

# СТРУКТУРА ЭКТОМИКОРИЗ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С КОРНЕВОЙ КОНКУРЕНЦИЕЙ ДРЕВОСТОЯ\*

Д. В. Веселкин

Микоризные ассоциации, с помощью которых осуществляется оптимизация минерального и водного баланса растений, способствуют расширению адаптивных возможностей последних (Шемаханова, 1962; Харли, 1963; Лобанов, 1971; Каратаев, 1993). Считается, что микотрофный способ питания в определенной степени компенсирует дефицит биогенных элементов в экосистемах посредством быстрого включения их в биотический круговорот (Каратыгин, 1993). Эти представления позволяют предполагать, что эффективность функционирования микоризных ассоциаций должна влиять на исход меж- и внутривидовых конкурентных взаимоотношений растений в сообществах.

Внесение тех или иных микоризных грибов в сообщества микрокосмов оказывается на процессах межвидовой конкуренции среди травянистых растений, на общем составе, разнообразии и продуктивности сообществ (Read, 1994, 1998; van der Heijden et al., 1998). В присутствии микоризных грибов в почве основной вклад в общую биомассу вносят микотрофные виды растений. В противном случае преимущественное развитие получают безмикоризные виды, способные к автономному минеральному питанию, а микоризные виды угнетаются (Read, 1994, 1998). Накоплены также многочисленные данные о положительных корреляциях на уровне отдельных особей между общим состоянием древесных растений и развитием микориз (Шубин, 1968; Чмыр, 1973; Last et al., 1989; Мехонюшин, 1994; Веселкин, 1999; и др.). Эти данные, однако, нельзя интерпретировать как свидетельство реального "симбиотического" вклада микориз в исход внутривидовой конкуренции, так как зависимость между состоянием растений и микориз является двусторонней.

\*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 99-04-49017 и гранта Минобразования Е00-6.0-119.

В настоящей работе сообщается о результатах изучения особенностей строения эктомикориз сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зависимости от напряженности корневой конкуренции деревьев на примере типа леса "сосняк бруснично-лишайниковый" (подзона предлесостепного Зауралья) с целью выявления взаимосвязей между развитием микоризных ассоциаций и древостоя — эдификатора.

## ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта изучения избран сосняк бруснично-лишайниковый. В составе древостоя доминирует сосна — 10 С, ее возраст — 95–100 лет, средняя полнота — 0,65. Размещение деревьев групповое, подлесок отсутствует, редкий подрост приурочен к "окнам" древостоя. Напочвенный покров мозаичный. В нем выделяются три типа: лишайниковый (*Cladina alpestris*, *Cl. rangefirina*), моховой (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*) и мертвопокровный; преобладает лишайниковая синузия. Рассеянно встречаются *Vaccinium vitisidaea*, *Pulsatilla patens*, *Dianthus deltoides*, *Calamagrostis epigeios*.

Строение почвенного профиля следующее:

A<sub>0</sub> (0—2 см) Темно-коричневая, слабо разложившаяся постилка из плотно слежавшейся хвои и древесного опада, пронизанная тонкими корнями сосны.

A<sub>1</sub> (2—4 см) Светло-серый рыхлый песок, с включениями угля, пронизанный корнями сосны. Переход в следующий горизонт неясный.

A<sub>2</sub>/B (4—30 см) Палевый, светло-бурый, светлеющий книзу песок с расплывчатыми белесоватыми и ржавыми пятнами.

B+BC (30—120 см) Неравномерно окрашенный плотный песок с охристыми пятнами с включениями с глубины 110—120 см серого кварцевого песка. С глубины 70—80 см встречаются отдельные линзы ортзанда.

В целом почва может быть охарактеризована как песчаная слабоподзолистая суховатая (Фирсова, 1969).

В описанном сообществе заложено 70 круговых учетных площадок, используемых для изучения взаимосвязи хорологической структуры и функций древостоя с эдифицируемыми компонентами экосистемы (Санникова, 1992). В центре каждой площадки отобраны образцы проводящих корней деревьев сосны с поглощающими корнями (микоризами) отдельно из

двух почвенных горизонтов: гумусового (с глубины 3—4 см, непосредственно под подстилкой) и элювиального (с глубины 10—15 см).

Плотность расположения поглощающих корней на проводящих определяли на свежем материале, взятом из элювиального горизонта, по методике И. А. Селиванова (1981). Случайно отобранные корневые окончания последнего порядка фиксировали в формалине. После анатомического анализа с учетом полученных значений интенсивности микоризации (отношение количества микоризованных поглощающих корней к общему количеству поглощающих корней) вычисляли плотность микориз и плотность микоризных окончаний. При этом считали, что немикоризными являются только неразветвленные поглощающие корни. Термин "микоризное окончание" использован для обозначения любого терминального ответвления корневой системы, имеющего грибной чехол; термин "микориза" — для обозначения органа, возникшего из одного бокового короткого корня в результате заселения его грибом. Одна микориза может состоять из нескольких микоризных окончаний.

Поперечные срезы микоризных окончаний толщиной 10–20 мкм готовили на замораживающем ротационном микротоме, помещали в глицерин, просматривали и измеряли без окрашивания. У каждого окончания фиксировали или рассчитывали следующие восемь основных параметров.

1. Встречаемость или отсутствие грибного чехла. Определяли подтип чехла, по Т. Доминику (1963) и И. А. Селиванову (1981). Бесструктурные чехлы подтипов S и R объединялись в одну группу (SR).

2. Общий радиус микоризного окончания ( $r_1$ ), который изменился от середины центрального цилиндра корня до наружной кромки чехла. На каждом срезе делали два измерения во взаимно перпендикулярных направлениях.

3. Толщина грибного чехла ( $t$ ), которую получали в результате двух измерений по общим радиусам окончания.

4. Радиус корня растения в микоризном окончании ( $r_2$ ) — разность  $r_1$  и  $t$ .

5. На основании параметров  $r_1$  и  $r_2$  рассчитывали долю чехла в общем объеме микоризного окончания ( $d$ ) по формуле:

$$d = \frac{(r_1^2 - r_2^2)}{r_1^2} \cdot 100\%.$$

Таблица 1

**Особенности строения микориз с плектенхиматическими и бесструктурными чехлами**

| Параметр   | Микоризы с чехлами      |                |                            |                |
|--|-------------------------|----------------|----------------------------|----------------|
|  | Плектические            | Бесструктурные | Плектические               | Бесструктурные |
|  | Горизонт A <sub>1</sub> |                | Горизонт A <sub>2</sub> /B |                |
| Общий радиус, мкм                                      | 161,6±5,0***            | 136,5±4,6      | 156,±3,0*                  | 145,8±2,6      |
| Радиус корня, мкм                                      | 146,6±4,4**             | 124,3±4,4      | 140,0±2,9                  | 132,6±2,6      |
| Толщина чехла, мкм                                     | 18,2±1,0**              | 13,1±1,0       | 19,1±0,7*                  | 13,1±0,9       |
| Доля объема чехла в микоризе, %                        | 21,7±1,1*               | 18,1±1,3       | 19,6±0,8                   | 17,2±1,1       |
| Доля микориз с таниновыми клетками, %                  | 94,9                    | 100,0          | 93,3                       | 98,7           |
| Доля микориз с утерянным тургором клеток коры корня, % | 44,3                    | 77,5***        | 55,5                       | 91,4***        |
| Доля микориз в форме звезды на срезе, %                | 23,0                    | 42,5*          | 36,1                       | 63,0***        |

Примечание. Здесь и далее в таблицах достоверность различий с минимальным значением:  
\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ .

При этом исходили из предположения, что микоризное окончание представляет цилиндр с плотно надетой на него втулкой (чехол), которые на всем протяжении имеют одинаковые радиус и толщину.

6. Встречаемость или отсутствие в наружных слоях экзодермы таниновых клеток — уплощенных клеток с темноокрашенным содержимым.

7. Состояние тургора или его отсутствие у клеток паренхимы коры корня.

8. Степень деформации общей округлой формы окончания на срезе.

При статистической обработке материалов использованы стандартные процедуры вариационной статистики (Зайцев, 1984).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Общая характеристика строения эктомикориз.** В изучавшемся сообществе у деревьев сосны обнаружены эумицетные хальмомаговые эктомикоризы с плектенхиматическими (подтипы B, D, E), переходными (BF), псевдопаренхиматическими (F, G), двойными (K, N) и бесструктурными (SR) грибными чехлами. Наиболее массовыми являются микоризы с чехлом B (28–56 % от общего количества микориз) и с чехлами SR (3—37 %). Заметным обилием (до 15—25 %) обладают микоризы с чехлами BF, F и G. Многие окончания — от 20 до 38 % (в среднем 33 %) — не микоризованы, т. е. представляют собой не заселенные грибами поглощающие корни. Как правило, это окончания с опробковевающими клетками коры корня и потерянным тургором. Соответственно интенсивность микоризации варьирует на уровне 62—80 %, в среднем составляя 67 %.

У большинства микориз (80—85 %) в наружных слоях коры корня встречаются таниновые клетки. Примерно у 60 % микориз клетки всех слоев коры корня утеряли тургор, а около 35 % микориз имеют на срезе форму многолучевой звезды, то есть характеризуются глубокой потерей тургера клеток коры корня. Перечисленные структурные признаки указывают на старение микориз, их повреждение и отмирание (Семенова, 1980; Holopainen, 1989; Ritter et al., 1989). Наиболее часто эти признаки сопряжены с бесструктурными грибными чехлами (табл. 1), которые считаются завершающими, финальными этапами онтогенеза микориз (Еропкин, 1977; Семенова, 1980). Но они характер-

ны и для значительной части микориз с чехлами B, BF, F, N. Учитывая это обстоятельство, а также общую высокую представленность микориз с признаками старения в изучавшемся сообществе, мы не склонны считать все подобные микоризы отмирающими. Однако вполне вероятно, что поглощающая активность микориз с отмирающими клеточными элементами понижена. Можно предположить, что встречаемость таниновых клеток, потеря тургера и звездообразная на срезе форма диагностируют последовательные этапы снижения физиологической активности.

Изученные микоризы сосны характеризуются преобладанием неразветвленных форм. Так, например, на глубине 10—15 см около 65 % всех микориз являются булавовидными, неразветвленными изогнутыми, неразветвленными четковидными и мелкоизвилистыми. Однократно дихотомически ветвящиеся микоризы (“вилочки”) составляют около 20 % общего числа микориз, а микоризы, ветвящиеся два и более раз (кистевидные, корраловидные), примерно 15 %. Преобладающий цвет микориз в аккумулятивном и элювиальном горизонтах — темно-бурый и черный. В подстилке обильно представлены микоризы различных

Таблица 2

Связь экологических параметров учетных площадок с индексом ККД

оттенков белого, желтого, коричневого цветов; реже встречаются розовые и фиолетовые.

По некоторым параметрам микоризы из почвенных горизонтов A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>/B различаются. Прежде всего следует отметить несколько пониженную интенсивность микоризации сосущих корней в элювиальном горизонте (62—71 %), по сравнению с гумусовым (75—80 %). Кроме этого, на глубине 10—15 см относительное количество микориз с потерянным тургором клеток коры корня (64 %) и микориз в форме многолучевой звезды на срезе (40 %) выше, чем на глубине 2—4 см (54 и 29 % соответственно). Таким образом, можно считать, что в элювиальном горизонте состояние микориз несколько хуже или они, возможно, физиологически менее активны, чем в гумусовом горизонте. По таким параметрам, как богатство наборов чехлов, состав доминирующих, подчиненных и редких подтипов чехлов, общий радиус, толщина чехла, доля объема чехла и встречаемость микориз с таниновыми клетками микоризы из горизонтов A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>/B однородны.

**Зависимость строения микориз от структуры древостоя.** Для характеристики напряженности внутривидовой конкуренции деревьев на учетных площадках использован индекс корневой конкуренции древостоя (далее — ККД), рассчитываемый как сумма отношений объемного прироста стволов ближайших деревьев к расстоянию от них до центра площадки (Санникова, 1992; см. статью Н. С. Санниковой и Е. И. Локосовой в настоящем сборнике). Полученные значения индекса ККД варьируют от 0,040 до 0,202 условных единиц. Учитывая структуру данных, подлежащих анализу, все площадки сгруппированы в три класса в соответствии со значениями индекса ККД (табл. 2).

Приведенные в табл. 2 данные показывают, что в зависимости от ККД изменяется толщина подстилки, что связано прежде всего с сопряженными с увеличением ККД изменениями типа напочвенного покрова: в лишайниковых парцелях толщина подстилки наименьшая, а в мертвопокровных — максимальна. Кроме того, выражено связанное с увеличением индекса ККД возрастание корненасыщенности верхнего 10-сантиметрового минерального слоя почвы тонкими проводящими и поглощающими корнями сосны, что отражает увеличение конкуренции между деревьями за почвенные ресурсы.

| Параметр   | Баллы индекса ККД |                          |                 |
|--|-------------------|--------------------------|-----------------|
|  | 1                 | 2                        | 3               |
| Значения индекса ККД, усл. ед.*  | 0,040-0,080       | 0,081-0,120              | более 0,120     |
| Толщина подстилки, см  | 1,28±0,17         | 1,87±0,23***             | 2,56±0,22***    |
| Влажность почвы, % <sup>1</sup>  | 6,73±0,41         | 6,00±0,54                | 5,33±0,60       |
| Корненасыщенность верхнего (10 см) минерального слоя почвы, <sup>1</sup> г/дм <sup>3</sup> | 2,79±0,17         | 6,00±0,54                | 5,33±0,60       |
| Преобладающий тип напочвенного покрова   | лишайниковый      | лишайниково-зеленомошный | мертвопокровный |

\*Данные Н. С. Санниковой.

На площадках с разреженным древостоем (низкие значения индекса ККД) на каждого 100 мм длины проводящих корней последнего порядка размещается примерно на 17 % большее количество поглощающих корней, чем в условиях высокой корневой конкуренции деревьев (табл. 3). Таким образом, параметр “плотность поглощающих корней” проявляет в рассматриваемом ряду условий динамику, противоположную динамике параметра “корненасыщенность почвы тонкими корнями”. Интересно, что увеличение количества доступных для заселения микоризными грибами коротких корней приводит лишь к незначительному (недостоверному) возрастанию плотности микориз и микоризных окончаний на площадках с низкими значениями индекса ККД. По-видимому, это отчасти обусловлено пониженной интенсивностью преобразования поглощающих корней в микоризы (табл. 4).

Судя по соотношению значений плотности микоризных окончаний и плотности микориз, интенсивность ветвления микориз не зависит от плотности размещения деревьев. Не выявлено каких-либо специфических для определенных условий морфологических разновидностей микориз: четковидных, мелкоизвилистых, кистевидных, коралловидных. Все они встречаются примерно с одинаковой частотой во всем рассматриваемом диапазоне условий.

В целом количественные и морфологические параметры строения микориз из почвенного слоя на глубине 10—15 см не

Таблица 3  
Количественные параметры микоризообразования в элювиальном горизонте  
в зависимости от индекса ККД

| Параметр*                      | Баллы индекса ККД |            |            |
|--------------------------------|-------------------|------------|------------|
|                                | 1                 | 2          | 3          |
| Плотность поглощающих корней   | 53,56±1,56*       | 51,13±2,04 | 45,64±2,27 |
| Плотность микориз              | 38,68±1,19        | 40,07±1,54 | 35,71±1,72 |
| Плотность микоризных окончаний | 86,14±4,66        | 85,75±6,07 | 76,09±6,79 |

\* Единицы измерения: экз./100 мм длины проводящих корней.

Таблица 4

Интенсивность микоризации и качественные параметры  
микоризообразования в зависимости от индекса ККД

| Параметр  | Баллы индекса ККД       |        |        |                            |        |        |
|---|-------------------------|--------|--------|----------------------------|--------|--------|
|   | Горизонт A <sub>1</sub> |        |        | Горизонт A <sub>2</sub> /B |        |        |
|   | 1                       | 2      | 3      | 1                          | 2      | 3      |
| 1. Интенсивность микоризации, %   | 75,0                    | 78,2   | 80,0   | 61,9                       | 70,5   | 71,3   |
| 2. Доля микориз с плектенхиматическими чехлами, %                                     | 28,1                    | 44,3   | 56,3*  | 33,3                       | 44,0   | 55,6** |
| 3. Доля микориз с переходными, псевдопаранхиматическими и комбинированными чехлами, % | 36,8                    | 24,6   | 40,6   | 34,2                       | 18,7   | 32,0   |
| 4. Доля микориз с бесструктурными чехлами, %  | 35,1**                  | 31,2** | 3,1    | 32,5*                      | 37,4** | 12,5   |
| 5. Доля окончаний с "активными" чехлами, % <sup>2</sup>                               | 48,7                    | 53,8   | 77,5** | 41,8                       | 44,2   | 62,4** |
| 6. Доля микориз с таниновыми клетками, %  | 87,7                    | 86,9   | 75,0   | 92,3                       | 89,0   | 81,9   |
| 7. Доля микориз с утерянным тургором клеток коры корня, %                             | 66,7*                   | 47,5   | 37,5   | 53,9                       | 68,1   | 50,0   |
| 8. Доля микориз в форме звезды на срезе, %  | 24,6                    | 34,4   | 25,0   | 50,4                       | 33,0   | 38,9   |

Примечание. Параметры 1 и 5 — % от общего количества окончаний, остальные — % от общего количества микориз. "Активные" чехлы — все чехлы, кроме бесструктурных.

проявляют каких-либо достаточно достоверных связей с ККД. В противоположность этому по соотношению микориз с грибными чехлами разного строения, а также по степени проявления других анатомических признаков микоризы на площадках с высокими, средними и низкими значениями индекса ККД можно рассматривать в качестве различающихся совокупностей. В обоих почвенных горизонтах (A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>/B) выявляются во многом схожие тенденции.

Для участков с низкими значениями индекса ККД, в разреженном древостое, характерны несколько пониженные (на 5–10 %) значения интенсивности микоризации. При баллах индекса ККД "1" и "2" микоризы с бесструктурными чехлами составляют 31—37 % от их общего количества, а на участках с интенсивной корневой конкуренцией — только 3—12 %. Самое высокое обилие микориз с плектенхиматическими чехлами, которые рассматриваются как онтогенетически молодые (Еропкин, 1977), напротив, наблюдается на площадках с высокими значениями индекса ККД. Допуская, что микоризы с бесструктурными чехлами обладают невысокой физиологической активностью, можно приблизительно вычислить долю поглощающих боковых корней, преобразованных в микоризы с "активными" чехлами, вычитая из общего числа проанализированных окончаний число безмикоризных окончаний и число микориз с бесструктурными чехлами. Как в гумусовом, так и в элювиальном горизонтах доля таких "активных" микориз существенно (в 1,5—1,6 раза) больше на площадках с высокой корневой конкуренцией.

Анализ размерных анатомических параметров — таких как общий радиус микоризного окончания, радиус корня, входящего в состав микоризы, толщина грибного чехла и доля объема грибного чехла в микоризном окончании, определенных для всей совокупности микориз, не выявил каких-либо зависимостей от значений индекса ККД. Однако для площадок с плотным древостоем (балл "3") характерна несколько меньшая доля микориз с таниновыми клетками по сравнению с участками наиболее разреженного древостоя. Кроме того, в этих условиях в горизонте A<sub>1</sub> представлено в 1,7 раза меньше микориз с утерянным тургором клеток коры корня. В элювиальном горизонте в условиях напряженной корневой конкуренции отмечается также снижение относительного количества микориз звездообразной формы на срезе.

Таблица 5

**Размерные и качественные анатомические особенности строения микориз с плектенхиматическими грибными чехлами из горизонта А<sub>1</sub> в зависимости от индекса ККД**

| Параметр   | Баллы индекса ККД |           |            |
|--|-------------------|-----------|------------|
|  | 1                 | 2         | 3          |
| Радиус корня, мкм                                      | 138,5±8,7         | 145,8±6,7 | 141,5±8,2  |
| Толщина чехла, мкм                                     | 13,5±2,5          | 20,4±1,5* | 22,0±3,3** |
| Доля объема чехла в микоризе, %                        | 17,4±2,1          | 22,1±1,6  | 25,1±1,7*  |
| Доля микориз с таниновыми клетками, %                  | 100,0             | 92,6      | 94,1       |
| Доля микориз с утерянным тургором клеток коры корня, % | 75,0*             | 37,0      | 27,8       |
| Доля микориз в форме звезды на срезе, %                | 25,0              | 22,2      | 22,2       |

Установленные качественные особенности строения микориз в зависимости от значений индекса ККД могут быть обусловлены несколькими группами механизмов. Во-первых, микоризы с чехлами разной структуры различаются по характеру и степени проявления важнейших признаков строения; при этом относительное обилие этих микориз в изучавшемся диапазоне условий изменяется. Яркий пример в этом отношении представляют микоризы с плектенхиматическими и бесструктурными чехлами (см. табл. 1): с бесструктурными чехлами ассоциируются меньшие общие размеры микориз, повышенная частота встречаемости таниновых клеток и микориз в форме звезды на срезе. По нашему мнению, различная представленность морфологически обособленных друг от друга типов микориз с разными чехлами на площадках с различной напряженностью ККД повлияла на некоторые интегральные характеристики строения микориз.

Второй вероятный механизм заключается в том, что в зависимости от напряженности конкурентных взаимоотношений изменяется строение окончаний в пределах групп микориз с теми или иными грибными чехлами. Возможно, этот механизм вносит меньший вклад в формирование общих закономерностей, так как среди микориз с бесструктурными чехлами и с чехлами с элементами псевдоренхиматического сложения каких-либо структурных особенностей в зависимости от значений индекса ККД не выявлено. Однако при изучении микориз с плектенхиматическими чехлами из гумусового горизонта обна-

ружены интересные факты (табл. 5). Наиболее развитые чехлы формируются на площадках с высокими значениями индекса ККД (разность между крайними вариантами составляет 63 %). Хотя радиус корня, входящего в состав микоризы, в зависимости от ККД не изменяется, абсолютное утолщение чехлов обуславливает возрастание их относительного вклада в формирование общего объема микориз. Минимальная встречаемость микориз, содержащих клетки коры с утерянным тургором, также характерна для участков с высокими значениями индекса ККД. Хорошо развитый чехол указывает, скорее всего, на общее успешное развитие микориз, на их высокую функциональную активность и на повышенные затраты ресурсов (энергии, пластических веществ), поступающих к грибному партнеру со стороны фитобиона. Таким образом, и на уровне групп микориз с отдельными подтипами чехлов обнаруживаются факты, свидетельствующие о их лучшем состоянии и большей активности в условиях напряженного проявления конкурентных взаимодействий между деревьями.

Может быть выдвинуто и третье возможное объяснение наблюдавших различий в строении микориз в зависимости от ККД, в известной мере объединяющее два первых подхода. Принимая мнение К. Е. Еропкина (1977), что бесструктурные чехлы с большим количеством отмирающих клеточных элементов диагностируют завершающие или отмирающие стадии развития микориз, можно предположить, что на участках с разреженным древостоем микоризы или быстрее “стареют”, или

медленнее обновляются. Последнее вероятнее, если учесть несколько пониженные значения интенсивности микоризации в данных условиях.

В изучавшемся сосняке бруслично-лишайниковом влажность почвы, по видимому, слабо отрицательно связана с индексом ККД (см. табл. 2). Однако в других суходольных типах леса обнаруживается отрицательная и достаточно тесная связь между этими показателями (Санникова, 1992; см. статью Н. С. Санниковой и Е. И. Локосовой в настоящем сборнике). Имеющиеся немногочисленные сведения о связи концентраций основных элементов минерального питания в почве с параметрами структуры и функций древостоя также позволяют предположить, что она, скорее всего, является отрицательной. Таким образом, можно предположить, что лучшее развитие микориз наблюдается в условиях определенного дефицита водных и минеральных ресурсов, связанного с их активным использованием древостоем. Эта закономерность соответствует представлениям Е. Бьеркмана (цит. по: Шемаханова, 1962) о благоприятных условиях, необходимых для формирования микориз, в соответствии с которыми успешному микоризообразованию способствует некоторый недостаток азота и фосфора в почве.

Необходимо учитывать, что вышеописанные особенности строения микориз могут быть обусловлены и другими факторами, непосредственно не связанными с корневой конкуренцией древостоя. Так, например, на большей части учетных площадок (68 %) развит покров из лишайников, вторичные метаболиты и вытяжки из которых способны оказывать на микоризные грибы и развитие микориз деревьев как антагонистическое, так и стимулирующее воздействие (Brown, Mikola, 1974; Goldner et al., 1986).

В заключение отметим, что полученные данные об активизации микоризных ассоциаций сосны обыкновенной в условиях повышенной напряженности конкурентных взаимодействий между деревьями в подземной сфере вполне соответствуют современным представлениям лесной экологии. Лучшее развитие микориз вблизи деревьев согласуется с фактом повышенной насыщенности почвы этой зоны тонкими проводящими и поглощающими корнями и может рассматриваться как адаптивная реакция, направленная на более эффективное минеральное и водное питание деревьев в этих условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз хвойных на техногенное загрязнение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 21 с.
- Доминик Т. Классификация микориз // Микориза растений. М.: Мир, 1963. С. 245—258.
- Еропкин К. И. Мицелиальные чехлы и их взаимосвязь с формами микоризного окончания хвойных // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1977. С. 78—81.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. 115 с.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. промст., 1971. 216 с.
- Мехоношин Л. Е. Экологические аспекты взаимоотношений лесных растений и макромицетов в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1994. 23 с.
- Санникова Н. С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: Наука, 1992. 53 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 103—132.
- Фирсова В. П. Лесные почвы Свердловской области и их изменение под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 148 с.
- Харли Дж. Биология микоризы // Микориза растений. М.: Мир, 1963. С. 15—244.
- Чмыр А. Ф. Микориза ели и ее влияние на величину поглощающей части корней // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л., 1973. С. 62—69.
- Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Шубин В. И. Микоризообразование у сеянцев сосны на переходных болотах // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968. С. 242—246.
- Brown R. T., Mikola P. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedlings growth of forest trees // Acta For. Fenn. 1974. V. 141. 22 p.
- Goldner W. R., Hoffman F. M., Medve R. J. Allelopathic effects of Cladonia cristatella on ectomycorrhizal fungi common to bituminous strip-mine spoil // Can. J. Bot. 1986. V. 64. P. 1586—1590.
- van der Heijden M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I. R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // Nature. 1998. V. 396. P. 69—72.
- Holopainen T. Ecological and ultrastructural response of Scots pine mycorrhizas to industrial pollution // Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha, 1989. Pt. 1. P. 185—190.