

На правах рукописи



**Веселкин Денис Васильевич**

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
И АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ  
ЭКТОМИКОРИЗ ХВОЙНЫХ (PINACEAE Lindl.)**

03.02.08 – экология

03.02.01 – ботаника

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Екатеринбург – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

**Научный консультант** доктор биологических наук, профессор  
**Мухин Виктор Андреевич**

**Официальные оппоненты:** **Горшков Вадим Викторович**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ

**Загирова Светлана Витальевна**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, заведующий отделом лесобиологических проблем Севера

**Таршис Людмила Григорьевна**, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Уральский государственный педагогический университет», профессор кафедры биологии, экологии и методики их преподавания

**Ведущая организация** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса Карельского научного центра РАН

Защита состоится «23» апреля 2013 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «\_\_\_» февраля 2013 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** Эктомикоризный симбиоз – один из самых распространенных и значимых растительно-грибных симбиозов на планете, во многом обуславливающий видовую композицию организмов, внешний облик и закономерности функционирования лесных экосистем бореальной и умеренной зон. Облигатная микоризность древесных растений, в частности, хвойных (сем. Pinaceae Lindl.) – важное биоэкологическое свойство, определяющее их способность выступать доминантами и эдификаторами на обширных пространствах.

Длительная история изучения и хозяйственная важность эктомикоризного симбиоза способствовали накоплению значительной информации об этом явлении. Однако многие важные вопросы до настоящего времени не имеют однозначных ответов. На рубеже XX–XXI вв. в связи с осознанием методологических проблем оценки биомассы и продукции подземных частей фитоценозов, преимущественно лесных, были констатированы неясности относительно того, что понимать под «тонкими корнями», каковы закономерности их формирования и как их учитывать (Pregitzer, 2002; Zobel, 2003; Усольцев, 2007). Это продемонстрировало большой разрыв в уровнях изученности надземных и подземных органов деревьев. Одна из причин недостаточной точности оценок строения, массы и продукции подземных частей лесов – редкость учета симбиотической природы тонких корней деревьев. В силу методологических причин не является также исчерпывающей информация, накопленная в отношении оценок адаптивного значения эктомикориз. Таким образом, от описания общих планов и/или тонких особенностей строения эктомикориз необходимо переходить к изучению в реальных природных условиях закономерностей их формирования, регуляции, изменчивости и к получению по возможности строгих оценок вклада эктомикориз в продукцию и другие функции растений.

**Цель работы:** выявление закономерностей морфологической изменчивости эктомикоризных корней и адаптивного значения эктомикоризного симбиоза у хвойных древесных растений. **Задачи:**

- 1) выявить закономерности регуляции активности формирования эктомикориз, механизмы и закономерности их морфологической изменчивости в разных масштабах;
- 2) сравнительно охарактеризовать морфологическую изменчивость растительного и грибного компонентов эктомикориз;

3) установить специфику реакций дистальных частей корневых систем и эктомикориз на действие естественных и антропогенных факторов среды;

4) оценить видовые особенности микоризообразования у трех модельных видов: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.);

5) разработать способ оценки значения микоризообразования для развития растений вне стерильных экспериментов и количественно оценить значение эктомикориз в естественных местообитаниях;

6) обосновать методические принципы исследования микоризообразования на морфологическом уровне.

***Положения, выносимые на защиту:***

1. Наряду с традиционными представлениями об исключительной детерминации особенностей строения эктомикориз таксономическим положением микобионтов, важными являются также различия, связанные с положением эктомикоризного корня в системе ветвящихся корней предыдущих и последующих порядков и с абсолютным возрастом или длительностью существования органа.

2. Морфологическая эндогенная, индивидуальная и экологическая изменчивость характеристик микоризообразования является более высокой, по сравнению с соответствующими компонентами изменчивости асимбиотических подземных органов хвойных. Высокая пластичность морфологических характеристик микоризообразования является свидетельством осуществления тонкой настройки поглощающих органов деревьев на функционирование в конкретных условиях почвенного окружения путем первоочередной регуляции степени развития симбиотических органов.

3. Для ювенильных хвойных значение микоризообразования не является константной конститутивной характеристикой; оно существенно зависит от внешних условий. Формирование эктомикориз является относительно маловажным в оптимальных для развития растений искусственных условиях, но решающим – в естественных местообитаниях. Это свидетельствует о возможности расширения представления о «паразитарно-мутуалистическом континууме» взаимодействия симбионтов в эктомикоризном симбиозе на экологический уровень, т.е. для описания спектра взаимоотношений симбионтов в зависимости от внешних условий.

4. У трех видов хвойных – сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской – не установлена таксономическая специфика основных харак-

теристик микоризообразования: активности формирования эктомикориз, признаков их внутреннего строения и оценок функционального значения.

### ***Научная новизна и теоретическая значимость***

Впервые выполнены оценки состояния корневых систем и эктомикориз трех модельных видов (*Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Abies sibirica*) в широком спектре естественных и искусственных местообитаний. Установлены амплитуды и закономерности эндогенной, индивидуальной и экологической изменчивости ряда ключевых морфологических признаков корневых систем и эктомикориз. Охарактеризованы механизмы морфологической изменчивости эктомикориз.

Впервые показано, что информативным, легко реализуемым и удовлетворительно интерпретируемым способом упорядочивания структурного разнообразия эктомикоризных корней является использование для этого информации об анатомическом сложении их грибных чехлов. При этом целесообразно выделять три–четыре категории сложения: плектенхиматические, псевдопаренхиматические и двойные, бесструктурные. Показано, что изменение средних размеров чехлов между местообитаниями осуществляется разными путями: путем регуляции соотношения чехлов разного сложения и путем изменения толщины гомогенных по сложению чехлов.

Впервые предложен и апробирован способ измерения функционального значения микоризообразования вне стерильных экспериментов с использованием множественного регрессионного анализа. С его использованием количественно охарактеризован вклад микоризообразования в развитие ювенильных хвойных в естественных биоценозах. В некоторых случаях с успешностью микоризообразования связано до 15–25% общей дисперсии развития всходов, или до 30–60% дисперсии, связанной с развитием подземных органов растений в целом.

Обосновано представление, что высокая изменчивость комплекса морфологических характеристик микоризообразования, их значительная зависимость от внешних факторов отражают самую суть этого явления. Микоризообразование у хвойных является гибким, разнообразно, значительно и, вероятно, быстро регулируемым адаптивным механизмом, расширяющим спектр возможных структурных и функциональных состояний подземных органов.

***Практическая значимость.*** Обновлено и дополнены методические основания изучения эктомикориз в естественных и искусственных местообитаниях: выделены ключевые и коррелятивные информативные морфологические признаки микоризообразования; даны рекомендации в отношении ми-

нимальных объемов наблюдений для решения разных задач и предложены процедуры группировки результатов первичных измерений. Результаты, полученные при обследовании лесных питомников и в окрестностях промышленных предприятий, могут быть использованы при планировании и осуществлении мероприятий по мониторингу и реабилитации нарушенных экосистем. Результаты работы используются в лекционных курсах, читаемых автором на кафедрах ботаники («Фитомониторинг», «Экологический мониторинг») и экологии («Планирование эксперимента») ИЕН УрФУ.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на международных, всероссийских и региональных мероприятиях. Международные: «Биологическая рекультивация нарушенных земель» (Екатеринбург, 2002 (совещ.), 2012 (конф.)); V и VIII конф. «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Москва, 2002; Ульяновск, 2012); I конф. «Взаимоотношения низших растений (грибов, водорослей и лишайников) с другими организмами в биоценозе» (Москва, 2006); «Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса» (Екатеринбург, 2006); III конф. «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 2006); XV Congress of european mycologists (Санкт-Петербург, 2007); «Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы» (Сыктывкар, 2007); «Высшие базидиомицеты: организмы, популяции, сообщества» (Москва, 2008); «Изучение грибов в биогеоценозах» (Пермь, 2009); «Актуальные проблемы дендрэкологии и адаптации растений» (Уфа, 2009). Всероссийские: I съезд микологов России (Москва, 2002); VI популяц. семинар «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Н. Тагил, 2002); XI съезде РБО (Новосибирск-Барнаул, 2003); «Современные методы и подходы в биологии и экологии» (Уфа, 2008); «Человек и Север: антропология, археология, экология» (Тюмень, 2009); «Генетическая типология, динамика и география лесов России» (Екатеринбург, 2009); «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011); «Зырянские чтения» (Курган, 2011); «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Н. Тагил, 2012); «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (01-04-96407; 04-04-96104; 04-04-96106; 07-04-96119; 07-04-96121; 08-04-91766); Комиссии РАН по работе с молодежью (проект № 280 6-го конкурса-экспертизы проектов молодых ученых РАН); Фонда содействия отечественной науке в номинации «Молодые кандидаты РАН»; Грантом Президента РФ для молодых ученых-

кандидатов наук (МК-1056.2005.4); Грантами Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-5286.2006.4, НШ-1022.2008.4, НШ-3260.2010.4, НШ-53.25.2012.4); ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники на 2002-2006 годы» (ГК№№ 02.445.11.7191, 02.445.11.7393), ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007-2012 годы» (ГК№02.515.11.0001), ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009-2013 годы» (ГК№02.740.11.0279).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 77 научных работ, включая 21 статью в рецензируемых российских журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Она изложена на 489 страницах, содержит 169 рисунков и 113 таблиц. Список литературы включает 660 наименований, в том числе 295 на иностранных языках.

**Личный вклад автора.** Автор лично разрабатывал и планировал общую программу исследований, конкретные схемы наблюдений и экспериментов, в ходе которых получены обсуждаемые оригинальные материалы. Все полевые сборы для характеристики микориз выполнены автором за исключением двух сборов (*P. sylvestris* в Уфимском промышленном центре и в сосняке петрофитно-разнотравном). Автором выполнена обработка всех материалов для характеристики микоризообразования за исключением единственного блока (*P. sylvestris* в сосняке петрофитно-разнотравном).

**Благодарности.** В работе использованы результаты химических анализов почв, выполненных сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН Э.Х.Ахуновой, С.Ю.Кайгородовой, П.Г.Пищулиным и А.В.Щепеткиным. Планирование и проведение части работ выполнено при поддержке или совместно с Д.В. Королевым, А.И. Ермаковым, Г.А. Зайцевым, И.В. Ставишенко, П.Г. Пищулиным, К.А. Фефеловым, С.А. Шавниным, В.В. Фоминым, Н.С. Санниковой, С.Н. Санниковым, В.Э. Власенко, В.Е. Зверевым, М.В. Козловым, Е.Г. Филипповым, А.Г. Ширяевым, которым я признателен. Очень ценными были консультации В.С. Мазепы и И.А. Кшнясева. Я также искренне признателен Е.Л. Воробейчику за многочисленные дискуссии и разностороннюю поддержку. Я глубоко благодарен моему научному консультанту В.А. Мухину за формулировку общих направлений исследований, конструктивную критику и неизменную поддержку.

## Глава 1. РАЙОНЫ РАБОТ, МЕТОДИКА ПОЛЕВЫХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Эмпирические материалы получены, преимущественно, в натурных наблюдательных исследованиях, выполненных в естественных и техногенных экологических градиентах, под которыми понимаются серии сопряженных биогеоценозов (пробных площадей, местообитаний), обычно упорядочено расположенных в пространстве, или микроместообитаний в пределах биогеоценозов. Часть материалов получена в экспериментальных исследованиях, лесных питомниках и пр. Общая география работ отражена на рис. 1.

Рисунок 1 – Районы основных исследований. Импактные регионы возле точечных источников эмиссий поллютантов: 1 – Среднеуральский медеплавильный завод; 2 – Полевской криолитовый завод; 3 – Карабашский медеплавильный завод; 4 – комбинат «Североникель». Районы исследования урбанизированных лесов: 5 – г. Уфа; 6 – г. Екатеринбург. Районы исследований вне антропогенных воздействий: 7 – Висимский заповедник; 8 – заповедник «Денежкин Камень»; 9 – лесной массив Припышминские Боры; 10 – Илецко-Иковский островной бор



Случаи изучения последствий антропогенных (техногенных) воздействий представлены двумя ситуациями. В районах влияния точечных источников загрязнения, т.е. в импактных регионах возле крупных предприятий, изучались последствия единственной формы воздействия – техногенного загрязнения, так как пробные площади во всех случаях подбирались так, чтобы проявление других форм антропогенных воздействий было минимальным. Исследования проведены возле четырех предприятий. Три из них – Среднеуральский (СУМЗ), Карабашский (КМЗ) медеплавильные заводы и комбинат «Североникель» (КС) – предприятия цветной металлургии, в выбросах кото-

рых преобладают SO<sub>2</sub> и пыль тяжелых металлов. Полевской криолитовый завод (ПКЗ) – предприятие химической промышленности также с преобладанием в выбросах SO<sub>2</sub>, но без металлической пыли. При исследовании урбанизированных лесов (Екатеринбург и Уфа) невозможно разделить вклады разных источников в общее загрязнение и невозможно исключить другие формы воздействий. Поэтому обоснованно можно сравнивать между собой только городские насаждения и насаждения вне городов, не выстраивая каких-либо градиентов интенсивности воздействий.

Эктомикоризы в естественных градиентах изучены на территории двух уральских заповедников (Висимского и «Денежкин Камень») в связи с изменением высоты местности над уровнем моря. В других случаях (Припышминские боры и Илецко-Иковский островной бор) преимущественное внимание уделено исследованию закономерностей внутриценотической регуляции микоризообразования.

Сбор материалов для изучения корневых систем и микоризообразования выполнен в 1996–2009 гг. Выкопку проб осуществляли в конце вегетационного периода всегда в максимально сжатые сроки. Видовую идентификацию корней и отбраковку поврежденных образцов выполняли в поле. При необходимости дифференцировали субстраты, в которых размещались корни (валежная древесина, лесная подстилка, минеральные горизонты почв и т.п.), или микроместообитания в пределах биогеоценозов. После выкопки образцы фиксировали в 4%-м растворе формалина.

Вегетационный эксперимент по моделированию разных уровней обеспеченности элементами минерального питания осуществлен как двухфакторный опыт с полной оценкой взаимодействия факторов.

## **Глава 2. ЭКТОМИКОРИЗЫ И ИХ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

На основании сведений из литературы дан краткий очерк основных биологических и экологических свойств эктомикоризных симбиозов и эктомикориз, преимущественно на примере хвойных. Выделены два полюса методических позиций исследователей эктомикоризного симбиоза, различающихся в зависимости от того, реакции какого компонента преимущественно рассматриваются как ведущие при изучении симбиосистемы: фито- и микоризные позиции (см., например: Alberton et al., 2005). Декларировано, что методические основания работы соответствуют системе фитоцентрических представлений. Эктомикоризы рассматриваются как симбиоорганы растений, т.е. как видоизмененные корни, в связи с чем при их изучении исполь-

зованы, в основном, подходы и методы морфологии, анатомии и экологии растений.

Охарактеризованы реализованные подходы к описанию разных признаков микоризообразования. В качестве основной характеристики успешности формирования эктомикориз использована активность микоризообразования – отношение числа эктомикориз к сумме немикоризных корней и эктомикориз (%), которую определяли по итогам анализа на макро- или микроскопическом уровнях.

Внутреннее строение немикоризных корней и эктомикориз исследовали на тонких (10–20 мкм) поперечных срезах, изучаемых без окрашивания. Регистрировали проявление признаков трех групп: (1) наличие или отсутствие грибного чехла или других признаков, свидетельствующих о заселенности корня микоризным грибом; (2) признаки анатомического строения (сложения) грибных чехлов, фиксируемые безотносительно к их размерам, позволяющие условно классифицировать чехлы (по системе Т. Доминика (1963) в модификации И.А. Селиванова (1981)) с дальнейшим использованием методологии анализа структуры сообществ (Мэгарран, 1992); (3) проявление размерных и качественных признаков строения корней и эктомикориз в целом и растительного и грибного компонентов по отдельности (Веселкин, 2001, 2003, 2004).

***Масштабы анализа изменчивости подземных органов.*** Изложение данных, описывающих многообразие проявлений и сочетаний признаков строения подземных органов трех видов хвойных, структурировано в соответствие с представлениями об изменчивости организмов и признаков. В соответствие с декларированным фитоцентрическим подходом в качестве основы использованы основные выделенные и обоснованные С.А. Мамаевым (1972) *формы* изменчивости: эндогенная, индивидуальная и экологическая. Выделение *форм* осуществлено через сравнение растительных организмов и их частей. Учитывая принципиальное своеобразие причин изменчивости эктомикориз как симбиоорганов, посчитали необходимым отказаться от использования термина *форма* изменчивости, заменив его близкой конструкцией «*масштаб* изменчивости». Такая замена операциональна и указывает на уровень, на котором изучается изменчивость. Дополнительно к внутривидовым *формам* / *масштабам* изменчивости рассмотрели видовые *особенности* микоризообразования.

### Глава 3. ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРНЕЙ И ЭКТОМИКОРИЗ

Эндогенная изменчивость – изменчивость проявления признаков между корнями и фрагментами корневых систем у одной особи растения.

**Строение немикоризных и эктомикоризных корней.** Формирование эктомикориз – ключевой процесс, обеспечивающий возникновение морфологической и функциональной изменчивости дистальных частей корневых систем деревьев. Обоснование этого тезиса получено в ходе анализа строения более 7,5 тыс. немикоризных корней и эктомикориз *A. sibirica*, *P. obovata* и *P. sylvestris*. Основные различия между немикоризными корнями и эктомикоризами устойчиво воспроизводятся у всех деревьев в разных условиях (табл. 1). Все различия высоко значимы (обычно  $P=0,01-0,001$ ) и закономерны. Частные реакции согласуются между собой и свидетельствуют о быстрой редукции коры и большей активности деструкционных процессов в немикоризных корнях по сравнению с эктомикоризами. Таким образом, получены свидетельства повышенной скорости отмирания немикоризных корней по сравнению с эктомикоризами. Это служит объяснением феномена большей продолжительности жизни эктомикориз по сравнению с немикоризными корнями (King et al., 2002).

Таблица 1 – Сравнение размерных параметров немикоризных корней и эктомикориз

Параметры	Немикоризные корни	Эктомикоризы
Общий размер	пониженный	повышенный
Размер собственно корня	пониженный	повышенный
Размер клетки коры	пониженный	повышенный
Парциальный объем стелы	повышенный	пониженный
Доля слоев таниновых клеток	повышенная	пониженная
Доля окончаний с утерянным тургором	повышенная	пониженная

**Изменчивость микоризообразования внутри корневой системы.** В разных внешних условиях отдельные участки корней внутри корневой системы одной особи в наибольшей степени отличаются друг от друга по количеству (плотности) эктомикориз. Наиболее консервативным в эндогенном масштабе является признак плотности детерминированных корней. Активность микоризообразования между разными фрагментами корневых систем широко варьирует в условиях вегетационного опыта, но низко изменчива в естественных местообитаниях.

Ход микоризообразования закономерно различается на корнях разных порядков ветвления. У сеянцев *P. sylvestris* на боковых недетерминированных корнях 1-го порядка дочерние ответвления (2-го и последующего порядков) располагаются более густо, чем на главном корне. Эти различия не очень велики в абсолютном отношении (разности порядка 20–30%), но значимы ( $P < 0,001$ ). Детерминированные корни, располагающиеся на боковых корнях, примерно в 2 раза чаще заселяются эктомикоризными грибами, чем детерминированные корни на главном корне ( $P = 0,001$ ). Таким образом, существует отрицательная сопряженность между выраженностью признаков корневых структур, благоприятных для выполнения разных функций: захвата почвенного объема или интенсивной эксплуатации эдафических ресурсов.

***Строение эктомикоризных корней в связи с порядком их ветвления и длительностью существования.*** Известно, что основным вектором возрастной трансформации анатомических признаков большинства корней, сохраняющих первичное строение, является редукция размеров коры и стелы (Воронин, 1964; Лобанов, 1971; Орлов, Кошельков, 1971). Но до наших исследований не было известно, изменяется ли соотношение симбионтов в эктомикоризных корнях в ходе их развития. Для ответа на этот вопрос проанализировано строение немикоризных и эктомикоризных корней разных порядков ветвления, располагавшихся на одном материнском корне *A. sibirica*. Общее направление возрастного развития эктомикориз описывается как приводящее к двум эффектам: 1) максимизация площади поверхности формирующегося органа; 2) максимизация абсолютного и парциального объема гриба. Т.е. с возрастом увеличивается структурная значимость грибного компонента. Это интерпретируется как приобретение строения, оптимального для выполнения функций поглощения; при этом вплоть до полного прекращения снижается способность отдельных окончаний к апикальному росту и ветвлению. Другой взгляд состоит в том, что основное направление возрастной специализации детерминированных корней хвойных описывается как минимизация и замещение их функций автономных абсорбирующих органов функциями поддержания жизнедеятельности грибных симбионтов.

***Толщина чехлов в связи с таксономическим положением грибов.*** Проведен анализ опубликованных другими авторами данных о толщине чехлов в эктомикоризах, образованных разными видами грибов (использованы данные с интернет-ресурса DEEMY; Agerer R., Rambold G., 2004–2010; DEEMY – an information system for characterization and DETERmination of EcToMYcorrhizae; www.deemy.de; München, Germany; всего 78 оценок толщины

чехлов для грибов 18 родов у деревьев родов *Picea* и *Pinus*.) Установлено, что таксономическая детерминация толщины чехлов на уровне рода и вида гриба хорошо выражена. В то же время как на уровне родов, так и на уровне видов грибов толщина чехлов очень значительно варьирует. Для большинства родов грибов минимальные указанные оценки толщины чехлов лежат в интервале 5–15 мкм, а максимальные – выше 35–40 мкм, при этом средние величины у большинства родов лежат в интервале 18–33 мкм. Отдельные виды грибов на корнях одного и того же фитобионта формируют чехлы, толщина которых различается в 7–15 раз. Таким образом, различия между таксонами грибов по толщине образуемых ими чехлов в эктомикоризах не носят жестко обусловленный характер. По-видимому, толщина чехла, как размерный количественный признак не менее значительно, чем таксономическим положением гриба, определяется другими факторами: структурными, объемом доступных ресурсов, актуальными условиями.

**Строение эктомикориз в связи с анатомической структурой чехлов.** Тезис о морфологическом своеобразии эктомикориз с чехлами разного сложения обоснован в ходе анализа более 6 тыс. эктомикоризных окончаний *A. sibirica*, *P. obovata* и *P. sylvestris* (табл. 2).

Таблица 2 – Сравнение размерных параметров эктомикориз с чехлами разного сложения

Признаки	Эктомикоризы с чехлами			
	плектенхиматическими	псевдопаренхиматическими	двойными	бесструктурными
Общий размер	низкий	высокий	максимальный	минимальный
Размер собственно корня	средний	средний	максимальный	минимальный
Размер стелы	у с т о й ч и в о н е р а з л и ч а е т с я			
Парциальный объем стелы	средний	средний	минимальный	максимальный
Размер коры	средний	средний	максимальный	минимальный
Размер клетки коры	средний	средний	максимальный	минимальный
Толщина чехла	низкая	высокая	максимальная	минимальная
Парциальный объем чехла	низкий	высокий	максимальный	минимальный
Доля слоев таниновых клеток	высокая	низкая	минимальный	максимальный
Доля окончаний с утерянным тургором	высокая	низкая	минимальная	максимальная

Наибольшие абсолютные размеры эктомикоризных окончаний, корней в их составе и грибных чехлов характерны для микориз с двойными чехлами (к этой группе близки эктомикоризы с псевдопаренхиматическими чехлами). Минимальные размеры характерны для эктомикориз с бесструктурными чех-

лами. С двойными и псевдопаренхиматическими чехлами ассоциирована наименьшая выраженность признаков, свидетельствующих о снижении жизнеспособности растительного компонента. Максимально проявляются деструктивные изменения в корнях при формировании бесструктурных чехлов. В отношении части признаков различия между группами эктомикориз с чехлами разного сложения подтверждены сравнением с независимыми данными (оценки с интернет-ресурса DEEMY; Адамович, 2008; Творожникова, 2009).

Таким образом, тип сложения чехла – важный признак, связанный не только с его собственными размерами, но и с особенностями строения эктомикоризных окончаний в целом. Гетерогенность, сопряженная со структурным разнообразием грибных чехлов, является важным источником общей эндогенной изменчивости эктомикориз. Использование сведений об анатомическом сложении чехлов, которые целесообразно описывать четырьмя крупными категориями (плектенхиматические, псевдопаренхиматические, двойные (комбинированные), бесструктурные), является информативным, легко реализуемым и достаточно интерпретируемым способом упорядочивания структурного разнообразия эктомикориз.

**Эндогенная изменчивость эктомикориз.** Грибной компонент эктомикориз – чехол – морфологически более изменчив, чем структурные части, формируемые растением. Самый низко изменчивый признак – размер центрального цилиндра (медиана значений  $CV$ (коэффициент вариации)=23%). Более изменчива толщина паренхимы коры ( $CV=30\%$ ). Наиболее пластичны размеры чехлов ( $CV=41\%$ ). Амплитуды варьирования признаков, обусловленные разнообразием вариантов сложения чехлов, также нарастают в ряду «центральный цилиндр» → «кора» → «чехол». В целом эндогенная изменчивость размеров чехлов качественно выше, чем изменчивость частей корня в эктомикоризах.

#### **Глава 4. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ**

Индивидуальная изменчивость – изменчивость между особями в выровненных экологических условиях.

**Изменчивость макроморфологических признаков.** Ключевыми признаками, удовлетворительно описывающими основные черты строения корневых систем всходов сосны, являются: (1) длина недетерминированных корней – характеризует экстенсивность развития корневой системы; (2) плотность детерминированных корней – характеризует интенсивность ав-

тономного использования ресурсов почвы растением; (3) активность микоризообразования – характеризует симбиотическую составляющую интенсивности использования ресурсов. Эти признаки варьируют в значительной степени независимо друг от друга.

Порядок изменчивых и консервативных признаков существенно изменяется в зависимости от внешних условий (табл. 3). В среднем наиболее консервативной характеристикой является плотность детерминированных корней. Более изменчива длина недетерминированных корней. Наиболее вариабельна активность микоризообразования.

Таблица 3 – Абсолютный размах коэффициентов вариации параметров строения подземных органов всходов *Pinus sylvestris* в 28 местообитаниях

Параметр	Группы местообитаний			
	ненарушенные леса (n=7)	горелые леса (n=7)	нелесные местообитания (n=6)	питомники (n=8)
Длина недетерминированных корней	29–67	39–49	26–43	27–43
Плотность детерминированных корней	23–32	27–57	21–42	15–28
Активность микоризообразования	9–25	33–65	62–185	22–102

Сопоставление оценок вариабельности и детерминированности (средней скоррелированности) признаков строения подземных органов, выполненное с использованием подхода Н.С. Ростовской (2000) (рис. 2), позволило охарактеризовать основные закономерности их регуляции и адаптивного значения.

По соотношению вариабельности и детерминированности длина главного корня и плотность детерминированных корней определены как «генотипические индикаторы» (по: Ростова, 2000). Длина боковых недетерминированных корней – «экологический» или «эколого-биологический индикатор». Активность микоризообразования – «экологический индикатор». Таким образом, наибольшее значение при адаптации ювенильных особей сосны к актуальным почвенным условиям имеет общий размер корневой системы, регулируемый, в первую очередь, уровнем развития боковых недетерминированных корней. Частота закладки поглощающих корней варьирует незначительно и ее регуляция обычно не имеет большого адаптивного значения. Эффективным инструментом регуляции индивидуальной мощности поглощающего аппарата всходов, независимо накладываемым на развитие несимбиотических подземных органов, выступает изменчивость микоризообра-

зования. В разных условиях она может быть как очень константной, приближающейся по уровню регуляции к жестко детерминированным признакам, так и очень изменчивой, характеризующейся как избыточный, физиологически незначимый процесс.

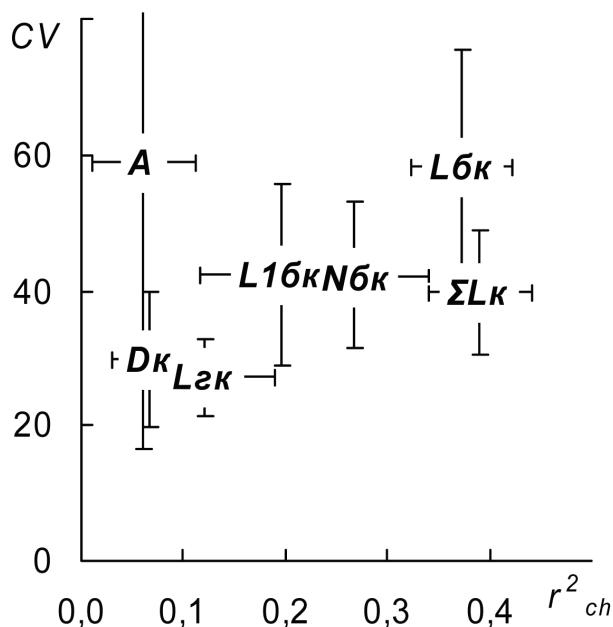


Рисунок 2 – Группировка признаков строения подземных органов всходов *Pinus sylvestris* на основании средней детерминированности ( $r^2_{ch}$ ) и вариабельности ( $CV$ ) в 28 местобитаниях; вертикальные и горизонтальные линии – средние квадратические отклонения. Признаки:  $Lгк$  – длина главного корня;  $Nбк$  – количество боковых недетерминированных корней 1-го порядка;  $Lбк$  – длина боковых недетерминированных корней;  $L1бк$  – средняя длина бокового корня 1-го порядка;  $\Sigma Lк$  – общая длина недетерминированных корней;  $Dк$  – плотность детерминированных корней;  $A$  – активность микоризообразования

**Возрастные особенности макроморфологических признаков.** Сравнительный анализ строения корневых систем проростков, всходов и подроста *A. sibirica*, *P. obovata* и *P. sylvestris* показал, что возрастная компонента изменчивости существенна только для размеров корневых систем. Параметры состояния поглощающих органов или физиологически стабилизированы и потому с возрастом растений изменяются слабо (плотность детерминированных корней) или экологически изменчивы, в силу чего прямо детерминируются внешними условиями и потому с возрастом особи также практически не связаны (активность микоризообразования).

**Изменчивость микроморфологических признаков.** Ключевыми признаками при описании внутреннего строения эктомикориз оправдано считать: 1) радиус корня в эктомикоризе; 2) парциальный объем центрального цилиндра; 3) долю слоев таниновых клеток коры; 4) толщину (парциальный объем) чехла. Их индивидуальная изменчивость охарактеризована на основании промеров 7,5 тыс. эктомикориз *P. obovata*, *P. sylvestris* и *A. sibirica*. Наименее изменчив размер корня ( $CV=4-21\%$ ), более вариабелен объем центрального цилиндра ( $CV=5-53\%$ ). Значительно варьируют характеристики

развития чехла (парциальный объем:  $CV=7-64\%$ ; толщина:  $CV=11-72\%$ ). Наибольшей индивидуальной изменчивостью характеризуется количество слоев таниновых клеток ( $CV=10-78\%$ ). Таким образом, из признаков внутреннего строения эктомикориз преимущественно изменчивы характеристики состояния грибного компонента, а характеристики состояния растительного симбионта в среднем менее вариабельны.

В разных внешних условиях наиболее изменчивыми обычно являются признаки, описывающие разные аспекты формирования или состояния эктомикориз. Так, в лесах сильно варьируют доли чехлов разного сложения, а наиболее стабилизированы микроморфологические характеристики строения корней. На нелесных участках между особями сильно варьирует активности микоризообразования, а значительно константны макроморфологические признаки строения корневых систем. Высокая морфологическая пластичность эктомикориз и грибного компонента в их составе является свидетельством осуществления тонкой настройки поглощающих органов деревьев на функционирование в конкретных условиях почвенного окружения путем первоочередной регуляции степени развития микобионтов.

## **Глава 5. ЗНАЧЕНИЕ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ДЕРЕВЬЕВ**

Анализируются оригинальные и литературные сведения об индивидуальной сопряженности успешности микоризообразования и развития растений.

*Эксперименты с искусственной микоризацией.* Стандартным методом оценки значения эктомикориз для создания продукции растений является эксперимент с искусственной микоризацией, когда влияние микобионтов на состояние деревьев измеряется при сопоставлении развития безмикоризных и микоризных особей. Проанализированы материалы 52 журнальных статей (576 экспериментов) с описаниями результатов экспериментов по инокуляции семян деревьев эктомикоризными грибами, опубликованных в 1975–2008 гг., содержащих в качестве характеристики состояния семян массу особи или ее части. В качестве величины эффекта использован показатель  $E$  (эффект микоризации) (формула 1):

$$E = (m_{\text{микоризация}} - m_{\text{контроль}}) / m_{\text{контроль}} \cdot 100\%, \quad (1)$$

где  $m_{\text{микоризация}}$  – масса особи или ее части в варианте с внесением гриба;  $m_{\text{контроль}}$  – масса в варианте без гриба. Значение  $E$  показывает, на сколько (%) по сравнению с контрольным вариантом увеличилась ( $E > 0$ ) или умень-

шилась ( $E < 0$ ) масса инокулированных растений. Границами существенных эффектов считали  $E = \pm 25\%$ .

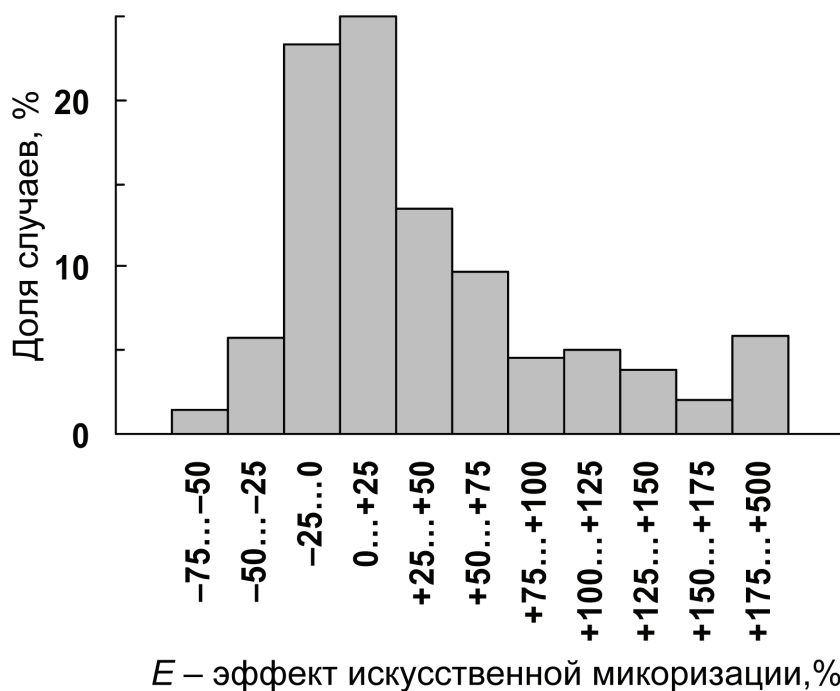


Рисунок 3 – Частотное распределение величин эффекта инокуляции семян деревьев эктомикоризными грибами, построенное на основании анализа опубликованных описаний 576 отдельных экспериментов

Значения  $E$  чрезвычайно изменчивы (рис. 3). Они варьируют от отрицательных (уменьшение массы в 1,5–2 раза) до значительно положительных (2–3-кратный прирост массы). Но преобладают (48,3% случаев) «нулевые» эффекты. Заметное снижение массы микоризных растений наблюдалось в 7,1% случаев. В 44,6% экспериментов установлены заметные положительные эффекты. Среднее арифметическое ( $\pm SE$ ) значение  $E$  составило  $+44,9 \pm 3,8\%$ ; 95%-е доверительные интервалы:  $+37,5 \dots +52,3\%$ , что позволяет считать общий средний эффект от инокуляции значимо положительным. Сопоставление средних величин эффектов от инокуляции растений эктомикоризными грибами в сформированном и проанализированном нами массиве данных показало более чем приемлемое совпадение с аналогичными опубликованными результатами (Karst et al., 2008). В сформированном нами массиве более отзывчивыми на инокуляцию оказались голосеменные, по сравнению с покрытосеменными. В полевых экспериментах наблюдались в среднем более положительные эффекты, по сравнению с опытами в лабораторных условиях.

**Способ численной оценки значения микориз в нестерильных условиях** до начала наших исследований отсутствовал. Его разработка позволила приблизиться к решению задачи оценки значения микотрофии растений *in situ*. Основные моменты подхода, позволяющие разделить несимбиотические и симбиотические вклады в продуктивность растений: 1) двусторонняя

функциональная взаимосвязь между надземными и подземными органами редуцируется до анализа одностороннего влияния, при котором состояние надземной части особи рассматривается как функция состояния ее подземных органов; 2) признаки строения подземных органов дифференцируются на «несимбиотические» и «симбиотические» на основании того, участвуют или нет эктомикоризные грибы в их формировании; 3) направление и сила влияния параметров подземных органов на характеристики состояния надземных органов особи оценивается на основании значений частных коэффициентов множественной регрессии. Протестировано четыре способа конкретной реализации этого общего алгоритма (Веселкин, 2010). Оптимальным является использование в качестве предикторов при построении множественной регрессии оценок главных факторов (ГФ). Использована схема выделения трех ГФ, рассчитываемых на основании 10 переменных, описывающих морфологию и микоризацию корневых систем.

**Значение микориз для *Pinus sylvestris* в питомниках и естественных местообитаниях.** Уравнение зависимости массы надземных органов особи от развития ее подземных органов имеет вид (формула 2):

$$m' = \beta_1 \cdot x_1' + \beta_2 \cdot x_2' + \beta_3 \cdot x_3', \quad (2)$$

где  $m'$  – стандартизированное значение массы надземных органов;  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  – стандартизированные частные коэффициенты множественной регрессии;  $x_1'$ ,  $x_2'$ ,  $x_3'$  – стандартизированные оценки ГФ, описывающих развитие эктомикориз ( $x_1'$ ), проводящих ( $x_2'$ ) и немикоризных корней ( $x_3'$ ).

Обобщенное сравнение вкладов несимбиотических и симбиотических параметров в изменчивость надземной массы особи возможно путем сравнения компонент дисперсии, обусловленных несимбиотическими ( $SS_{ns}$ ) и симбиотическими ( $SS_s$ ) параметрами подземных органов (формула 3):

$$SS_u = SS_{ns} + SS_s, \quad (3)$$

где  $SS_u$  – компонента полной дисперсии массы надземных органов всходов, обусловленная особенностями строения подземных органов.

В среднем в 26 местообитаниях развитие всходов сосны сильнее всего связано с развитием проводящих корней ( $\beta_2=+0,54$ ), менее значим вклад эктомикориз ( $\beta_1=+0,36$ ), низкое значение установлено для немикоризных корней ( $\beta_3=+0,09$ ). С особенностями строения всех подземных органов в разных местообитаниях сопряжено 24–88% дисперсии массы побега. С несимбиотическими параметрами связано 5–73% изменчивости массы побега; с симбиотическими параметрами – 3–45%.

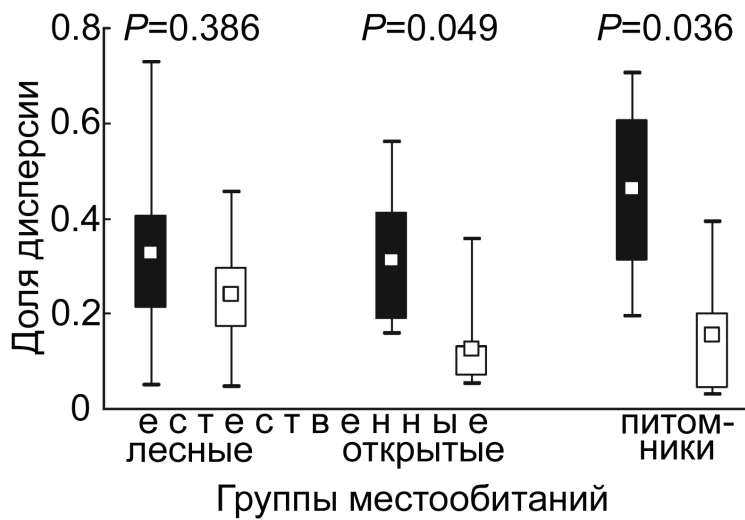


Рисунок 4 – Компоненты дисперсии массы побега, связанные с несимбиотическими ( $SS_{ns}$ ; залитые фигуры) и симбиотическими ( $SS_s$ ; незалитые фигуры) параметрами подземных органов всходов *Pinus sylvestris* в разных группах местообитаний. Указана значимость различий значений  $SS_{ns}$  и  $SS_s$  по парному критерию Уилкоксона. Квадраты – среднее значение, прямоугольники – интерквартильный размах, линии – минимум и максимум

В разных условиях оптимальные стратегии формирования подземных органов различаются. В лесных и естественных безлесных участках выгодным является наращивание количества эктомикориз. В питомниках средние эффекты от возрастания оснащённости корневых систем симбиотическими и несимбиотическими поглощающими органами сопоставимы. В результате общее значение симбиотических и несимбиотических параметров в лесных местообитаниях примерно одинаково (рис. 4). А на безлесных участках и в питомниках отчетливо просматривается доминирующий вклад в общую изменчивость успешности роста побега несимбиотических параметров подземных органов.

**Значение микориз для *Pinus sylvestris* в нестерильных экспериментах.** В вариантах вегетационного опыта развитие надземной части сеянцев преимущественно определяется состоянием недетерминированных корней. Лишь в одном случае из 22 зарегистрировано положительное значение микоризообразования. В двух вариантах при избыточном снабжении азотом связь между развитием сеянцев и формированием микориз была значимо отрицательной. Таким образом, в искусственных и относительно оптимальных для растений условиях функциональное значение микориз может не проявляться или быть отрицательным.

**Значение микориз для *Abies sibirica* и *Picea obovata*** проанализировано в 25 местообитаниях в разных условиях – в питомниках, на поверхности лесных почв, на валеже. Состояние эктомикориз оказывало значимое влияние на развитие ели и пихты в 16 местообитаниях. В 14 случаях развитие всходов

сильнее детерминировалось симбиотическими признаками, по сравнению с несимбиотическими. Наибольшее значение микоризообразования для развития ювенильных ели и пихты наблюдалось при укоренении на валеже.

**Закономерности изменчивости оценок значения микоризообразования.** Мнение о взаимодействии партнеров в эктомикоризном симбиозе как о взаимодействии однозначно мутуалистическом (или выгодном для растительного партнера) очевидно противоречит эмпирическим фактам. Существуют сочетания условий, в которых результативная характеристика симбиоза быть мутуалистическим (выгодным) проявляется или не проявляется. Такая изменчивость может быть обусловлена различиями условий между широко понимаемыми группами местообитаний, т.е. быть экологической по своей природе или проявлению.

Анализ, объединяющий результаты рассмотрения литературных и оригинальных оценок значения микоризообразования, выполнен для материалов по видам рр. *Pinus* и *Picea*. На предварительном этапе было установлено, что представители двух родов деревьев в целом не различаются диапазонами связей между развитием эктомикориз и продуктивностью растений. Поскольку значение эктомикориз в опытах с искусственной микоризацией и в наших исследованиях охарактеризовано с использованием разных методических подходов, сопоставить их результаты можно, анализируя частоты случаев отрицательного, нейтрального или положительного значения микоризообразования (рис. 5).

В целом с ростом «естественности» условий среды увеличивается доля оценок положительного значения микориз для развития хвойных. Отрицательные эффекты установлены только в искусственных условиях. Частоты положительных оценок направлено возрастают при переходе от лабораторных и вегетационных экспериментов к естественным местообитаниям. Таким образом, значение эктомикориз для развития хвойных не является константным и сильно зависит от условий наблюдений. Микоризообразование является относительно маловажным процессом в оптимальных для растений условиях. Его большее значение регистрируется в естественных местообитаниях. Эти результаты свидетельствуют о возможности расширения представления о «паразитарно-мутуалистическом континууме» на экологический уровень анализа взаимодействия симбионтов в эктомикоризах.

Важным индикатором функционального значения микориз в конкретном местообитании является успешность их формирования. С ростом активности микоризообразования симбиотический вклад в формирование биомас-

сы растений обычно увеличивается. Критическим уровнем, при котором достигается устойчиво положительное значение микоризообразования, является уровень в 25–30% заселенных грибами детерминированных корней.



Классы направления и силы влияния микоризообразования: «-» – отрицательное (снижение продуктивности растений); «0» – нейтральное; «+» – положительное; n – число независимых наблюдений

Рисунок 5 – Объединенные для рр. *Pinus* и *Picea* частоты разных по знаку случаев влияния микоризообразования на продуктивность ювенильных особей в разных условиях

## Глава 6. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ

Экологическая изменчивость – изменчивость в зависимости от условий среды. Рассмотрена изменчивость следующих характеристик и их групп: (1) распределение корней в почвенном профиле; (2) строение асимбиотических корней; (3) активность микоризообразования; (4) разнообразие наборов грибных чехлов; (5) внутреннее строение эктомикориз.

**Распределение корней в почвенном профиле.** Впечатляющие примеры экологической детерминации распределения корней в почвенном профиле установлены в условиях загрязнения лесов выбросами металлургических предприятий, содержащими тяжелые металлы и SO<sub>2</sub>. В техногенном градиенте возле СУМЗа с ростом уровня загрязнения почв Cd, Pb, и Cu заметно снижается встречаемость тонких корней в органогенных горизонтах как темно-

хвойных, так и сосновых лесов, и при высоких нагрузках лесная подстилка не заселяется тонкими корнями (рис. 6). Исчезновение тонких корней из подстилки с частот встречаемости порядка 50–80% в фоновых лесах до 0–25% установлено также в сосняках импактного региона КМЗ. Отсутствие тонких корней хвойных в подстилке – нетипичная для таежных лесов ситуация, связанная, несомненно, с повышением токсичности вследствие накопления высоких концентраций поллютантов.

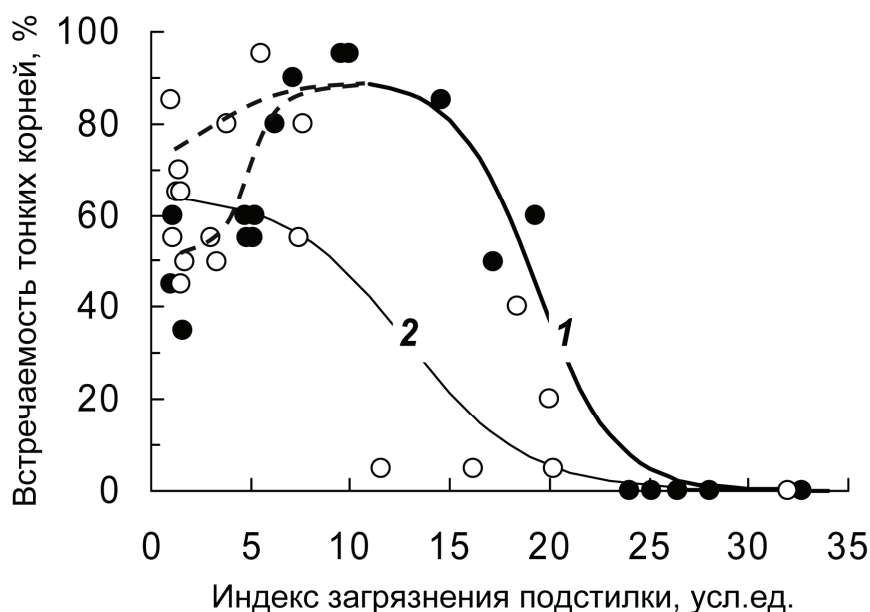


Рисунок 6 – Зависимость встречаемости тонких корней хвойных в подстилках елово-пихтовых (1, ●) и сосновых (2, ○) лесов от содержания в них тяжелых металлов в импактном регионе СУМ-За (аппроксимация линией логистической функции)

**Особенности строения асимбиотических подземных органов.** Случаи значительной экологической изменчивости признаков строения асимбиотических корней (корневых систем) наблюдали при анализе ювенильных: (а) *P. sylvestris* в нарушенных пожаром местообитаниях; (б) *P. sylvestris* при разных уровнях обеспеченности азотом и фосфором; (в) *A. sibirica* и *P. obovata*, укореняющихся на разных субстратах; (г) *A. sibirica* и *P. obovata* при разных уровнях загрязнения в техногенном градиенте СУМЗа. В последнем случае с увеличением загрязнения почвы тяжелыми металлами установлен комплекс реакций, свидетельствующих о повышении степени разветвленности подземных органов на нескольких иерархических уровнях: на уровне заложения боковых недетерминированных и детерминированных корней и на уровне ветвления эктомикориз. Такое возрастание разветвленности является адаптивной компенсаторной реакцией в ответ на токсическое повреждение корней, однозначно диагностируемое по снижению средней длины детерминированных корней (рис. 7).

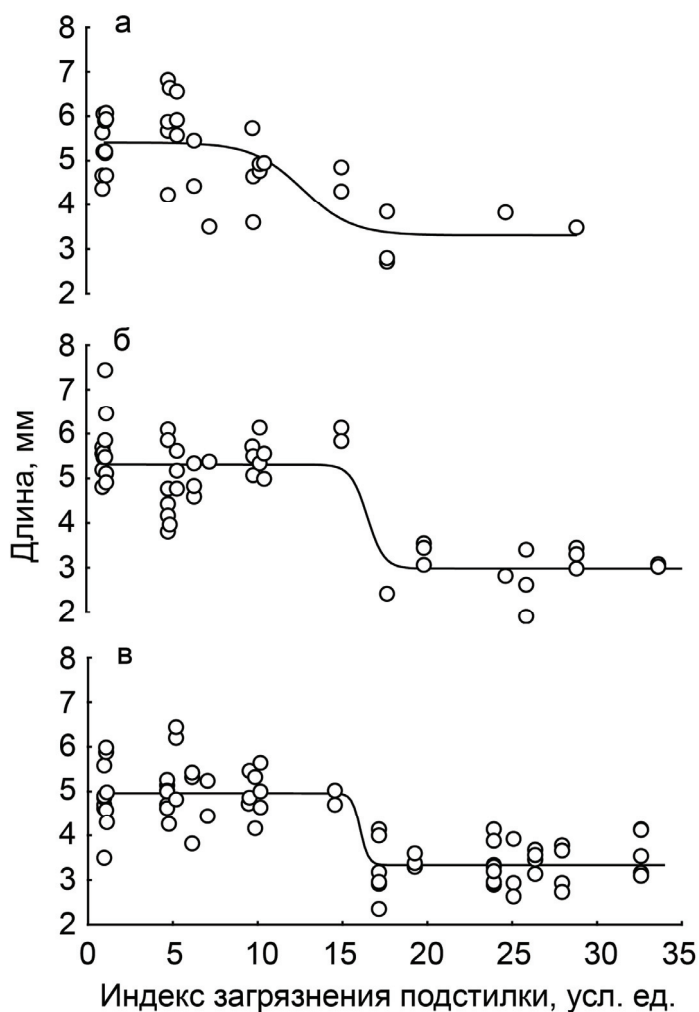


Рисунок 7 – Зависимость длины поглощающих корней пихты сибирской от уровня содержания тяжелых металлов в подстилке в импактном регионе СУМЗа в подстилке (а), гумусовом (б) и элювиальном (в) горизонтах. Точки – среднее значение длины в пробе. Аппроксимация линией логистической функции

**Активность микоризообразования.** В условиях антропогенных воздействий активность микоризообразования не изменяется ни у ювенильных, ни у имматурных, ни у взрослых деревьев. Изменения активности микоризообразования не наблюдали ни в одном из четырех отдельно рассматриваемых градиентов возле точечных источников загрязнения, а также при сравнении урбанизированных и загородных местообитаний. Стабильно высокой активностью микоризообразования была также у взрослых деревьев в естественных экологических градиентах, организованных изменением высоты местности над уровнем моря. В целом у взрослых хвойных в лесных условиях активность микоризообразования является низко варьирующим показателем, не изменяющимся в широком диапазоне условий; в частности – не изменяющимся при значительных техногенных нагрузках.

Значительную экологическую изменчивость успешности формирования эктомикориз наблюдали при анализе ювенильных: (а) *P. sylvestris* в нарушенных пожаром местообитаниях; (б) *P. sylvestris* при разных уровнях обеспеченности азотом и фосфором; (в) *A. sibirica* и *P. obovata*, укореняющихся на разных субстратах. В целом в ювенильном состоянии у хвойных

может реализовываться широкий спектр сочетаний между проявлением автономного и симбиотического способов адаптации в подземной сфере.

**Разнообразие грибных чехлов.** Характеристики разнообразия микроморфологических вариантов строения грибных чехлов в эктомикоризах представлены двумя группами: характеристики «состава» – индексы богатства или разнообразия; характеристики «структуры» – доли чехлов разного сложения.

Признаки разнообразия чехлов различаются, но, как правило, не очень сильно, между микроместообитаниями в биогеоценозах, например, между разными субстратами (почва – валеж: *A. sibirica*, *P. obovata*) или элементами горизонтальной биоценотической мозаики (приствольные участки – просветы в пологе древостоя: *P. obovata*, *P. sylvestris*). Но в четырех специальных исследованиях (*A. sibirica*, *P. obovata*, *P. sylvestris*) не было получено убедительных свидетельств специфики разнообразия чехлов в разных почвенных горизонтах.

Установлено изменение разнообразия чехлов в большинстве проанализированных экологических градиентов, как естественных, так и техногенных. В частности, близкая динамика признаков разнообразия эктомикориз *P. obovata* наблюдалась в двух естественных градиентах, обусловленных изменением высоты расположения местообитаний над уровнем моря. Характеристики состава наборов чехлов были константными на разных высотных уровнях (рис. 8), но на верхних отметках градиентов увеличивалось относительное обилие псевдопаренхиматических чехлов ( $F_{(1;8)}=22,58$ ;  $P=0,001$ ).

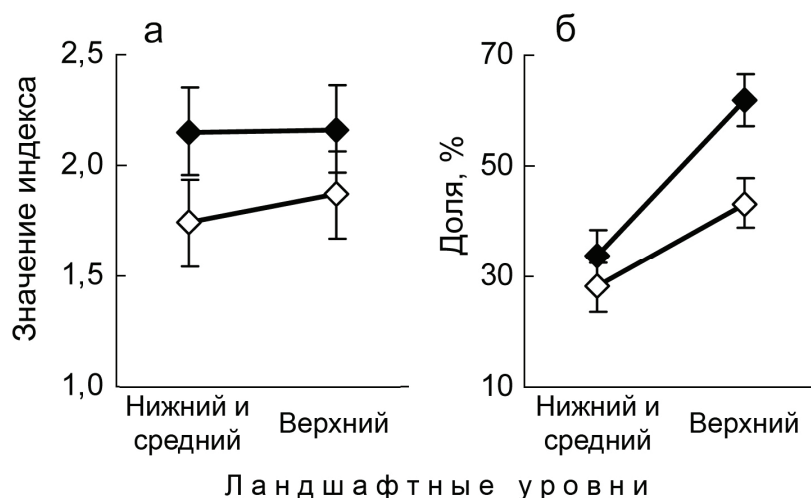
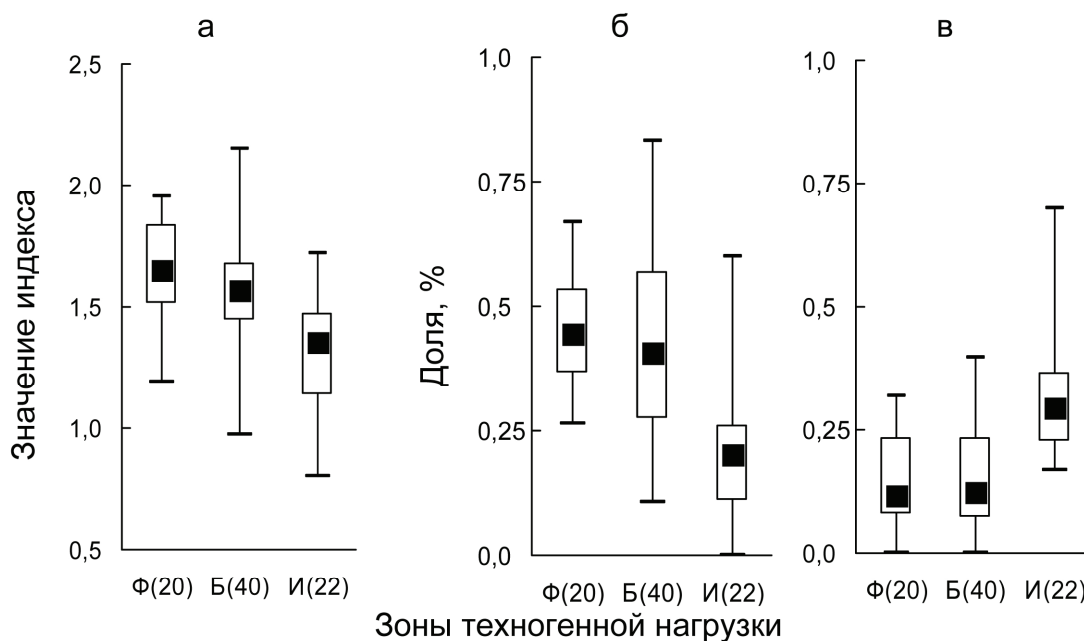


Рисунок 8 – Изменение значения индекса Маргалефа (а) и доли псевдопаренхиматических чехлов (б) в наборах чехлов *Picea obovata* на разных ландшафтных уровнях в Висимском заповеднике (◆) и в заповеднике «Денежкин Камень» (◇). Вертикальные линии – SE

Из четырех техногенных градиентов наиболее полно исследован полигон возле СУМЗа. Здесь проанализированы эктомикоризы трех видов хвой-

ных в разных возрастных состояниях. Свидетельства снижения богатства и разнообразия наборов чехлов с ростом уровня загрязнения оказались значимыми при отдельном рассмотрении некоторых групп растений, например, деревьев *A. sibirica* 1-го яруса. Важным феноменом, сопровождающим техногенную перестройку наборов чехлов, является снижение относительного обилия псевдопаренхиматических и повышение обилия бесструктурных чехлов с ростом уровня техногенной нагрузки, что статистически надежно установлено в отношении всходов и взрослых деревьев *A. sibirica*, а также у взрослых деревьев *P. sylvestris*.

Несмотря на то, что средние значения признаков у трех видов деревьев в разных возрастных состояниях могут различаться, их техногенная динамика одинакова. Основными общими направлениями техногенного изменения характеристик разнообразия чехлов в импактном регионе СУМЗа, установленными в результате объединенного анализа всего комплекса материалов, являются (рис. 9): снижение разнообразия наборов чехлов, оцениваемого индексом Шеннона (в среднем на 20%;  $H=17,21$ ;  $P<0,001$ ); уменьшение обилия псевдопаренхиматических и компенсаторное увеличение обилия бесструктурных чехлов (в среднем в 2 раза;  $H=23,19-25,27$ ;  $P<0,001$ ).



Ф – фоновая, Б – буферная, И – импактная зоны нагрузки; цифры в скобках – количество независимых оценок; квадрат – медиана, прямоугольник – межквартильный размах, вертикальные линии – абсолютный размах

Рисунок 9 – Варьирование значений индекса Шеннона (а), доли псевдопаренхиматических (б) и бесструктурных (в) чехлов в наборах чехлов трех видов хвойных в импактном регионе СУМЗа

Бликие варианты техногенной трансформации разнообразия чехлов установлены в двух других техногенных градиентах. В импактном регионе ПКЗ (*P. sylvestris*) при приближении к источнику выбросов возрастает доминирование некоторых разновидностей чехлов и снижается обилие псевдопаренхиматических подтипов. В импактном регионе возле комбината «Североникель» (*P. obovata*) с ростом уровня техногенной нагрузки богатство и разнообразие наборов чехлов и обилие псевдопаренхиматических чехлов снижаются, а уровень доминирования и обилие бесструктурных чехлов – возрастают. Не установлено существенного изменения характеристик разнообразия чехлов в импактном регионе КМЗ (*P. sylvestris*), а также при сравнении эктомикориз *P. sylvestris* из лесов на территориях двух крупных городов и их окрестностей.

Регуляция признаков **внутреннего строения эктомикориз в экологическом масштабе** может достигаться двумя принципиально разными способами: (1) вследствие модификационной изменчивости симбиоорганов, состоящих из двух идентичных, хотя бы на уровне вида, генотипов (дерево + гриб); (2) вследствие смены микобионтов, т.е. изменения их видовых комбинаций. Такая множественность путей морфогенеза – одно из фундаментальных отличий симбиотического пути адаптации эктомикоризных деревьев от автономного. В прагматическом отношении разделение двух этих способов регуляции приводит к необходимости одновременной регистрации и анализа информации (1) о средних размерах эктомикориз и (2) о соотношении обилия чехлов разного сложения.

Внутреннее строение эктомикориз существенно варьирует как между разными биогеоценозами, так и внутри них. Это заключение строго обосновано на материалах из топографического градиента в Висимском заповеднике (*P. obovata*). В частности, парциальный объем чехла увеличивается: (1) в высоко расположенных местообитаниях, по сравнению с низко расположенными; (2) на площадях с выраженным ветровальным нарушением древостоев, по сравнению с не нарушенными; (3) в подкроновых участках по сравнению с окнами древостоя. При этом основным механизмом, обеспечивающим изменение средних размеров эктомикориз на разных площадях, является регуляция соотношения чехлов разного сложения.

Реакции изменения средних размеров эктомикориз и их частей, установленные при повышении высоты местообитаний *P. obovata* на склонах г. Денежкин Камень, незначительны и свидетельствуют об отсутствии заметного изменения состояния симбионтов, несмотря на контрастность экологи-

ческих условий на противоположных концах градиента. При этом толщина чехлов изменяется по-разному в зависимости от их сложения: с подъемом в горы улучшается развитие плектенхиматических и бесструктурных чехлов, но снижается толщина псевдопаренхиматических. Таким образом, наблюдаемая в высотном градиенте константность средних размеров эктомикориз является следствием взаимной компенсации противоположно направленных эффектов нескольких частных реакций.

У трех видов хвойных, изученных в импактном регионе СУМЗа, не удалось установить общих направлений реакций изменения размеров эктомикориз в ответ на техногенную трансформацию почвенных условий. При этом в частных случаях, т.е. у разных видов деревьев в разных возрастных состояниях, обычно выражены какие-либо ответные реакции на повышение уровня загрязнения (табл. 4). Но у разных объектов и размеры корней, и размеры чехлов (как абсолютные, так и относительные) с ростом уровня нагрузки могут как увеличиваться, так и снижаться. В силу такой разнонаправленности частных эффектов не удается установить общих трендов.

Таблица 4 – Направления изменения признаков внутреннего строения эктомикориз трех видов хвойных в импактном регионе СУМЗа при переходе от фоновых сообществ к импактным

Вид, возрастное состояние	Радиус корня	Толщина чехла	Парциальный объем чехла
<i>Picea obovata</i> , подрост	не изменяется	повышается	не изменяется
<i>Picea obovata</i> , деревья I-го яруса	не изменяется	снижается	снижается
<i>Abies sibirica</i> , всходы	повышается	повышается	повышается
<i>Abies sibirica</i> , подрост	повышается	не изменяется	снижается
<i>Abies sibirica</i> , деревья I-го яруса	снижается	не изменяется	повышается
<i>Pinus sylvestris</i> , деревья I-го яруса	повышается	не изменяется	не изменяется

Единственной реакцией, общей для всех видов деревьев во всех возрастных состояниях в техногенном градиенте СУМЗа, является снижение жизнеспособности корней в условиях загрязнения, диагностированное по возрастанию числа слоев таниновых клеток во всех случаях, когда этот признак регистри-

ровался. Эта реакция хорошо согласуется с пулом литературных сведений и нашими результатами относительно токсического повреждения корней и корневых систем в регионе СУМЗа.

Результаты, полученные в трех других техногенных градиентах (ПКЗ, КМЗ, «Североникель») и на урбанизированных территориях (Екатеринбург, Уфа), подтверждают, что интегральные особенности внутреннего строения эктомикориз слабо изменяются под влиянием антропогенных экологических факторов. Как правило, регистрируемые изменения размерных характеристик эктомикориз на антропогенно (техногенно) трансформированных территориях незначительны по амплитуде, статистически ненадежны и потому не могут быть охарактеризованы как качественные. При этом в трех случаях (ПКЗ, «Североникель», Уфа) наблюдаемые в условиях антропогенного пресса реакции эктомикориз можно описать как слабые негативные изменения, устанавливаемые на основании динамики одного–двух признаков. В двух случаях (КМЗ, Екатеринбург) не установлено никаких изменений интегральных параметров внутреннего строения эктомикориз.

*Обобщенный анализ материалов об экологической изменчивости* внутреннего строения эктомикориз, предпринятый с целью сравнения уровней морфологической изменчивости структур эктомикориз, формируемых растительным и грибным симбионтами, показал следующее. Характерные различия между минимальными и максимальными средними оценками толщины чехла в разных местообитаниях одного средового градиента варьируют обычно в диапазоне 30–50% (до 100%) от минимального наблюдаемого значения. Характерные диапазоны варьирования между местообитаниями парциального объема чехла – 20–40%; радиуса корня в эктомикоризах – 10–20%. Между микростообитаниями в пределах пробных площадей соответствующие различия обычно составляют 10–40% для толщины и парциального объема чехлов, но не более 10% для размеров корней.

Таким образом, общая экологическая изменчивость размеров чехлов в эктомикоризах является заметно более высокой, чем изменчивость корней (рис. 10). Этот вывод соответствует общему правилу бóльшей экологической пластичности периферических органов и тканей, по сравнению с центральными (осевыми). Таким образом, заключение, сформулированное в экологической и эволюционной морфологии растений (Гамалей, 2002), оказывается справедливым и для симбиосистемы, состоящей из генетически и экологически далеких организмов.

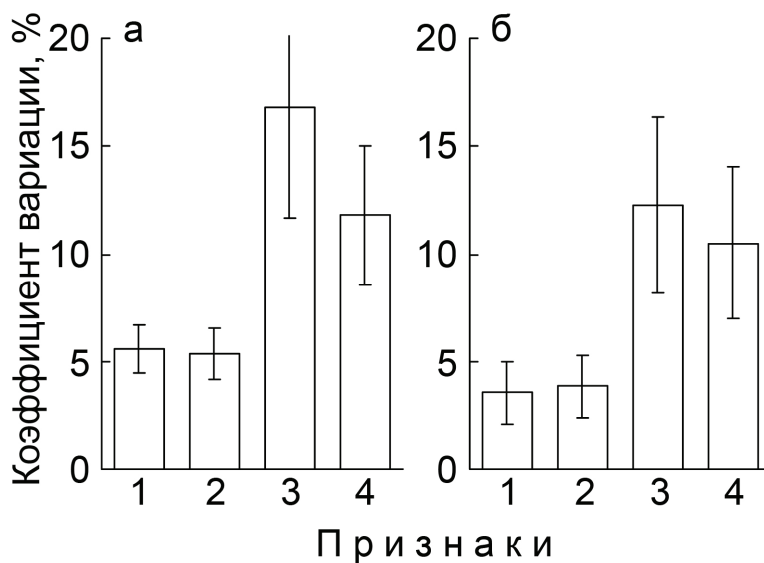


Рисунок 10 – Экологическая изменчивость размерных признаков эктомикориз между местообитаниями в экологических градиентах (а) и между микроместообитаниями на пробных площадях (б). Признаки: радиус эктомикоризы (1) и корня в ее составе (2); толщина (3) и парциальный объем (4) чехла. Вертикальные линии – 95 %-й доверительный интервал

## Глава 7. ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ

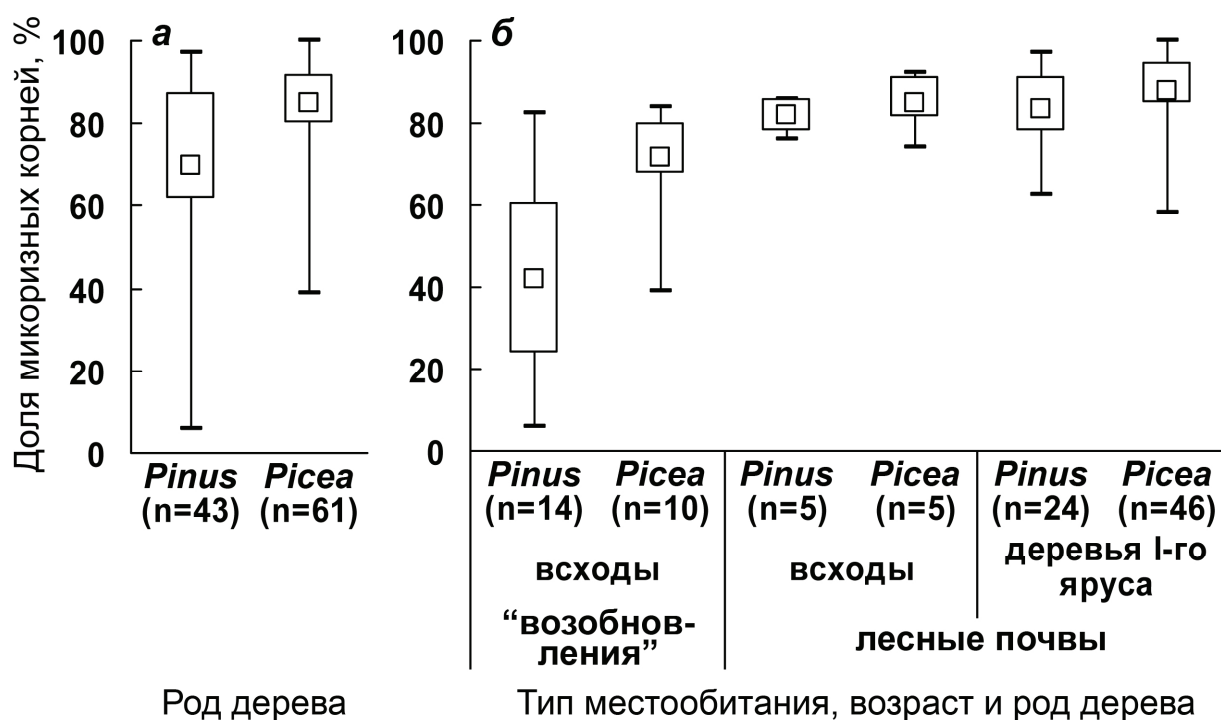
**Активность микоризообразования.** Исследуемые хвойные облигатно и обычно высоко микотрофны. Ни в каких условиях не наблюдалось особей *A. sibirica*, *P. obovata* и *P. sylvestris* старше двух лет, которые бы не формировали эктомикориз.

Не установлено различий активности микоризообразования между видами *Picea* и *Pinus* в опытах с искусственной микоризацией (литературные данные; 12 источников; 187 опытов; 4 вида *Picea*, 10 видов *Pinus*). Также не наблюдается различий в активности микоризообразования между видами *Picea* и *P. sylvestris* в промышленных питомниках (17 оригинальных и 43 литературные оценки).

В естественных местообитаниях (102 оригинальные оценки для *P. sylvestris* и *P. obovata*, 2 оценки для *P. abies*) активность микоризообразования анализировали в «местообитания возобновления», где протекают первые этапы развития деревьев, и в почве ненарушенных лесов. В среднем для ели характерна более высокая активность микоризообразования по сравнению с сосной (рис. 11 а;  $F_{(1; 102)}=11,96$ ;  $P=0,001$ ). Однако эти различия проявляются только в «местообитаниях возобновления»: у всходов сосны на открытых безлесных участках и в горелых лесах в микоризы трансформируется 25–60% детерминированных корней, а у ели при укоренении на валеже – 70–80% (рис. 11 б). У всходов с поверхности лесных почв и у взрослых деревьев в микоризы трансформировано около 80–90% корней и видовые особенности не устанавливаются.

В массиве оценок активностей микоризообразования, относящихся к деревьям первого яруса трех видов ( $n=111$ ), медианы и размахи варьирования

близки (медианы – 90, 88 и 88% у пихты, ели и сосны; размахи – 81–100, 58–100 и 62–97% и различия между видами не обнаруживаются ( $H_{(2)}=5,17$ ;  $P=0,754$ )).



Квадрат – средняя арифметическая; прямоугольник – интерквартильный размах; вертикальные линии – размах; в скобках – количество наблюдений

Рисунок 11 – Активность микоризообразования у *Pinus* и *Picea* в естественных местообитаниях в целом (а) и в местообитаниях разных типов (б)

Таким образом, успешность микоризообразования у *Pinus* и *Picea* связана со средовыми условиями, но не с таксономическим положением фитобионта. Уровень заселенности корней эктомикоризными грибами предложено рассматривать как индикатор напряженности конкурентных взаимодействий между деревьями.

**Разнообразие грибных чехлов.** Анализ без учета различий между географическими районами и условиями сбора материалов ( $n=122$ ) показал отсутствие особенностей параметров разнообразия чехлов у трех видов (ANOVA: для разных признаков  $P=0,055-0,757$ ). Причина этого заключается в том, что диапазоны варьирования характеристик не только близки у разных видов, но и очень широки у каждого из них. Каждый вид демонстрирует почти весь возможный диапазон варьирования характеристик разнообразия чехлов – от минимально возможных до максимальных.

**Размеры эктомикориз.** Из трех видов деревьев наибольшими размерами эктомикоризных корней характеризуется пихта (рис. 12 а). Радиус кор-

ней 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* (134–171 мкм).

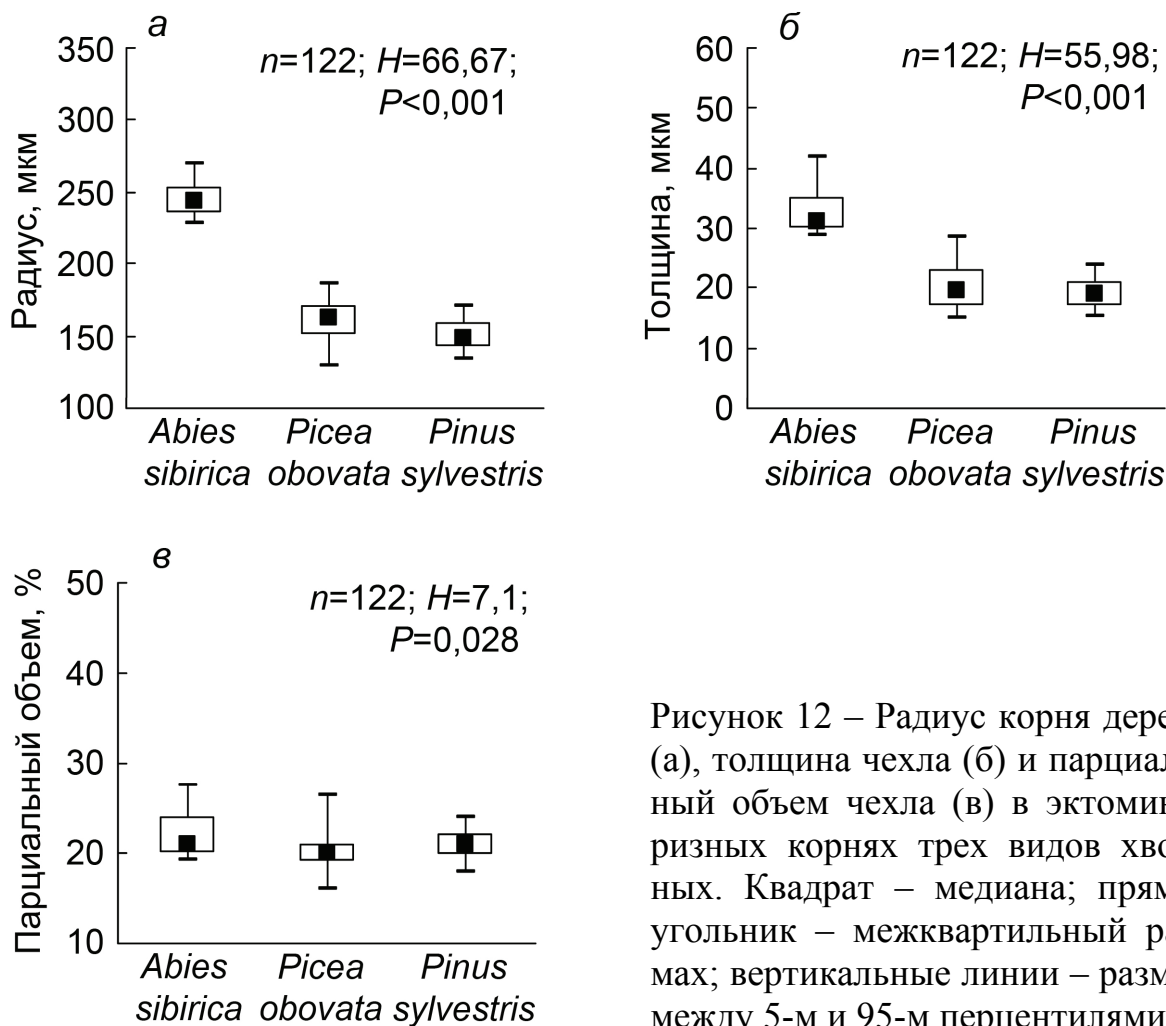


Рисунок 12 – Радиус корня дерева (а), толщина чехла (б) и парциальный объем чехла (в) в эктомикоризных корнях трех видов хвойных. Квадрат – медиана; прямоугольник – межквартильный размах; вертикальные линии – размах между 5-м и 95-м перцентилями

Наиболее развитые чехлы также характерны для пихты (рис. 12 б), у которой 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). Общий для пихты, сосны и ели диапазон варьирования средних величин парциального объема чехла составляет 15–31%, размах между 5-й и 95-й перцентилями – 17–26%, межквартильный размах – 19–22% (рис. 12 в). Чехол занимает несколько бóльшую 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. На основании независимых данных (оценки с сайта DEEMY), установленные нами диапазоны варьирования абсолютных размеров корней и чехлов в эктомико-

ризах *Abies*, *Picea* и *Pinus* полностью подтверждаются, а таксономическая специфика парциального объема чехлов в эктомикоризах не устанавливается.

Таким образом, успешность формирования эктомикориз и особенности их строения как симбиотических органов не различаются у представителей трех родов бореальных хвойных – *Abies*, *Picea* и *Pinus*. При этом как растительные объекты эктомикоризы разных видов вполне проявляют специфику строения (тип ветвления, размеры). Невозможность установить таксономические особенности относится к характеристикам эктомикориз как симбиотических образований. Рассмотренные параметры приблизительно равным образом варьируют в зависимости от внешних условий у деревьев разных видов. Это свидетельствует, что особенности микоризообразования у Pinaceae заметно сильнее детерминируются средовыми условиями, по сравнению с таксономической спецификой деревьев.

Полученные материалы позволили дать грубую, учитывая широкую изменчивость, но необходимую, на наш взгляд, придержку для оценки соотношения симбионтов в поглощающих органах хвойных деревьев для ситуаций, когда существует необходимость отдельного учета объемов или масс симбионтов, но прямые исследования невозможны. В качестве ориентировочной величины для лесных местообитаний можно использовать оценку объема гриба в чехле у *A. sibirica*, *P. obovata* и *P. sylvestris* в 19–21% от объема эктомикориз. Долю объема эктомикоризных грибов в целом в корнях, относимых к «поглощающим», можно принимать равной 20%.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным итогом работы является заключение о необходимости дополнения имеющихся представлений об эктомикоризах и эктомикоризных взаимодействиях тезисом о высокой базовой изменчивости большинства характеристик этого явления. Установленный значительный уровень вариабельности всех количественных, морфологических и функциональных параметров эктомикориз отражает их промежуточное положение в иерархии организации живого (между организменным и ценотическим уровнями). В результате какие-либо средние, т.е. общие для всех вообразимых ситуаций уровни проявления морфологических характеристик и физиологических функций эктомикориз обычно могут быть установлены с невысокой надежностью или, вероятно, даже не могут быть установлены в принципе.

В фундаментальном отношении наши результаты свидетельствуют, что у хвойных микоризообразование является гибким, разнообразно, потенци-

ально значительно и, вероятно, быстро регулируемым адаптивным механизмом, эффективно расширяющим спектр возможных структурных и функциональных состояний подземных органов. Другими словами, одним из наиболее общих эффектов формирования эктомикориз является возрастание разнообразия состояний подземных органов. При этом высокая структурная изменчивость, обеспечиваемая, в основном, грибным компонентом, может служить объяснением широкого распространения и большой экологической значимости этого типа симбиоза.

Признание принципиальной высокой изменчивости морфологических и функциональных характеристик эктомикориз является важным в методическом отношении. Вследствие этого для получения точных характеристик состояния симбиотических признаков обычно необходимы большие исследовательские усилия (объемы наблюдений, размеры выборок и т.п.), чем для оценки асимбиотических признаков. Во многих случаях, по-видимому, более продуктивной является ориентация на поиск источников гетерогенности, обуславливающих варьирование признаков внутри сравниваемых совокупностей, а не стремление к единственным точным оценкам в каждой совокупности.

## ВЫВОДЫ

1. У представителей трех родов бореальных хвойных (*Abies sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*) корни последних порядков морфологически более изменчивы, чем функционально сопоставимые надземные органы. Это справедливо для разных масштабов изменчивости – эндогенной, индивидуальной и экологической.
2. Специфичным для корней фактором возникновения изменчивости является их трансформация вследствие заселения эктомикоризными грибами. Формирование эктомикориз приводит к увеличению разнообразия состояний подземных органов. Основное направление возрастного развития детерминированных корней хвойных состоит в минимизации и замещении их функций автономных абсорбирующих органов функциями поддержания жизнедеятельности грибных симбионтов.
3. Морфологическая изменчивость симбиотических признаков строения подземных органов выше, чем асимбиотических. В эндогенном, индивидуальном и экологическом масштабах это выражается в большей изменчивости размеров чехлов по сравнению с размерами корней в эктомикоризах. Между разными особями растений значительно изменчивы признаки

разнообразия чехлов и активность микоризообразования, а консервативны макроморфологические параметры корневых систем. В экологическом масштабе устойчиво высоко изменчивы параметры разнообразия чехлов и иногда – активность микоризообразования.

4. Ключевыми признаками подземных органов хвойных, фиксация которых минимально необходима в экологически ориентированных исследованиях, являются:

(а) на макроморфологическом уровне (при исследовании ювенильных особей):

- общая длина недетерминированных корней и доля боковых недетерминированных корней в ней;
- активность микоризообразования;

(б) на микроморфологическом уровне:

- поперечный размер (диаметр, радиус) корня;
- толщина чехла;
- частоты встречаемости чехлов плектенхиматического, псевдопаренхиматического, комбинированного и бесструктурного сложения.

Рекомендуемые объемы измерений для получения средних значений признаков приемлемой точности в относительно однородных экологических условиях:

(а) макроморфологические признаки: не менее 500 мм недетерминированных корней у одной особи (в пробе) и не менее 25–30 особей (проб);

(б) микроморфологические признаки: не менее 10 (лучше 20–30) отдельных эктомикориз в пробе и не менее 10 независимых проб.

5. Процесс микоризообразования в целом и строение эктомикориз в частности устойчивы при изменении внешних условий под влиянием естественных и техногенных факторов. В градиентах факторов среды наиболее часто изменчивыми являются характеристики разнообразия грибных чехлов. Разнообразие чехлов снижается с ростом нарушенности экосистем в окрестностях четырех промышленных предприятий, но менее закономерно связано с изменением условий в естественных градиентах. Установленная низкая изменчивость средних размеров эктомикориз под влиянием техногенных факторов часто является следствием их эффективной регуляции, когда эффекты изменения признаков одной группы компенсируются противоположенными эффектами изменения признаков другой группы.

6. Адаптивное значение эктомикориз для развития растений может быть измерено с использованием процедуры множественного регрессионного

анализа. В таком случае значение эктомикориз сопоставляется с вкладом в развитие растений асимбиотических параметров подземных органов.

7. Адаптивное значение микориз для развития растений не является константным и решающим образом зависит от условий проведения экспериментов или выполнения наблюдений. Значение микориз для ювенильных хвойных возрастает по мере роста естественности среды – при переходе от искусственных экспериментальных условий к естественным лесам. С ростом активности микоризообразования симбиотический вклад в формирование биомассы растений увеличивается. В некоторых сочетаниях условий среды вклад эктомикориз в изменчивость развития растений более значителен, чем вклад асимбиотических корней.
8. Средние характеристики успешности формирования эктомикориз, особенности их строения как симбиотических органов и оценки значения для развития растений не различаются у представителей трех родов бореальных хвойных – *Abies*, *Picea* и *Pinus*. Характеристики микоризообразования равно широко варьируют в зависимости от внешних условий у деревьев разных видов. Вследствие этого особенности микоризообразования заметно сильнее детерминируются средовыми условиями, по сравнению с таксономической спецификой деревьев.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. **Веселкин Д.В.** Распределение тонких корней хвойных деревьев по почвенному профилю в условиях загрязнения выбросами медеплавильного производства // Экология. 2002. № 4. С. 250–253.
2. **Веселкин Д.В.** Строение и микоризация корней сеянцев ели и пихты при изменении почвенного субстрата // Лесоведение. 2002. № 3. С. 12–17.
3. **Веселкин Д.В.** Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. N 1. С. 22–29.
4. **Веселкин Д.В.** Снижение длины поглощающих корней ели сибирской и пихты сибирской в условиях загрязнения тяжелыми металлами и SO<sub>2</sub> // Лесоведение. 2003. № 3. С. 65–68.
5. **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.
6. **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.
  7. **Веселкин Д.В.** Изменение численности всходов и подроста *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. в темнохвойных южно-таежных лесах в условиях загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская область) // Растительные ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 1. С. 28–39.
  8. **Веселкин Д.В.** Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.
  9. **Веселкин Д.В.** Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. Вып. 2. С. 122–132.
  10. **Веселкин Д.В.** Морфология корневых систем и микоризообразование у ювенильных пихты сибирской и ели сибирской в условиях воздействия выбросов медеплавильного комбината // Лесоведение. 2006. № 4. С. 52–60.
  11. **Веселкин Д.В.** Функциональное значение микоризообразования у од-нолетних сеянцев сосны и ели в лесных питомниках // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. № 4 (54). С. 12–18.
  12. **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.
  13. Зайцев Г.А., Мухаметова Г.М., **Веселкин Д.В.** Особенности формирования микоризы сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 6 (100). 137–139.
  14. **Веселкин Д.В.** Оценка влияния несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов на развитие надземных органов всходов *Pinus sylvestris* // Экология. 2010. № 6. С. 414–419.
  15. **Веселкин Д.В.** Разнообразие эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в двух естественных средовых градиентах // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. Вып. 4. С. 299–309.

16. **Веселкин Д.В.** Строение эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от характеристик местообитаний // Лесоведение. 2010. №1. С. 53–60.
  17. **Veselkin D.V., Sannikov S.N., Sannikova N.S.** Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas // Russian Journal of Ecology. 2010. Vol. 41. N 2. P. 139–146.
  18. Бетехтина А.А., **Веселкин Д.В.** Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–183.
  19. **Веселкин Д.В., Бетехтина А.А.** Участие растений разного микотрофного статуса в техногенно обусловленных сукцессиях в степной зоне Урала // Вестник Оренбургского государственного университета. 2011. № 12. (131). С. 44–47.
  20. **Веселкин Д.В.** Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании «агростепи» // Экология. 2012. № 4. С. 270–275.
  21. **Веселкин Д.В.** Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса – один из аттракторов прогрессивных сукцессий? // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. №1 (5). С. 1206–1209.
- В других изданиях:**
22. **Веселкин Д.В.** Исследование микоризных ассоциаций в зоне стационара (на примере эктомикориз) // Экологическая токсикология: Учеб. пособие / Под общ. ред. проф. В.С.Безеля. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. С. 38–46.
  23. **Веселкин Д.В.** Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 113–126.
  24. **Веселкин Д.В., Мухин В.А., Шавнин С.А., Фомин В.В., Попов А.С.** Строение эктомикориз и состояние древостоев сосны обыкновенной в условиях загрязнения СУМЗа // Леса Урала и хозяйство в них. 2003. Вып. 23. С. 172–183.
  25. **Веселкин Д.В.** Возможность использования эктомикоризного симбиоза в биологической рекультивации // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Мат-лы Междунар. совещ. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 31–38.

26. Мухин В.А., **Веселкин Д.В.** Эволюционное и экологическое значение микоризных ассоциаций // Уч. зап. НТГСПА. Мат-лы VI Всерос. популярц. семинара "Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии". Нижний Тагил, 2004. С. 86–94.
27. **Веселкин Д.В.** Связь развития побега сеянцев с развитием микориз в разных экологических условиях // Уч. зап. НТГСПА. Мат-лы VI Всерос. популярц. семинара "Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии". Нижний Тагил, 2004. С. 131–133.
28. **Веселкин Д.В.** Оценка объемной доли грибного симбионта в эктомикоризных окончаниях *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. // Тр. ин-та биоресурсов и прикл. экологии. Оренбург: Изд-во ОГПУ. Вып.4. 2004. С. 5–11.
29. **Веселкин Д.В.** Микоризообразование у сосны обыкновенной и ели сибирской в лесных питомниках // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТУ, 2006. С. 221–229.
30. **Веселкин Д.В.** Изменение внутреннего строения эктомикориз ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в двух средовых градиентах // Труды ин-та биоресурсов и прикл. экологии. Вып. 6. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2007. С. 27–34.
31. **Веселкин Д.В.** Эктомикоризные грибы – важный компонент лесных почв // Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы: тез. докл. Междунар. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 106–107.
32. **Veselkin D.V.** Sizes and proportion of root and fungal mantle in the ectomycorrhizas of three coniferous trees // XV Congress of European Mycologists. St.Petersburg: TREEART LLC, 2007. P. 234.
33. **Веселкин Д.В.** Оценка взаимоотношения симбионтов эктомикоризных ассоциаций: подходы с использованием методов регрессионного анализа // Аграрная Россия. 2009. Спец. вып. [Мат-лы молодежной науч. шк.-конф. «Современные методы и подходы в биологии и экологии», посвящ. 100-летию со дня рождения В.К.Гирфанова.]. С. 2–3.
34. **Веселкин Д.В.** Эффективность эктомикоризного симбиоза: сравнение оценок, полученных в экспериментах и естественных местообитаниях // Изучение грибов в биогеоценозах: сб. мат-лов V Междунар. конф. Пермь: ПГПУ, 2009. С. 41–45.
35. **Веселкин Д.В.** Эктомикоризные грибы в сукцессионной динамике лесных экосистем // Генетическая типология, динамика и география лесов России. Мат-лы Всерос. науч. конф. (с междунар. участием), посвящ.

- 100-летию со дня рождения Б.П.Колесникова. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. С. 80–84.
36. **Веселкин Д.В.** Влияние уровня обеспеченности азотом и фосфором на структуру биомассы и развитие эктомикориз у всходов сосны обыкновенной // Аграрная Россия. 2009. Спец. вып. [Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы дендроэкологии и адаптации растений», посвящ. 80-летию со дня рождения проф. Ю.З. Кулагина]. С. 53–54.
37. **Веселкин Д.В.** Возрастные изменения эктомикоризных корней *Abies sibirica* // Вестник Тверского Государственного Университета. Сер.: Биология и экология. 2009. № 37. С. 119–126.
38. **Веселкин Д.В.** Способ разделения вкладов несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов в развитие надземных органов эктомикоризных растений // Леса России и хозяйство в них. Вып. 1 (35). Екатеринбург: УГЛТУ, 2010. С. 57–63.
39. **Веселкин Д.В.** Микроморфологическое разнообразие эктомикориз хвойных возле точечных источников эмиссий поллютантов // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Мат-лы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ч. I. Нижний Тагил: НТГСПА, 2012. С. 84–88.

---

Подписано в печать 25.12.2012 г. Формат 60x84 1/16

Усл. п.л. 2. Тираж 120 экз. Заказ № \_\_.

---