

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 581.143+581.43+582.475

СООТНОШЕНИЕ ОБЪЕМОВ ГРИБА И ДРЕВЕСНЫХ ТКАНЕЙ  
В ЭКТОМИКОРИЗНЫХ КОРНЯХ ХВОЙНЫХ

© 2015 г. Д. В. Веселкин

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина  
620083 Екатеринбург, пр. Ленина, 51  
E-mail: denis\_v@ipae.uran.ru  
Поступила в редакцию 11.11.2013 г.

Сопоставлены два независимых массива измерений, характеризующих абсолютные размеры и соотношение объемов грибных чехлов и тканей деревьев в эктомикоризных корнях *Abies sibirica*, *Abies* spp., *Picea obovata*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*. Объем оригинального массива данных – 99 выборок, собранных в разных географических точках от северной тайги до лесостепи (*A. sibirica* – 25; *P. obovata* – 50; *P. sylvestris* – 24 выборки). Второй массив – 170 литературных оценок строения эктомикориз разных видов деревьев, извлеченных из интернет-ресурса DEEMY. В соответствии с обоими массивами корни и грибные чехлы у пихты в 1.4–1.6 раз крупнее, чем у сосны и ели. Но различия между представителями трех родов деревьев по соотношению симбионтов не выражены. По нашим измерениям в естественных местообитаниях средний парциальный объем грибных чехлов у *Abies sibirica* составляет 21%, *Picea obovata* – 20%, *Pinus sylvestris* – 21%. В расчетах, основанных на данных других авторов, средний парциальный объем грибных чехлов у видов рода *Abies* составляет 25%, *Picea abies* – 22%, *Pinus sylvestris* – 24%. Сделан вывод, что долю объема эктомикоризных грибов во фракции тонких поглощающих корней можно принимать равной 19–21%.

*Эктомикоризные корни, грибной чехол, Abies spp., Picea spp., Pinus sylvestris.*

Явление тесной симбиотической связи корней деревьев с микоризными грибами (Лобанов, 1971; Harley, Smith, 1983) недостаточно учитывается в лесной экологии, несмотря на то, что накоплено немало свидетельств значительной экосистемной роли эктомикоризных взаимодействий. Например, доля эктомикоризных грибов в массе почвенных микроорганизмов может достигать 30% (Hogberg, Hogberg, 2002), а доля органического углерода, поступающего в почву с продукцией микоризных корней и мицелия, – 70% от общего поступления (Godbold et al., 2006). Оценки продукции мицелия в эктомикоризах варьируют от 10–30 до 600 г м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup> (Fogel, Hunt, 1979; Vogt et al., 1982; Karen, Nylund, 1997; Nilsson, Wallander, 2003), а почвенного мицелия – от 10–15 до 90–2000 г м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup> (Wallander et al., 2001; Godbold et al., 2006; Hendricks et al., 2006). Эти величины сопоставимы с продукцией деревьев в таежных лесах – 400–2000 г м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup> (Бигон и др., 1989; Зитте и др., 2007).

Одна из базовых характеристик, используемых для расчета продукции микоризных грибов, – доля (объема или массы) мицелия в эктомикоризах (Fogel, Hunt, 1979; Vogt et al., 1982), оценка которой возможна в ходе микроскопического (Fogel, Hunt, 1979; Vogt et al., 1982; Веселкин, 2003, 2004 а, б; Ostonen, Lõhmus, 2003) или биохимического (Hobbie, Colpaert, 2003; Satomura et al., 2003) анализов. Диапазон оценок этого параметра достаточно широк: от 3–7% (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc. (Satomura et al., 2003)) до 14–28% (*Picea abies* (L.) Karst. (Ostonen, Lõhmus, 2003); *Pinus sylvestris* L. (Hobbie, Colpaert, 2003)) и даже до 39–40% (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Fogel, Hunt, 1979); *Abies amabilis* Douglas ex J. Forbes (Vogt et al., 1982)). Учитывая, что соотношение симбионтов в эктомикоризах варьирует в зависимости от многих факторов, и в том числе в связи с внешними условиями (Ostonen, Lõhmus, 2003; Веселкин, 2004а, 2010), важно знать, в какой степени этот показатель детерминирован ви-

Таблица 1. Характеристика условий сбора материалов

№	Географическое положение		Характеристика насаждений		возраст древостоя, лет	Возрастная категория анализируемых растений	Число выборок	Источник*
	район	географические координаты		типы леса				
		с.ш.	в.д.					
1	Средний Урал, Ревдинский и Первоуральский районы	56°48'... 56°54'	59°25'... 59°51'	Южнотаежные темнохвойные леса зеленомошной группы <i>Abies sibirica</i>	80–120	Всходы, подрост, деревья I яруса	25	[2, 3]
2	Средний Урал, Ревдинский и Первоуральский районы	56°48'... 56°54'	59°25'... 59°51'	Южнотаежные темнохвойные леса зеленомошной группы	80–120	Всходы, подрост, деревья I яруса	12	[2, 3]
3	Средний Урал, Висимский заповедник	52°74'	59°44'	Южнотаежные темнохвойные леса (папоротниковые, зеленомошные, сфагновые) <i>Picea obovata</i>	Разнообразные	Деревья I яруса	12	[7]
4	Северный Урал, заповедник “Денежкин Камень”	60°26'	59°44'	Северотаежные темнохвойные леса зеленомошной группы	70–100	Деревья I яруса	6	[6]
5	Предлесостепное Зауралье, Припышминские боры	57°13'	64°26'	Ельник чернично-зеленомошный	90	Деревья I яруса	1	–
6	Кольский полуостров, территория, подчиненная г. Мончегорск	67°32'... 68°00'	32°25'... 32°55'	Ельники зеленомошные <i>Pinus sylvestris</i>	60–100	Деревья I яруса	19	–
7	Средний Урал, Ревдинский и Первоуральский районы	56°48'... 56°54'	59°25'... 59°51'	Искусственные посадки в типе леса “сосняк ягодниковый”	25–35	Деревья I яруса	6	[4, 5]
8	Предлесостепное Зауралье, Припышминские боры	57°13'	64°26'	Сосняк бруснично-лишайниковый	95–100	Деревья I яруса	6	[1]
9	Средний Урал, Полевской и Сысертский районы	56°17'... 56°31'	60°12'... 60°48'	Искусственные посадки в типе леса “сосняк ягодниковый”	29–45	Деревья I яруса	9	[5]
10	Предуралье, г. Уфа и окрестности	54°28'... 54°44'	55°51'... 56°03'	Искусственные посадки в типе леса “сосняк травяной”	45–50	Деревья I яруса	3	[5]

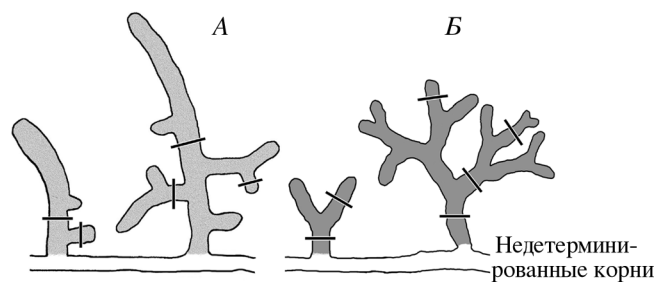
Источники: 1 – Веселкин, 2001; 2 – Веселкин, 2004 а; 3 – Веселкин, 2004 б; 4 – Веселкин, 2005; 5 – Веселкин, 2006; 6 – Веселкин, 2008; 7 – Веселкин, 2010.

довыми особенностями деревьев, а в какой – другими факторами. В первую очередь необходимо установить, существует ли вообще видовая или родовая, т.е. у разных видов или родов деревьев, специфика соотношения симбионтов в эктомикоризных корнях. Задача настоящей работы: выявление, путем сопоставления собственных данных и данных других авторов, особенностей соотношения симбионтов в эктомикоризных корнях представителей трех родов хвойных: ели (*Picea* A. Dietr.), пихты (*Abies* Mill.) и сосны (*Pinus* L.).

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

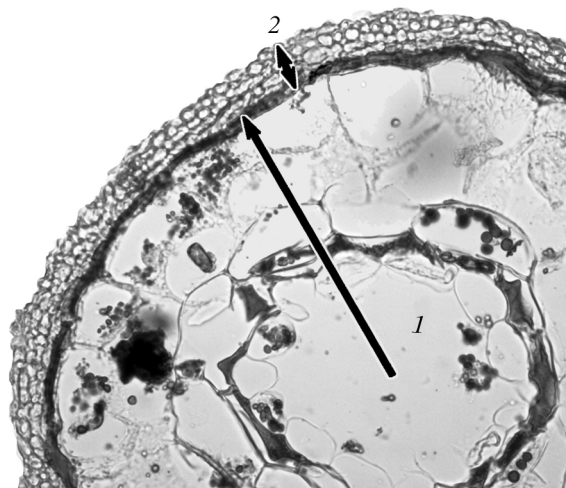
Проанализированы два независимых массива измерений. Первый массив – собственные данные – результаты измерений эктомикоризных корней пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), собранные в 1995–2008 гг. в разных географических точках (табл. 1). Корни последних порядков (рис. 1) собирали на разных пробных площадях или в разных микроместообитаниях. Поперечные срезы корней толщиной 10–20 мкм готовили на замораживающем микротоме и измеряли в глицерине без окрашивания при увеличении 200–450. Примерно у 8500 микоризных корней измерен радиус корня дерева и толщина грибного чехла (рис. 2), на основании чего рассчитан парциальный объем чехла – его доля в объеме эктомикоризного корня (Веселкин, 2003; Ostonen, Löhmus, 2003). При статистическом анализе в качестве учетной единицы принимали среднее значение признака в выборке, т.е. на одной пробной площади или в одном микроместообитании. Объем материалов – 99 выборок (*A. sibirica* – 25; *P. obovata* – 50; *P. sylvestris* – 24 выборки).

Второй массив – литературные данные о строении эктомикориз разных видов рода *Abies* (*A. alba* Mill., *A. amabilis* Douglas ex J. Forbes,



**Рис. 1.** Схемы внешнего строения эктомикориз темнохвойных (А) и сосны (Б), расположенных на недетерминированных корнях.

Секущими линиями отмечены примеры мест срезов.



**Рис. 2.** Схема измерения радиуса корня (1) и толщины чехла (2) на поперечных срезах корней.

*A. kawakamii* (Hayata) Ito., *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt.), ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и сосны обыкновенной, извлеченные из интернет-ресурса DEEMY. На данном сайте представлены описания эктомикориз, образованных разными видами грибов, по одному описанию для сочетания “вид гриба × род (вид) дерева”. Использовали представленные оценки среднего радиуса корня дерева и средней толщины чехла или вычисляли их на основании приведенных размахов. Если в описании были приведены данные о строении корней разных порядков ветвления, рассчитывали усредненные значения признаков для корней всех порядков. Отобраны данные 170 описаний, по материалам 115 из которых было возможно вычислить парциальный объем чехла. Учетная единица при статистическом анализе – среднее значение признака в одном описании.

Для проверки статистических предположений использовали непараметрические критерии (тест Краскела–Уоллеса и его двухфакторный аналог – тест Шейрера–Рея–Хара (Sokal, Rohlf, 1995), поскольку требование равенства дисперсий в большинстве сравнений не выполнялось. В тексте для характеристики центральных тенденций распределений использован показатель медианы, для характеристики варьирования, если не оговорено иное, – размах между 5- и 95-м перцентилями.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

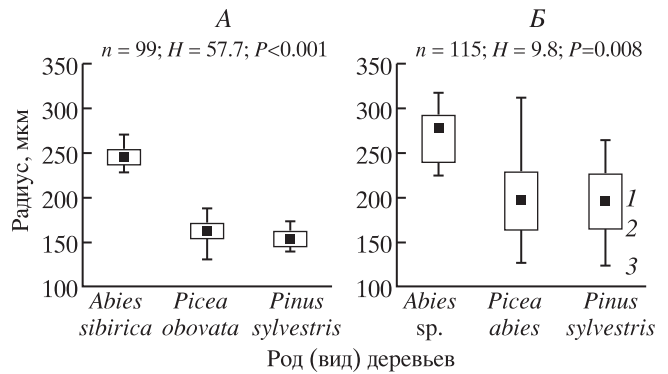
Из трех родов деревьев наибольшими размерами эктомикоризных корней характеризуется пихта (рис. 3). По нашим оценкам радиус корней в составе эктомикориз у *A. sibirica* (229–269 мкм) в 1.5–1.6 раза больше, чем у *P. obovata* (129–

186 мкм) и *P. sylvestris* (139–173 мкм). В соответствии с оценками, представленными на сайте DEEMY, видовые особенности размеров корней выражены менее контрастно, но также значимы: корни *Abies* (радиус 224–318 мкм) крупнее корней *P. abies* (126–313 мкм) и *P. sylvestris* (123–263 мкм) в среднем в 1.4 раза.

Наиболее развитые грибные чехлы по данным обоих массивов измерений формируются у пихты (рис. 4). По нашим измерениям у *A. sibirica* их толщина составляет 29–42 мкм (медиана – 31 мкм), что в среднем в 1.6 раза больше, чем у *P. obovata* (15–29 мкм, медиана – 20 мкм) и у *P. sylvestris* (15–24 мкм, медиана – 19 мкм). В соответствии с массивом литературных оценок чехлы у *Abies* (27–51 мкм, медиана – 38 мкм) толще чехлов у *P. abies* (13–50 мкм, медиана – 27 мкм) и *P. sylvestris* (11–52 мкм, медиана – 25 мкм) в среднем в 1.4–1.5 раза.

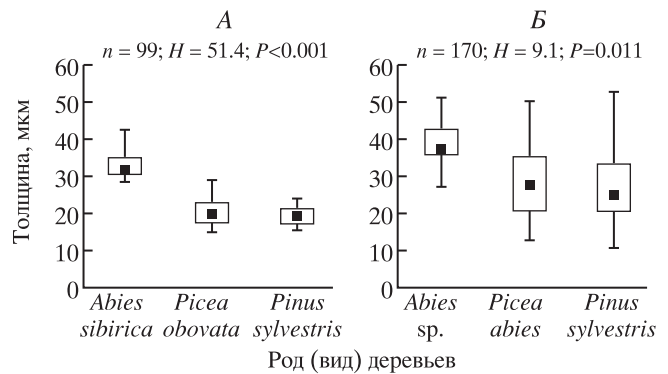
Абсолютный размах значений парциального объема чехлов у представителей трех родов хвойных в обоих массивах составляет 7–54%, а интерквартильный размах – 12–39%. Крайние оценки этого диапазона характерны для разновидностей эктомикориз, описанных на сайте DEEMY. Общий для пихты, сосны и ели диапазон варьирования соотношения симбионтов по нашим измерениям заметно меньше – абсолютный размах 15–31%, интерквартильный – 17–27% (рис. 5). Слабо выраженные видовые особенности парциального объема чехла видны лишь на основании наших измерений: чехол занимает несколько большую долю общего объема эктомикоризных корней у *A. sibirica* (19–28%, медиана – 21%), по сравнению с *P. obovata* (16–27%, медиана – 20%). Различия между *P. sylvestris* (18–24 %, медиана – 21%) и другими видами незначимы. По материалам сайта DEEMY соотношение симбионтов у деревьев разных родов не различается (*Abies* – 20–29%, медиана – 25%; *P. abies* – 13–38%, медиана – 22%; *P. sylvestris* – 12–44%, медиана – 24%). При объединенном анализе обоих массивов различия между родами деревьев по парциальному объему чехла также не обнаруживаются, в то время как различия абсолютных размеров выражены на высоком уровне значимости (табл. 2).

Таким образом, анализ двух независимых массивов измерений приводит к одинаковым выводам. В обоих случаях хорошо выражена видовая (родовая) специфика абсолютных размеров частей эктомикориз, сформированных деревом и грибом (корни и грибные чехлы у пихты крупнее, чем у сосны и ели), но различия между представителя-

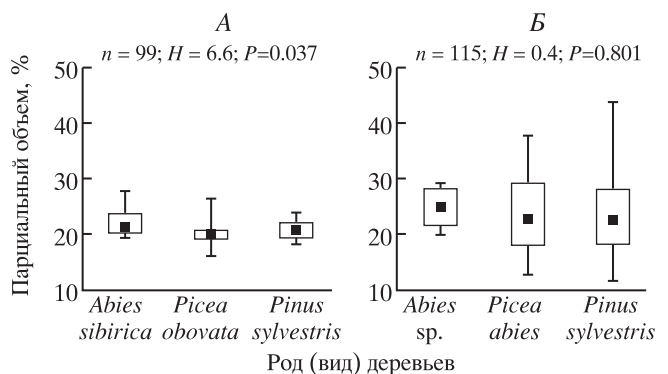


**Рис. 3.** Радиус корня дерева в эктомикоризных корнях хвойных.

На рис. 3–5: А – собственный массив измерений, Б – массив данных DEEMY; 1 – медиана; 2 – размах между 25- и 75-м перцентилями; 3 – размах между 5- и 95-м перцентилями. Представлены результаты сравнений средних с использованием критерия Краскелла–Уоллеса (H), указано число наблюдений (n) и уровень значимости различий (P).



**Рис. 4.** Толщина грибного чехла в эктомикоризных корнях хвойных. См. подписи к рис. 3.



**Рис. 5.** Парциальный объем грибного чехла в эктомикоризных корнях хвойных. См. подписи к рис. 3.

**Таблица 2.** Результаты рангового двухфакторного дисперсионного анализа параметров строения эктомикориз в зависимости от рода дерева и происхождения данных

Параметр	Число наблюдений	Значимость различий в зависимости от					
		рода дерева (F1) ( $dF = 2$ )		массива измерений (F2) ( $dF = 1$ )		взаимодействия F1 $\times$ F2 ( $dF = 2$ )	
		<i>H</i>	<i>P</i>	<i>H</i>	<i>P</i>	<i>H</i>	<i>P</i>
Радиус корня	214	49.49	<0.001	14.16	<0.001	3.01	0.228
Толщина чехла	269	41.95	<0.001	16.14	<0.001	2.11	0.348
Парциальный объем чехла	214	3.20	0.202	4.48	0.034	0.23	0.891

Примечание. *H* – критерий Шерера–Рэя–Хара; *P* – достигнутый уровень значимости.

ми трех родов по соотношению симбионтов не выражены.

Нельзя не отметить различия анализируемых массивов измерений. Прежде всего, хорошо заметно, что средние размеры эктомикориз, приводимые на сайте DEEMY, на высоком уровне статистической значимости больше, чем соответствующие размеры по нашим измерениям (рис. 3, 4, табл. 2). Эти различия достигают 1.1–1.3 раз для радиуса корня и 1.2–1.5 раз для толщины чехлов. Парциальный объем грибных чехлов по данным других авторов также в 1.1–1.2 раза больше, чем по нашим измерениям. Эти различия объясняются, вероятно, особенностями процедуры отбора корней для анализа. Легко допустить, что для детального морфолого-анатомического описания авторы выбирали наиболее развитые, но не молодые формирующиеся и не старые отмирающие корни. Мы же старались соблюдать принцип случайного отбора анализируемых корней.

Другим отличием массива описаний, содержащихся на сайте DEEMY, является бóльшая изменчивость в нем признаков строения эктомикоризных корней. Это видно по размахам варьирования признаков (рис. 3 и 4) и по значениям коэффициентов вариации, которые в массиве наших измерений составляют у разных родов деревьев 7–11% (радиус корня) и 16–23% (толщина чехла), а по литературным оценкам – 15–30% (радиус корня) и 22–42% (толщина чехла). Повышенная изменчивость оценок, представленных на сайте DEEMY, объясняется, очевидно, резкими различиями между микоризными корнями, сформированными разными видами и родами грибов. Так у *P. abies* и *P. sylvestris* самые тонкие грибные чехлы (10–20 мкм) образуют грибы родов *Amphineta*, *Dermocybe*, *Hebeloma* и *Tricholoma*, а самые толстые (30–50 мкм) – *Lactarius*, *Paxillus* и *Russula*. У ели толстые чехлы формируют также представители родов *Boletus* и *Xerocomus*, а

у сосны – *Rhizopogon* и *Suillus*. Другие причины варьирования строения эктомикориз, вклад которых может быть значительным в нашем массиве измерений, связаны с индивидуальной, хронографической, экологической и иными формами изменчивости. Соотношение корня и чехла, например, изменяется в зависимости от абсолютного возраста эктомикоризных корней (Веселкин, 2009), преобладающих типов сложения чехлов (Веселкин, 2003), условий местообитаний и микроместообитаний (Веселкин, 2004 а, 2006, 2010). Значительное перекрытие диапазонов варьирования признаков строения эктомикоризных корней у разных деревьев – это одна из причин, в силу которых не удается установить видовую или родовую специфику соотношения симбионтов.

Еще одной причиной отсутствия видовых и родовых различий соотношения симбионтов может быть пропорциональность их развития, выражающаяся в формировании на более толстых корнях более толстых чехлов и являющаяся следствием согласованности морфогенеза симбионтов и сбалансированности их взаимоотношений на уровне отдельного корня. Это предположение подтверждается достаточно тесной связью между размерами корня и чехла в отдельных окончаниях – медиана 99 коэффициентов корреляции между площадями, занимаемыми симбионтами на срезе, составляет +0.53 (интерквартильный размах +0.30...+0.70). Вследствие такой согласованности развития пропорции симбионтов оказываются не связанными с общим размером эктомикоризных корней (Веселкин, 2004 б).

Анализируемый в сообщении признак парциального объема чехлов нельзя интерпретировать как величину, прямо характеризующую соотношение симбионтов в тонких корнях и, тем более, в подземных органах хвойных. Неопределенности для расчета общего соотношения состоят в том, что ненадежными или неизвестными являются

соотношения: 1) между фракциями “толстых” и “тонких” корней (в большинстве случаев); 2) между проводящими и поглощающими корнями во фракции “тонких” корней; 3) между микоризными и немикоризными корнями во фракции “тонких” поглощающих корней. Другая группа неопределенностей связана с тем, что не известно: 1) соотношение объемов мицелия эктомикоризных грибов в эктомикоризах и вне них в окружающей почве; 2) соотношение мицелия, который сосредоточен в разных структурных частях эктомикоризных корней – в чехле и сети Гартига. В частности, рассмотренные в настоящем сообщении данные, и оригинальные, и литературные, не учитывают объем мицелия грибов, входящих в состав сети Гартига. По нашим сугубо предварительным прикидкам этот объем может составлять 2–3% от общего объема эктомикоризных корней. С учетом объема гиф в сети Гартига полный объем грибного мицелия составляет, по-видимому, 22–23% от общего объема эктомикоризных корней. “Эктомикоризы” в данном случае – это только часть фракции корней, относимых к категории “тонкие поглощающие”, поскольку “тонкие поглощающие корни” включают и эктомикоризы (эктомикоризные корни), и безмикоризные поглощающие детерминированные корни. Если при этом принять во внимание, что даже у высокомикотрофных хвойных часть поглощающих корней последнего порядка обычно мицелием микоризообразователей не заселены (доля таких безмикоризных корней варьирует у взрослых растений в самых разнообразных местообитаниях обычно от 10 до 15%), долю объема (или массы) эктомикоризных грибов в целом в корнях, относимых к “тонким поглощающим”, можно принимать равной 19–21%. Точность последних расчетов не следует переоценивать, так как приведенные величины, очевидно, приблизительны и не учитывают весьма значительную экологическую изменчивость соотношения симбионтов в эктомикоризах, т.е. изменчивость между разными местообитаниями. Представленная оценка в 19–21% объема грибного мицелия в тонких корнях хвойных – это очень грубая придержка, на которую можно ориентироваться для установления соотношения симбионтов в поглощающих органах хвойных деревьев лишь в случаях, когда существует необходимость отдельного учета объемов или масс симбионтов, но прямые исследования по каким-либо причинам невозможны.

**Заключение.** Наиболее существенным результатом работы, по нашему мнению, является вывод об отсутствии различий между изученными видами хвойных по соотношению объемов симбион-

тов в эктомикоризных корнях. Наблюдаемая общность диапазонов изменчивости этого показателя свидетельствует о важности симбиотического эктомикоризного взаимодействия и универсальности механизмов морфогенеза симбиоорганов у изученных представителей трех родов. Наблюдаемая в двух независимых и значительных по объему проанализированных массивах измерений близость средних оценок парциального объема грибных чехлов у разных родов деревьев – 20–21 и 22–25% – заставляет с осторожностью относиться к экстраполяции довольно высоких оценок этого показателя, приближающихся к 40% (Fogel, Hunt, 1979; Vogt et al., 1982).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества: В 2 т. / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Веселкин Д.В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2001. С. 113–126.

Веселкин Д.В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. № 1. С. 22–29.

Веселкин Д.В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004 а. № 2. С. 90–98.

Веселкин Д.В. Оценка объемной доли грибного симбионта в эктомикоризных окончаниях *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. // Труды института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург: Изд-во Оренбургского гос. пед. университета, 2004 б. № 4. С. 5–11.

Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.

Веселкин Д.В. Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. № 2. С. 122–132.

Веселкин Д.В. Разнообразие и анатомическое строение эктомикориз *Picea obovata* Ledeb. в высотном градиенте (горный массив Денежкин Камень, Средний Урал) // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15. № 3. С. 497–505.

Веселкин Д.В. Возрастные изменения эктомикоризных корней *Abies sibirica* // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2009. Т. 16. № 37. С. 119–126.

Веселкин Д.В. Строение эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от характеристик местообитаний // Лесоведение. 2010. № 1. С. 53–60.

Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт И.В., Брезински А., Кёрнер К. Ботаника: Учебник для вузов: в 4 т. Т. 4. Экология / Под. ред. Еленевского А.Г., Павлова В.Н. М.: Академия, 2007. 256 с.

Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.

DEEMY – an information system for characterization and determination of ectomycorrhizae / Agerer R., Rambold G. 2004–2010. URL: www.deemy.de.

Fogel R., Hunt G. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover // Canadian Journal of Forest Research. 1979. V. 9. № 2. P. 245–256.

Godbold D.L., Hoosbeek M.R., Lukac M., Cotrufo M.F., Janssens I.A., Ceulemans R., Polle A., Velthorst E.J., Scarascia-Mugnozza G., De Angelis P., Miglietta F., Persson A. Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter // Plant and Soil. 2006. V. 281. № 1–2. P. 15–24.

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

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 Phytologist. 2006. V. 171. № 1. P. 179–186.

Hobbie E.A., Colpaert J.V. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants // New Phytologist. 2003. V. 157. № 1. P. 115–126.

Hogberg M.N., Hogberg P. Extramatricial ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial bio-

mass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // New Phytologist. 2002. V. 154. № 3. P. 791–795.

Karen O., Nylund J.E. Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden // Canadian Journal of Botany. 1997. V. 75. № 10. P. 1628–1642.

Nilsson L.O., Wallander H. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization // New Phytologist. 2003. V. 158. № 2. P. 409–416.

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.

Satomura T., Nakatsubo T., Horikoshi T. Estimation of the biomass of fine roots and mycorrhizal fungi: a case study in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) stand // Journal of Forest Research. 2003. V. 8. № 3. P. 221–225.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: Freeman, 1995. 887 p.

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.

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 Phytologist. 2001. V. 151. № 3. P. 753–760.

## Volumetric Ratio of Fungal and Wood Tissues of Ectomycorrhizal Roots of Conifers

D. V. Veselkin

Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin

Mira st. 19, Ekaterinburg, 620002, Russia

E-mail: denis\_v@ipae.uran.ru

Received: 11 November 2013

Two independent datasets from measurements of the sizes and volumetric ratios of hyphal sheaths and ectomycorrhizal roots of *Abies sibirica*, *Abies* spp., *Picea obovata*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*. According to both datasets roots and hyphal sheaths of firs are larger than of pines and spruces, however no differences in sizes of symbiotes between representatives of the three tree genera were observed. Our measured average partial volumes of hyphal sheath are 21% for *Abies sibirica*, 20% for *Picea obovata*, and 21% for *Pinus sylvestris*. Calculations of average partial volume of hyphal sheaths based on data of side authors differ, with 25% for species of *Abies* genus, 22% for *Picea abies*, and 24% for *Pinus sylvestris*.

*Ectomycorrhizal root, hyphal sheath, Abies* spp., *Picea* spp., *Pinus sylvestris*.