Том 44 2010 Вып. 4

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 581.557.24

© *Д. В. Веселкин*

РАЗНООБРАЗИЕ ЭКТОМИКОРИЗ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (PICEA OBOVATA) В ДВУХ ЕСТЕСТВЕННЫХ СРЕДОВЫХ ГРАДИЕНТАХ

VESELKIN D. V. THE DIVERSITY OF SIBERIAN SPRUCE (PICEA OBOVATA) ECTOMYCORRHIZAS IN TWO NATURAL ENVIRONMENTAL GRADIENTS

Высокое видовое разнообразие грибов, вступающих в симбиоз с растениями с образованием микоризных ассоциаций, — важная особенность структурно-функциональной организации наземных экосистем в целом (Harley, Smith, 1983; Read, 1999) и лесов бореальной зоны, для которых наиболее характерны макромицеты-симбиотрофы, формирующие, в частности, эктомикоризные ассоциации (Каратыгин, 1993; Read, 1999). Большое количество видов эктомикоризных грибов, выполняющих посреднические и регуляторные функции в системе взаимодействия «растения—почва», гарантирует возможность успешной адаптации поглощающих органов деревьев к широкому спектру экологических условий в пространственном и/или временном измерениях (Каратыгин, 1993; Read, 1999). Это положение подтверждено многочисленными фактическими данными: специфичностью видового состава симбиотрофных макромицетов разных биогеоценозов (Васильева, 1973; Петренко, 1978; Бурова, 1986; Шубин, 1988; Переведенцева, 1999), дифференциальной локализацией мицелия симбиотрофных грибов и эктомикориз в почвенном профиле (Шубин, 1998; Taylor, 2002; Rosling et al., 2003; Иванов, 2005; Baier et al., 2006; Bakker et al., 2006), в горизонтальной структуре биогеоценозов (Фомина, 2000; Kikuchi, Futai, 2003; Великанов и др., 2005; Saari et al., 2005), в разных субстратах: почве и древесных остатках (Tedersoo et al., 2003). Одно из следствий разнообразия грибов-микоризообразователей — микроморфологическое и анатомическое разнообразие собственно эктомикориз (Доминик, 1963; Селиванов, 1981; Godbout, Fortin, 1984; Gronbach, Agerer, 1986; Веселкин, 2003; Agerer, 2006; Tedersoo et al., 2006).

Изучение разнообразия эктомикориз по макро- и микроморфологическим признакам — информативный способ оценки разнообразия симбиотических связей, что показано, в частности, исследованиями в нескольких техногенных экологических градиентах (Веселкин, 2004, 2006). Для сравнения закономерностей трансформации разнообразия эктомикориз при изменении экологических условий разной природы (техногенных и естественных) предприняты специальные исследования в естественных средовых градиентах, результаты которых излагаются в настоящем сообщении. Основной вопрос, на который предполагалось найти ответ, заключается в следующем: в какой степени выводы о закономерностях трансформации параметров разнообразия эктомикориз, полученные в техногенных средовых градиентах, могут быть распространены на ситуации изменения экологических условий под влиянием естественных экологических факторов.

Материал и методы

Работы осуществлены на территориях двух уральских заповедников: Висимского государственного биосферного (Средний Урал, подзона южной тайги, 57°22′ с. ш., 59°44′ в. д.) и «Денежкин Камень» (Северный Урал, подзона средней тайги, 60°27′ с. ш., 59°34′ в. д.). На территории Висимского заповедника натурный средовой градиент (6 пробных площадей) следует в северо-западном направлении от вершины горы Б. Сутук (685 м над ур. моря) к верховьям р. Сулем (380 м над ур. моря). На территории заповедника «Денежкин Камень» градиент (также 6 площадей) охватывает серию местообитаний на северном склоне Шарпинской сопки (горный массив Денежкин Камень) на высотах от 800 (верхняя граница распространения сомкнутых лесов) до 305 м над ур. моря. Характеристики пробных площадей обоих градиентов приведены в табл. 1.

Признаки высотной поясности растительности существенно ярче проявляются в средовом градиенте массива Денежкин Камень, поэтому далее для обозначения этого градиента использован термин «высотный», а для градиента в Висимском заповеднике, в котором высотные различия проявляются менее ярко, — «топографический». Площади обоих градиентов охватывают среднегорные и низкогорные местоположе-

Таблица 1

Характеристики пробных площадей средовых градиентов

Площадь	Высота над ур. моря, м	Высотное положение (высотный пояс)	Элемент рельефа	Состав древостоя по числу стволов	Бонитет	Тип леса, растительная ассоциация
Топографический градиент (Висимский заповедник)						
пп 1	685	Среднегорное	Элювиальный	7Е2Б1П+К	V	Ельник нагорный
пп 2	590	»	Транзитный	5Е5П	III	Ельник высокотравно-папоротниковый
пп 3	560	»	Элювиальный	6Е4П	IV	То же
пп 4	490	Низкогорное	Транзитный	5Е4П1Б	IV	Ельник крупнопапоротниковый
пп 5	380	»	Аккумулятивный	5Е3Б2П	III	Ельник зеленомошно-мелкотравный
пп 6	380	»	То же	6Е4К+Б	V	Ельник-кедровник хвощово-сфагновый
Высотный градиент (заповедник «Денежкин Камень»)						
пг 1	800	Среднегорное (подгольцовый)	Элювиальный	5К4Б1Лц+Е	Vб	Шикшиево-голубичная
пг 2	750	То же	»	6Б3К1Лц+Е, С	Va	Осоково-черничная
пг 3	710	» »	Транзитный	4Б2П2Лц1Е1К+С	V	Багульниково-черничная
л 2	505	Низкогорное (горно-лесной)	»	3К3Е3Б1П	V	Вейниково-черничная
л 3	335	То же	Аккумулятивный	4П3С1К1Е1Б	IV	Бруснично-черничная
л 4	305	» »	То же	4Е3П2К1Б	IV	Долгомошно-черничная

Примечание. Названия типов леса и бонитет даны по материалам лесоустройства.

ния (соответственно выше и ниже 500 м над ур. моря), а также основные типы элементов рельефа: элювиальные, транзитные и аккумулятивные. Пробные площади могут быть дифференцированы также в зависимости от производительности древостоев.

Модельным видом дерева выбрана ель сибирская (Picea obovata Ledeb.), которая представлена на территориях обоих ключевых участков. Сбор материала осуществлен в высотном градиенте в августе, а в топографическом — в сентябре 2004 г. Для надежной видовой идентификации прослеживали связь проводящих корней с представленными на них эктомикоризами со скелетными корнями. Все пробы извлечены из верхней части минерального слоя почвы (1—3 см ниже ферментативного слоя лесной подстилки). В высотном градиенте все пробы извлечены из подкроновых участков деревьев ели первого яруса. В топографическом градиенте Висимского заповедника использовали схему, в соответствии с которой пробы отбирали дифференцированно из двух типов микробиотопов, существование которых обусловлено эдификаторным воздействием деревьев ели, — из подкроновых участков и из участков окон древостоя. Из каждого типа микробиотопов на каждой пробной площади отобрано по 10 проб.

Образцы фиксировали в 4%-м растворе формалина. Поперечные срезы корневых окончаний (115—140 с каждой пробной площади; всего 1475 окончаний) толщиной 10 мкм исследовали в глицерине без окрашивания. У каждого окончания фиксировали наличие грибного чехла и определяли его подтип по Т. Доминику (1963), используя определительную таблицу, приводимую в работе И. А. Селиванова (1981).

Результаты и обсуждение

Интенсивность микоризации корневых систем не зависит от градиента, типа микробиотопа или экологических характеристик исследованных местообитаний: высоты над уровнем моря, типа элемента рельефа, производительности древостоя. На 12 площадях двух средовых градиентов от 77 до 99 % корневых окончаний оказались заселены грибами.

Микоризы ели представлены эумицетными хальмофаговыми (по: И. А. Селиванов, 1981) эктомикоризами с чехлами 15 подтипов (табл. 2): плектенхиматическими (B, D и E), переходными (BF), псевдопаренхиматическими (F, G, H и I), двойными (K, L, N, O, P и Q) и бесструктурными (SR). Также обнаружены окончания с сетью Гартига, но без наружного грибного чехла — HN-окончания (Веселкин, 2004), которые учитывали как отдельный подтип. Наиболее обильными в полной совокупности окончаний являются эктомикоризы с чехлами подтипов B (32 % всех окончаний), SR (25 %) и F (21 %). Чехол G, формируемый аскомицетами рода *Cenococcum*, обнаружен у 7 % эктомикориз. Обилие эктомикориз с чехлами других подтипов не превышает 3%-й величины, а чехлы подтипов D, E, H и I отмечены на 1—5 окончаниях каждый у 1323 эктомикориз.

Прежде чем анализировать какие-либо закономерности изменения разнообразия грибных чехлов в средовых градиентах, необходимо установить, в какой степени на исследуемые параметры влияет тип микробиотопа.

Микробиотопические особенности разнообразия эктомикоризных чехлов в топографическом градиенте. Анализ обилия грибных чехлов на уровне встречаемости отдельных подтипов (см. табл. 2) показывает, что чехлы подтипа K на площадях Висимского заповедника представлены только в участках окон древостоя (на площадях заповедника «Денежкин Камень» они обнаружены в подкроновых участках). Чехлы подтипов P и Q приурочены, преимущественно, к подкроновым участкам. На большинстве площадей (пп 2—4, 6) в подкроновых участках по сравнению с участками окон выше оценки богатства наборов чехлов и значения индексов их разнообразия (табл. 3). Однако статистически эта закономерность подтверждается только для показателя количества зафиксированных подтипов чехлов (результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA): $F_{(1;10)} = 11.43$; $P = 0.0070$) и индекса Маргалефа

Таблица 2

Относительное обилие (%) подтипов грибных чехлов на пробных площадях средовых градиентов (в числителе — в подкроновых участках, в знаменателе — в участках окон древостоя)

Пробная площадь, высота над ур. моря, м	Группы подтипов и подтипы микоризных чехлов														N
	плектенхиматические		переходные (BF)	псевдопаренхиматические			двойные						бесструктурные (SR)	HN	
	B	D и E		F	G	H и I	K	L	N	O	P	Q			
Топографический градиент (Висимский заповедник)															
пп 1, 685	26 / 28	2 / —	1 / —	39 / 15	2 / 2	— / —	— / 3	5 / 5	— / —	— / 5	— / —	1 / 2	24 / 40	— / —	66 / 40
пп 2, 590	11 / 18	— / —	5 / 2	50 / 55	— / —	— / —	— / 9	— / —	2 / —	7 / 2	2 / —	2 / —	14 / 9	7 / 5	56 / 57
пп 3, 560	10 / 22	1 / —	1 / —	35 / 27	— / —	1 / 2	— / 2	3 / —	— / —	7 / —	— / —	22 / 9	17 / 36	3 / 2	72 / 45
пп 4, 490	39 / 41	— / 2	2 / 11	14 / 20	5 / —	— / —	— / 2	2 / —	— / —	— / —	12 / —	5 / 2	21 / 22	— / —	43 / 46
пп 5, 380	24 / 36	— / —	4 / 7	11 / 6	— / —	— / —	— / —	2 / 4	— / —	9 / —	2 / 2	7 / 2	41 / 34	— / 9	55 / 53
пп 6, 380	32 / 37	4 / —	11 / 5	7 / 15	2 / 4	— / —	— / —	4 / 5	— / —	— / —	4 / —	— / —	19 / 27	17 / 7	47 / 74
Высотный градиент (заповедник «Денежкин Камень»)															
пг 1, 800	32	—	—	16	19	—	4	—	3	1	4	—	20	1	106
пг 2, 750	30	1	—	20	19	—	—	2	1	2	1	—	24	—	101
пг 3, 710	30	—	2	18	15	—	—	—	—	2	—	2	31	—	100
л 2, 505	49	—	1	9	7	—	—	—	—	2	—	—	32	—	126
л 3, 335	45	—	—	14	9	—	1	3	3	1	1	1	21	1	118
л 4, 305	40	—	—	23	4	—	—	—	1	2	—	2	26	2	118

Примечание. HN — окончания без наружного грибного чехла, но с развитой сетью Гартига; N — общее количество проанализированных микоризных окончаний, шт. Прочерк обозначает отсутствие окончаний с данным подтипом.

Таблица 3

Характеристики разнообразия наборов грибных чехлов на пробных площадях средовых градиентов (в числителе — в подкроновых участках, в знаменателе — в участках окон древостоя)

Пробная площадь, высота над ур. моря, м	Богатство подтипов, шт.	Значения индексов			Доля чехлов, %		
		богатства Маргалефа	разнообразия Шеннона	разнообразия Симпсона	плектенхиматических	псевдопаренхиматических и двойных	бесструктурных
Топографический градиент (Висимский заповедник)							
пп 1, 685	8 / 8	1.91 / 2.17	1.45 / 1.58	3.53 / 3.77	27.3 / 27.5	48.5 / 32.5	24.2 / 40.0
пп 2, 590	9 / 7	2.24 / 1.73	1.61 / 1.35	3.38 / 2.74	10.7 / 17.5	67.9 / 68.4	14.3 / 8.8
пп 3, 560	10 / 7	2.34 / 1.84	1.79 / 1.52	4.67 / 3.90	11.1 / 22.2	69.4 / 40.0	16.7 / 35.6
пп 4, 490	8 / 7	2.13 / 1.83	1.68 / 1.51	4.19 / 3.71	39.5 / 43.5	39.5 / 34.8	20.9 / 21.7
пп 5, 380	8 / 8	2.00 / 2.01	1.62 / 1.59	3.87 / 3.79	23.6 / 35.9	34.6 / 20.8	41.8 / 34.0
пп 6, 380	9 / 7	2.34 / 1.63	1.88 / 1.63	5.30 / 4.16	36.2 / 36.5	27.7 / 29.7	19.2 / 27.0
Высотный градиент (заповедник «Денежкин Камень»)							
пг 1, 800	10	2.14	1.76	4.70	33.0	46.2	19.8
пг 2, 750	9	1.95	1.63	4.42	31.7	44.6	23.8
пг 3, 710	7	1.52	1.55	4.13	30.0	39.0	31.0
л 2, 505	6	1.24	1.23	2.80	49.2	19.1	31.8
л 3, 335	11	2.31	1.61	3.62	44.9	33.1	21.2
л 4, 305	8	1.68	1.46	3.53	39.8	32.2	26.3

($F_{(1;10)} = 7.15$; $P = 0.0233$). Обилие групп чехлов с разным сложением (плектенхиматическим, псевдопаренхиматическим, бесструктурным) различается в сравниваемых микробиотопах до 1.5—2 раз на разных площадях, но общей для всех пробных площадей закономерности микробиотопической изменчивости данных параметров не выявлено.

Характер согласованности изменения значений индексов богатства и разнообразия наборов грибных чехлов и соотношения грибных чехлов разного сложения в сравниваемых микробиотопах иллюстрируют данные рис. 1. На уровне тенденции наблюдается согласованное изменение на разных площадях значений индекса разнообразия Симпсона в микробиотопах кроны и окна ($r = 0.74$; $P = 0.0948$). Относительное обилие чехлов разного сложения в двух микробиотопах на пробных площадях скоррелировано сильнее: для доли плектенхиматических чехлов — $r = 0.91$ ($P = 0.0117$), для доли псевдопаренхиматических и двойных чехлов — $r = 0.75$ ($P = 0.0846$). Согласованное изменение параметров разнообразия и структуры наборов эктомикоризных чехлов из разных участков пространственной мозаики лесных биогеоценозов в средовом градиенте означает, что различия экологических условий между разными биогеоценозами (площадями) оказывают большее влияние на эти параметры, чем различия условий между микробиотопами.

Несмотря на последнее заключение и учитывая, что по ряду характеристик наборы грибных чехлов из подкроновых участков и участков окон являются различающимися совокупностями, для анализа особенностей разнообразия эктомикоризных чехлов в топографическом и высотном градиентах использованы только данные об эктомикоризах из подкроновых участков деревьев ели.

Разнообразие эктомикоризных чехлов в топографическом и высотном градиентах. Один из вопросов работы — о ведущем экологическом факторе, с напряженностью которого наиболее обоснованно можно связывать изменения характеристик наборов грибных чехлов. Помимо фундаментального данный вопрос имеет и методическое значение, так как ответ на него необходим для выбора оптимального способа группировки и анализа данных. Помимо микробиотопических особенностей, можно

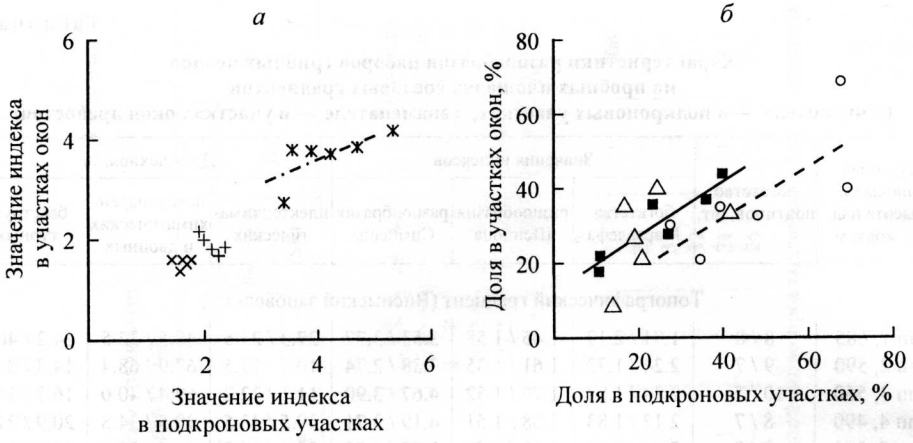

Рис. 1. Сопоставление значений индексов богатства и разнообразия наборов грибных чехлов (*а*) и обилия чехлов разных типов сложения (*б*) в микробиотопах подкроновых участков и участков окон древостоя на пробных площадях топографического градиента.

Индексы: Маргалефа (прямые кресты); Шеннона (косые кресты); Симпсона (звездочки, штрих-пунктирная линия). Группы чехлов разного сложения: плектенхиматические (темные квадраты, сплошная линия); псевдопаренхиматические и двойные (круги, штриховая линия); бесструктурные (треугольники).

предполагать, что разнообразие грибных чехлов может быть связано с характеристиками биогеоценозов: высотным положением и типом элемента рельефа (как показателями, сопряженными с температурным и водным режимами, особенностями почвообразования) и продуктивностью древостоя (как интегральным показателем почвенного плодородия и оптимальности местообитания для древесных растений). Априорный выбор одного из данных факторов в качестве ведущего едва ли оправдан.

Для осуществления такого выбора мы прибегли к кластерному анализу данных. Результаты представлены на рис. 2 (исходные данные для построения дендрограмм — оценки относительного обилия грибных чехлов на пробных площадях каждого градиента из табл. 2; способ группировки — среднее расстояние). В обоих градиентах ближе всего друг к другу группируются наборы чехлов из среднегорных (пп 1—3 в топографическом и пг 1—3 в высотном градиентах) и низкогорных (соответственно пп 4—6 и л 2—4) местообитаний. В высотном градиенте заметно также сходство со-

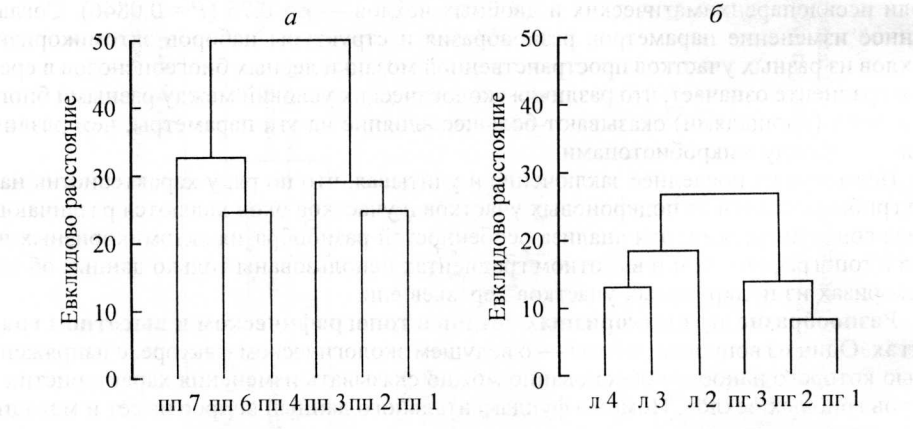

Рис. 2. Различия наборов грибных чехлов ели сибирской на пробных площадях топографического градиента Висимского заповедника (*а*) и высотного градиента заповедника «Денежкин Камень» (*б*).

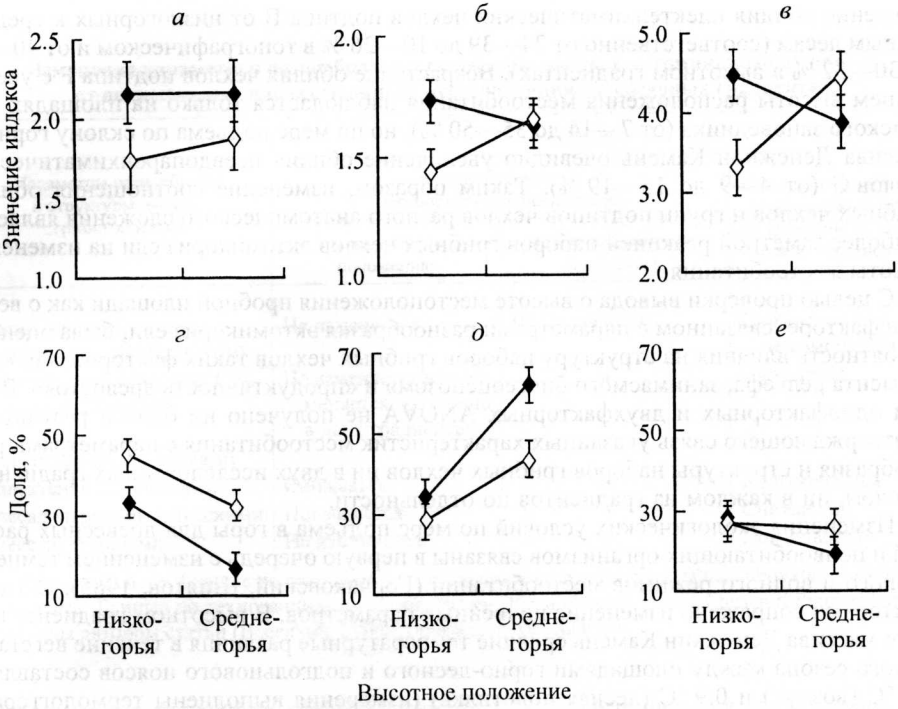

Рис. 3. Изменение параметров разнообразия и структуры наборов грибных чехлов эктомикориз ели сибирской в топографическом (темные фигуры) и высотном (светлые фигуры) средовых градиентах.

Индексы: *а* — Маргалефа, *б* — Шеннона, *в* — Симпсона. Относительное обилие грибных чехлов: *г* — плектенхиматических, *д* — псевдопаренхиматических и двойных, *е* — бесструктурных. Вертикальные линии — стандартная ошибка.

вокупностей чехлов с пробных площадей, расположенных в одинаковых элементах рельефа с одинаковым уровнем продуктивности древостоев: пг 1 и пг 2 (элювиальный рельеф, бонитет Vб—Vа) и л 3 и л 4 (аккумулятивный рельеф, бонитет IV). В топографическом градиенте Висимского заповедника в зависимости от типа элемента рельефа и продуктивности древостоя совокупности грибных чехлов в подкластеры не объединяются.

Таким образом, общим для двух средовых градиентов фактором, в связи с которым наиболее явно изменяется структура наборов эктомикориз ели сибирской, является высота местности над уровнем моря. Динамика параметров разнообразия наборов чехлов в зависимости от этого фактора представлена на рис. 3 (оценка для построения зависимостей получена в двухфакторных ANOVA; фактор 1 — тип высотного положения пробной площади, или «высота» ($dF = 1$); фактор 2 — «градиент» ($dF = 1$)). Сравнение значений индексов богатства и разнообразия наборов чехлов не выявляет закономерностей, общих для двух градиентов. Более того, высотная динамика значений индекса Симпсона (рис. 3, *в*) в двух заповедниках противоположна, что подтверждается значимым взаимодействием факторов «высота» и «градиент»: $F_{(1;8)} = 6.42$ ($P = 0.0351$).

Хорошо заметна связанная с изменением высоты местности динамика относительного обилия чехлов разного сложения (рис. 3, *г—д*). В обоих градиентах при переходе от низкогорных к среднегорным лесам в среднем в 1.4—2 раза (см. табл. 3) снижается доля микориз с чехлами плектенхиматического сложения ($F_{(1;8)} = 14.53$; $P = 0.0052$) и в 1.5—1.8 раза возрастает обилие псевдопаренхиматических и двойных чехлов ($F_{(1;8)} = 22.58$; $P = 0.0014$). Эти изменения обусловлены прежде всего изменением значимости наиболее массовых подтипов (см. табл. 2). В обоих градиентах выражено

снижение обилия плектенхиматических чехлов подтипа B от низкогорных к среднегорным лесам (соответственно от 24—39 до 10—26 % в топографическом и от 40—49 до 30—32 % в высотном градиентах). Возрастание обилия чехлов подтипа F с увеличением высоты расположения местообитания наблюдается только на площадях Висимского заповедника (от 7—14 до 35—50 %), но по мере подъема по склону горного массива Денежкин Камень очевидно увеличение обилия псевдопаренхиматических чехлов G (от 4—9 до 15—19 %). Таким образом, изменение соотношения обилия грибных чехлов и групп подтипов чехлов разного анатомического сложения является наиболее заметной реакцией наборов грибных чехлов эктомикориз ели на изменение высоты местообитания.

С целью проверки вывода о высоте местоположения пробной площади как о ведущем факторе, связанном с параметрами разнообразия эктомикориз ели, была оценена вероятность влияния на структуру наборов грибных чехлов таких факторов, как «тип элемента рельефа, занимаемого биогеоценозом» и «продуктивность древостоя». В серии однофакторных и двухфакторных ANOVA не получено ни одного результата, подтверждающего связь указанных характеристик местообитания с параметрами разнообразия и структуры наборов грибных чехлов ни в двух исследованных градиентах в целом, ни в каждом из градиентов по отдельности.

Изменения экологических условий по мере подъема в горы для древесных растений и почвообитающих организмов связаны в первую очередь с изменением температурного и водного режимов местообитаний (Горчаковский, Шиятов, 1985). С этими факторами сопряжено изменение почвенных параметров. В высотном градиенте горного массива Денежкин Камень средние температурные различия в течение вегетационного сезона между площадями горно-лесного и подгольцового поясов составляют 1.5 °C (воздух) и 0.9 °C (лесная подстилка) (измерения выполнены термологгерами StowAway («Geotest», Швейцария), которые фиксировали температуру каждый час с июня по сентябрь); относительно оптимальные условия для роста деревьев складываются на самых низких гипсометрических уровнях, но верхняя граница распространения ели имеет скорее не климатический, а эдафический характер (курумный тип границы). В топографическом градиенте Висимского заповедника оптимальны условия для ели в ельниках высокотравно-папоротниковых (Арефьева, 1979), находящихся на достаточно большой высоте (560—590 м над ур. моря).

По литературным данным, пониженные температуры могут приводить к уменьшению доли поглощающих корней деревьев, заселенных эктомикоризными грибами как в экспериментальных условиях (Parke et al., 1983; Domisch et al., 2002), так и в обстановке, приближенной к естественной (Sveinbjörnsson, 2000). Считается, что с возрастанием высоты местности над уровнем моря температура воздуха и почвы снижается, однако нами этот феномен не подтвержден. При пониженных температурах наблюдалось изменение соотношения эктомикориз разных морфологических типов (Parke et al., 1983; Domisch et al., 2002), и в частности увеличение доли G-микориз (Domisch et al., 2002), хотя в специальной работе, посвященной *Cenococcum*-микоризам Abies lasiocarpa и Picea engelmannii на верхней границе леса (Hasselquist et al., 2005), не найдено различий их встречаемости в разных высотных поясах. В высотном градиенте Денежкиного Камня по мере подъема в горы установлено возрастание обилия эктомикоризных чехлов подтипа G и в обоих градиентах — хорошо заметное и однонаправленное изменение соотношения грибных чехлов основных типов сложения. Специфичность структуры наборов грибных чехлов среднегорных и низкогорных местообитаний двух средовых градиентов настолько контрастна, что ее можно назвать неожиданной.

Сопоставление закономерностей трансформации наборов грибных чехлов в природных и техногенных средовых градиентах (табл. 4) показывает, что изменений конкретных показателей, которые можно было бы считать общими для всех градиентов, не выявляется. Общей для естественных и техногенных градиентов можно считать только закономерность изменения относительного обилия грибных чехлов разного сложения, но направления динамики долевого участия чехлов конкретных групп в ес-

Таблица 4

Изменение параметров разнообразия и структуры наборов эктомикоризных чехлов от оптимальных к пессимальным местообитаниям в средовых градиентах

Параметры разнообразия и структуры наборов грибных чехлов	Градиенты		
	естественные, местообитания ранжированы		техногенные, местообитания ранжированы по удалению от источников загрязнения
	по высотному положению	по продуктивности древостоев	
Богатство (количество подтипов, индекс Маргалефа)	Не изменяется	Не изменяется	Снижается или не изменяется
Разнообразие (индексы Симпсона и Шеннона)	Не изменяется или изменяется различно в двух градиентах	» »	Снижается
Доля окончаний с чехлами			
плектенхиматическими	Снижается	» »	Не изменяется
псевдопаренхиматическими	Повышается	» »	Снижается
бесструктурными	Не изменяется	» »	Повышается

Примечание. Данные по градиентам естественных местообитаний (Picea obovata) представлены впервые. Данные по техногенным местообитаниям (Picea obovata, Abies sibirica и Pinus sylvestris) приведены автором статьи (Веселкин, 2004, 2006) в трех градиентах.

тественных и техногенных градиентах различны. Характерное для техногенных средовых градиентов снижение разнообразия наборов чехлов при пессимизации экологических условий в естественных градиентах не проявляется. Различие закономерностей изменения разнообразия грибных эктомикоризных чехлов в двух группах градиентов свидетельствует, что адаптации симбиотической системы «деревья—эктомикоризные грибы» к существованию в пессимальных условиях, обусловленных естественным и техногенным факторами, осуществляются различными путями.

Исследования проведены в рамках плана работы и при поддержке гранта Президента РФ для молодых ученых — кандидатов наук и их научных руководителей (МК-1056.2005.4). На заключительном этапе работа поддержана РФФИ и Правительством Свердловской обл. (грант № 07-04-96119).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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.

Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.

Васильева Л. Н. Агариковые шляпочные грибы Приморского края. Л.: Наука, 1973. 327 с.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И., Александрова А. В., Воронина Е. Ю. Пространственное распределение мико- и микробиоты почв в колониях доминантных видов базидиомицетов в ельниках различных типов // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39, вып. 2. С. 19—26.

Веселкин Д. В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 22—29.

Веселкин Д. В. Влияние загрязнения тяжелыми металлами и сернистым газом на эктомикоризы Picea obovata и Abies sibirica // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 1. С. 20—26.

Веселкин Д. В. Изменение разнообразия эктомикориз Pinus sylvestris L. под влиянием промышленного воздействия разных типов // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 122—132.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.

Доминик Т. Классификация микориз // Микориза растений. М.: Сельхозиздат, 1963. С. 245—258.

Иванов Д. М. Микобионты эктомикоризных окончаний Picea abies в ельнике черничном (Ленинградская область) // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39, вып. 3. С. 41—47.

Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 115 с.

Переведенцева Л. Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1999. 48 с.

Петренко И. А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 1978. 131 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

Фомина Е. А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Ленинградской области: видовой состав и структура сообществ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2000. 22 с.

Шубин В. И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. (Экологическая характеристика). Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. 175 с.

Шубин В. И. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. I. Экологические ниши // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 32—37.

Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae // Mycol. Progress. 2006. Vol. 5, N 2. P. 67—107.

Baier R., Ingenhaag L., Blaschke H., Gottlein F., Agerer R. Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps // Mycorrhiza. 2006. Vol. 16, N 2. P. 197—206.

Bakker M. R., Augusto L., Achat D. L. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (Pinus pinaster) on dry and humid sites // Plant and Soil. 2006. Vol. 286, N 1—2. P. 37—51.

Domisch T., Finner L., Lehto T., Smolander F. Effect of soil temperature on nutrient allocation and mycorrhizas in Scots pine seedlings // Plant and Soil. 2002. Vol. 239, N 2. P. 173—185.

Godbout C., Fortin J. A. Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization // Can. J. Bot. 1984. Vol. 63, N 2. P. 252—256.

Gronbach E., Agerer R. Charakterisirung und Inventur der Fichten-Mykorrhizen im Högwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung // Forstwiss. Cbl. 1986. Bd 105. H. 4. S. 329—335.

Harley J. L., Smith S. E. Mycorrhizal symbiosis. London; New York: Acad. Press, 1983. 483 p.

Hasselquist N., Germino M. J., McGonigle T., Smith W. K. Variability of Cenococcum colonization and its ecophysiological significance for young conifers at alpine-treeline // New Phytologist. 2005. Vol. 165, N 3. P. 867—873.

Kikuchi J., Futai K. Spatial distribution of sporocarps and the biomass of ectomycorrhizas of Suillus pictus in a Korean pine (Pinus koraiensis) stand // J. For. Res. 2003. Vol. 8, N 1. P. 17—25.

Parke J. L., Lindermann R. G., Trappe J. M. Effect of root zone temperature on ectomycorrhiza and vesicular-arbuscular mycorrhiza formation in disturbed and undisturbed forest soils of southwest Oregon // Can. J. For. Res. 1983. Vol. 13, N 4. P. 657—665.

Read D. J. Plant-microbe mutualisms and community structure // Biodiversity and ecosystem function / Eds E. D. Schulze, H. A. Mooney. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. P. 181—209.

Rosling A., Landeweert R., Lindahl B. D., Larsson K.-H., Kuyper T. W., Taylor A. F. S., Finlay R. D. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile // New Phytologist. 2003. Vol. 159, N 3. P. 775—783.

Saari S. K., Campbell C. D., Russell J., Alexander I. J., Anderson I. C. Pine microsatellite markers allow roots and ectomycorrhizas to be linked to individual trees // New Phytologist. 2005. Vol. 165, N 1. P. 295—304.

Sveinbjörnsson B. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position // Ambio. 2000. Vol. 29, N 7. P. 388—395.

Taylor A. F. S. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection // Plant and Soil. 2002. Vol. 244, N 1—2. P. 19—28.

Tedersoo L., Kõljalg U., Hallenberg N., Larsson K.-H. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest // New Phytologist. 2003. Vol. 159, N 1. P. 153—165.

Tedersoo L., Hansen K., Perry B. A., Kjoller R. Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza // New Phytologist. 2006. Vol. 170, N 3. P. 581—596.

Институт экологии растений
и животных УрО РАН
Екатеринбург

Поступила 21 XI 2007

РЕЗЮМЕ

Исследовано разнообразие наборов грибных чехлов эктомикориз ели сибирской (Picea obovata Ledeb.) в двух естественных средовых градиентах. Районы исследований: Висимский государственный биосферный заповедник (Средний Урал; пробные площади расположены на высоте 380—685 м над ур. моря) и заповедник «Денежкин Камень» (Северный Урал; площади на высоте 305—800 м над ур. моря).

В обоих градиентах с увеличением высоты местности над уровнем моря снижается доля эктомикориз с чехлами плектенхиматического сложения и возрастает обилие псевдопаренхиматических и двойных чехлов. Оценки разнообразия наборов грибных чехлов (значения индексов разнообразия Шеннона и Симпсона) с высотой местности не связаны. Показано, что в естественных и техногенных экологических градиентах изменения разнообразия эктомикориз происходят разными путями.

Ключевые слова: эктомикориза, грибной чехол, морфологическое разнообразие, высотный градиент, топографический градиент, Picea obovata.

SUMMARY

The diversity of fungal mantles of Siberian spruce (Picea obovata Ledeb.) ectomycorrhiza was investigated in two natural environmental gradients. The regions of the research are the Visim State Nature Biosphere Reserve (Middle Ural; research sites are situated 380—685 m a. s. l.) and «Denezhkin Kamen» Reserve (Northern Ural; research sites are situated 305—800 m a. s. l.).

The portion of ectomycorrhiza with plektenchymatous fungal mantels decreases while the abundances of pseudoparenchymatous and double fungal mantels increase along both gradients. Shennon's and Simpson's diversity indices of mantles types did not depend on the site altitude. It was revealed that the transformation of ectomycorrhizal diversity occurs in different ways in natural and technogenic ecological gradients.

Key words: ectomycorrhiza, fungal mantle, morphological diversity, altitude gradient, topographical gradient, Picea obovata.