller K.H., Wagner S. Fine root dynamics in gap of Norway spruce stands in the German Ore Mountains // Forestry. 2003. V. 76. № 2. P. 149–158.
28. Nilsson L.O., Giesler R., Baath E., Wallander H. Growth and biomass of mycorrhizal mycelia in coniferous forests along short natural nutrient gradients // New Phytol. 2005. V. 165. № 2. P. 613–622.
29. Ostonen I., Löhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions // Plant and Soil. 2003. V. 257. № 2. P. 435–442.
30. Unestam T., Chakravarty P., Damm E. Fungicides: in vitro tests not useful for evaluating effects on ectomycorrhizae // Ecological and applied aspects of ecto- and endomycorrhizal associations. Praha: Academia, 1989. P. 1. P. 535–538.
31. Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington // Ecology. 1982. V. 63. № 2. P. 370–380.
32. Wallander H., Nilsson L.O., Hagerberg D., Baath E. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field // New Phytol. 2001. V. 151. № 3. P. 753–760.

The Structure of Siberian Spruce Ectomycorrhiza Related to Habitats Characteristics

D. V. Veselkin

The micromorphological structure of Siberian spruce ectomycorrhiza was analyzed in six topographically related habitats (southern taiga, the Middle Urals), in stands of different productivity and disturbance, and in different microhabitats. The high variability of the ectomycorrhiza structure determined by both inter- and intrahabitat differences in ecological conditions were determined. The higher variation of the fungal sheath sizes as compared to those of absorbing roots in ectomycorrhizal tips was found.