

УДК 574.012+581.557.24:582.475

РАЗМЕРЫ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ ОКОНЧАНИЙ *PICEA OBOVATA* LEDEB., *ABIES SIBIRICA* LEDEB. И *PINUS SYLVESTRIS* L. И СООТНОШЕНИЕ СИМБИОНТОВ В НИХ. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ ОКОНЧАНИЙ

Д.В. Веселкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8-го марта 202/3, e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Охарактеризована индивидуальная изменчивость абсолютных размеров и соотношения размеров частей эктомикоризных окончаний, образованных древесным (корень) и грибным (чехол) симбионтами. Изучены эктомикоризы трех видов хвойных деревьев (*Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L.). Тонкие поперечные срезы (10 мкм) эктомикоризных окончаний анализировали методом световой микроскопии (увеличение 100-500х). Анализ коэффициентов вариации признаков «толщина чехла» и «радиус корня» в 88 выборках показал, что изменчивость размеров грибного чехла всегда выше, чем изменчивость размеров корня в эктомикоризе. В большинстве случаев в отдельных местообитаниях или микростообитаниях выражена положительная корреляция между размерами симбионтов. Согласованное изменение размеров симбионтов приводит к тому, что их относительный вклад в объем эктомикоризы не зависит от ее абсолютных размеров. Сделаны выводы, что 1) высокая размерная изменчивость эктомикориз отражает высокий уровень гетерогенности почвы как среды формирования и функционирования эктомикориз; 2) повышенная изменчивость размеров и доли участия гриба в эктомикоризах является морфологическим отражением ведущей роли грибного симбионта в адаптации поглощающих органов деревьев к конкретному почвенному окружению.

Ключевые слова: эктомикориза, тонкие корни, грибной чехол, микроморфологическое строение, индивидуальная изменчивость, ель сибирская, пихта сибирская, сосна обыкновенная

Individual variability of absolutely sizes and parts sizes ratio of ectomycorrhizal tips, which forming tree (roots) and fungi (mantles) symbionts has characterized. Ectomycorrhizas of three coniferous species of trees (*Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L.) has studied. Fine cross cuts (10 μm) of ectomycorrhizal tips analyzed with light microscopy (magnification x 100-500). Analyzes of variation coefficient of signs "mantles thickness" and roots radius from 88 readout has demonstrated that variability of fungi mantle always higher as variability roots sizes in the ectomycorrhiza. In many cases in some ecotopes or microecotopes is signified positive correlation between symbionts sizes. Confirmed changes of symbionts sizes provided to evidence when its comparatively input to volume of ectomycorrhiza does not depend on absolutely size. Educts is made: 1) high sizes variability of ectomycorrhizas reflect high level geterogeneity of soil as environment for formation and operation of ectomycorrhizas; 2) high variability of size and part of fungi in ectomycorrhizas ensue morphological reflection of main role of the fungi symbionts in adaptation of trees absorbent organs to concrete soil environment.

Key words: ectomycorrhiza, fine roots, fungal mantle, micromorphological structure, individual variability, Siberian spruce, Siberian fir, Scotch pine

Поглощающие органы хвойных деревьев бореальной зоны имеют двойственную – симбиотическую – природу. Фактически, они не являются частью только растения, поскольку образованы в результате взаимодействия поглощающих корней с мицелием эктомикоризных грибов. В отличие от разнообразных эндомикоризных ассоциаций, характерных преимущественно для травянистых растений, в эктомикоризах деревьев ткани растения изолированы от внешней среды грибным симбионтом в результате формирования мицелиального чехла на поверхности корня. От чехла в почву отходят коммуникационные гифы, связывающие эктомикоризные окончания с почвенным мицелием, а гифы гриба, проникающие между периферическими клетками коры корня, формируют сеть Гартига и обеспечивают двусторонний обмен веществ между симбионтами. На тонких корнях, трансформированных в эктомикоризы, корневые волоски не образуются.

Таким образом, взаимодействующим с окру-

жающей средой компонентом симбиосистемы в эктомикоризах является гриб, который выполняет роль посредника в обменных процессах между растением и почвой. Это мнение признано и не подвергается значительному сомнению исследователями разного профиля: лесоведами, микологами, экологами. С одной стороны, это убеждение хорошо соответствует современному уровню знаний о поглощающих органах деревьев, микоризных грибах и микоризах и подтверждается большим объемом фактических данных о закономерностях строения (Селиванов, 1981; Чумак, 1981; Godbout, Fortin, 1984; Massicotte et al., 1986; Agerer, 1996; Ostonen, Lõhmus, 2003; и др.), функционирования (Шемаханова, 1962; Лобанов, 1971; Селиванов, 1981; Harley, Smith, 1983; Cairney, Chambers, 1997; Cornelissen et al., 2001; Chalot et al., 2002; и др.) и экологической роли эктомикоризных симбиозов (Harley, Smith, 1983; Каратыгин, 1993; Read, 1999; и др.). С другой стороны, ощущается недостаток в представлениях о том, какими путями и механизмами обеспечивается функционирование эктомикориз в природных условиях; как и почему различаются строение эктомикориз в зависимости от почвенных условий, типа лесного насаждения, его возраста и состояния; насколько

Работа выполнена при поддержке РФФИ (06-04-48383) и совместно РФФИ и Правительства Свердловской области (07-04-96121).

«работа» эктомикориз определяется деревом, а насколько – грибным партнером. Современные знания об эктомикоризном симбиозе, полученные преимущественно в лабораториях, позволяют обозначить потенциальные пути и механизмы, которые могут быть реализованы в естественных условиях, но оценить обоснованность подобных экстраполяций можно только в том случае, если эктомикоризы и закономерности их функционирования будут исследоваться и в естественных условиях.

В настоящем сообщении излагаются результаты первого этапа анализа собранных на протяжении ряда лет данных о размерах эктомикоризных окончаний и соотношении симбионтов в них у трех видов хвойных растений бореальной зоны: ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Основная задача, которая решается в работе: оценка закономерностей варьирования размеров отдельных эктомикоризных окончаний и соотношения симбионтов в них. Исходной предпосылкой для работы, своеобразной «нулевой гипотезой», служит предположение, что в такой существенно неоднородной и изменчивой среде как почва, свидетельством соответствия поглощающих органов (корней или эктомикориз) конкретному почвенному окружению может быть их собственная гетерогенность.

Из широкого круга возможных параметров, по которым может быть охарактеризована гетерогенность эктомикориз (размеры; особенности морфологического и микроморфологического строения; физиологическое состояние; разнообразие грибных симбионтов и т.п.), выбрана размерная изменчивость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эктомикоризы ели сибирской, пихты сибирской и сосны обыкновенной собраны в 1995-2005 гг. в разных точках Среднего Урала и Южного Предуралья.

Отбор фрагментов корневых систем с представленными на них эктомикоризами был организован по двум основным методическим схемам. Схема I предусматривала случайный отбор проб в пределах пробных площадей размером от 10x10 до 25x25 м, различающихся по значению того или иного экологического фактора, влияние которого исследовалось в конкретном случае (уровень нарушенности местообитания в техногенных экологических градиентах и высота местообитания над уровнем моря в природных топографических градиентах). В соответствие со схемой II, отбор проб осуществляли в разных микроместообитаниях, под которыми понимались участки с разными экологическими условиями в пределах одного биогеоценоза. Использованы два способа дифференциации микроместообитаний. При первом способе учитывали различие субстратов, в которых происходит формирование эктомикориз. Дифференцировали или генетические горизонты почвы, из которых извлекались корни с эктомикори-

зами, или другие типы субстратов произрастания растений (поверхность почвы и валеж, разлагающийся по типу белой или бурой гнили). При втором способе выделяли участки, располагающиеся в разных элементах горизонтальной мозаики биогеоценоза (подкروновые участки и участки окон древоостоя). В ряде случаев схемы I и II комбинировали: микоризы отбирали на нескольких пробных площадях, а в пределах площадей – из разных микроместообитаний.

Совокупность проанализированных эктомикоризных окончаний с каждой пробной площади (при использовании схемы I) или из каждого микроместообитания (при использовании схемы II) составляет «выборку» окончаний. Несколько выборок одного вида растения, собранных в ходе одного цикла исследования, составляют «серию выборок». Объем и структура материала (88 выборок в 14 сериях) охарактеризованы в таблице 1. Объем отдельных выборок – от 30 до 180 окончаний. Всего проанализировано более 7000 эктомикоризных окончаний. В отношении большинства фактических данных, лежащих в основе сообщения, опубликованы описания районов исследования и закономерности изменения размерных параметров эктомикоризных окончаний в зависимости от исследуемых экологических факторов.

На тонких (10 μm) поперечных срезах эктомикоризных окончаний измеряли общий радиус окончания (от середины центрального цилиндра до наружной кромки грибного чехла) и толщину грибного чехла. Радиус корня растения в эктомикоризном окончании определяли как разность общего радиуса и толщины чехла. Затем рассчитывали площадь поперечного сечения всего окончания, корня растения и грибного чехла (в mm^2). Площадь сечения целого окончания и корня рассчитывалась по формуле площади круга, площадь сечения грибного чехла – как разность между площадью сечения всего окончания и площадью сечения корня.

При данном способе расчета не учитывается площадь, занимаемая на срезе гифами сети Гартига. Абсолютные оценки площадей сечения каждого из симбионтов переводились в относительные (в % от общей). Тем самым определяли участие растения (корня) и грибного чехла в формировании общей площади среза. При допущении, что радиус корня и толщина чехла в эктомикоризном окончании на его протяжении (от основания к верхушке) не меняются, величина относительного участия симбионтов в формировании общей площади поперечного сечения окончания является одновременно оценкой их вклада в создание объема окончания.

Из анализа исключены безмикоризные корневые окончания, не имеющие грибного чехла. Доля таких окончаний составляла обычно (5)10–15(20) %. Таким образом, приводимые данные характеризуют размеры только эктомикоризных окончаний, а не всей совокупности терминальных ответвлений корневых систем деревьев. Учетной единицей в настоящем сообщении является значение признака у отдельного окончания.

Таблица 1 – Характеристика анализируемых серий выборок

№	Вид	Месяц и год отбора образцов	Возрастная группа деревьев	Экологический градиент			Кол-во выборок	Кол-во окончаний в выборках	Источник
				ведущий экологический фактор	схема сбора материала	место, материал с которого формирует выборку			
1	<i>P. obovata</i>	09.1995	подрост	техн-ый	I	пробная площадь	4	35-46	Веселкин, 1999, 2004
2	<i>A. sibirica</i>	09.1995	подрост	техн-ый	I	пробная площадь	4	30-47	Веселкин, 1999, 2004
3	<i>P. sylvestris</i>	10.1996	деревья I яруса	техн-ый	I	пробная площадь	6	59-85	Веселкин, 2005
4	<i>A. sibirica</i>	09.1997	деревья I яруса	техн-ый	I + II	пробная площадь (пробы из трех почвенных горизонтов)	14	72-180	Веселкин, 2004
5	<i>A. sibirica</i>	07.1997	всходы	техн-ый	I	пробная площадь	4	80-144	Веселкин, 1999, 2004
6	<i>A. sibirica</i>	07.1997	всходы	субст-ый	II	микроместообитание	3	57-179	Веселкин, 2000
7	<i>P. obovata</i>	07.1997	всходы	субст-ый	II	микроместообитание	3	66-87	Веселкин, 2000
8	<i>P. sylvestris</i>	07.2000	деревья I яруса	напряж. конкуренции	II	микроместообитание (пробы из двух почвенных горизонтов)	6	30-117	Веселкин, 2001
9	<i>P. sylvestris</i>	08.2001	деревья I яруса	техн-ый	I	пробная площадь	9	82-99	Веселкин, 2005
10	<i>P. obovata</i>	07.2002	деревья I яруса	топограф.	I + II	пробная площадь (пробы из двух типов микроместообитаний)	8	40-57	не опубликовано
11	<i>P. sylvestris</i>	09.2002	деревья I яруса	техн-ый	I	пробная площадь	3	75-97	Зайцев, Веселкин, 2003
12	<i>P. obovata</i>	09.2004	деревья I яруса	топограф.	I + II	пробная площадь (пробы из двух типов микроместообитаний)	12	40-74	Веселкин, 2006, 2007
13	<i>P. obovata</i>	08.2004	деревья I яруса	топограф.	I	пробная площадь	6	100-126	Веселкин, 2007
14	<i>P. obovata</i>	09.2005	деревья I яруса	техн-ый	I + II	пробная площадь (пробы из двух типов микроместообитаний)	6	51-119	не опубликовано

РЕЗУЛЬТАТЫ

Некоторые характеристики частотных распределений признаков проанализированы на примере двух ключевых признаков, описывающих микроморфологию эктомикориз.

Радиус корня в составе эктомикоризного окон-

чания в 42 выборках из 88 (52 % случаев) варьирует в соответствие с законом нормального распределения (рис. 1). Толщина грибного чехла нормально распределена только в 4 выборках (4,5 %), при этом в 64 выборках (73 %) отклонения от нормального распределения устанавливаются на очень высоком уровне значимости – $P < 0,001$ и выше.

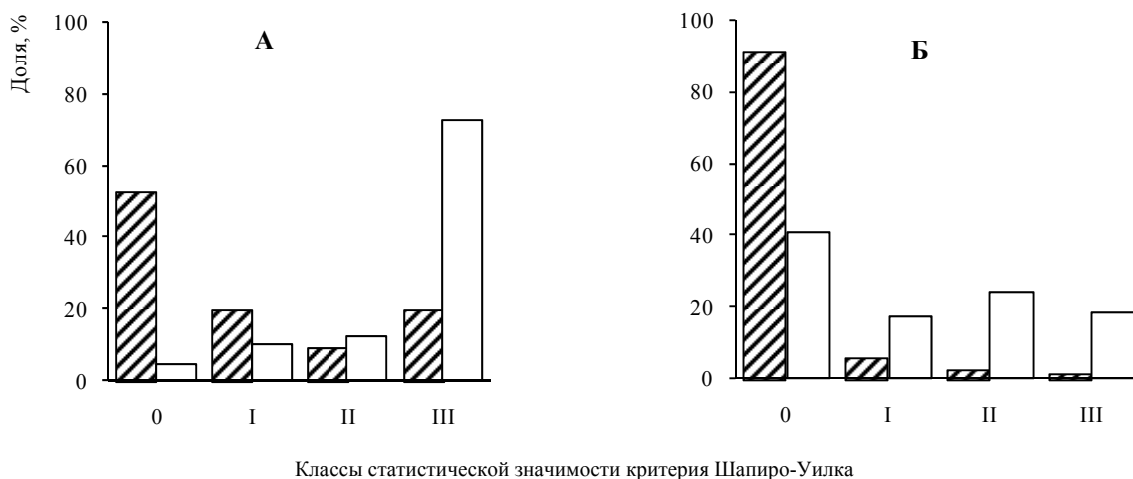


Рисунок 1 – Частотные распределения значений критерия Шапиро-Уилка в 88 выборках относительно признаков радиус корня (заштрихованные столбики) и толщина грибного чехла (не заштрихованные столбики). А – не преобразованные значения параметров; Б – логарифмированные значения. Классы статистической значимости критерия Шапиро-Уилка: 0 – не отличающиеся от нуля; I, II и III – отличающиеся от нуля на уровне значимости, соответственно, $P < 0,05$, $P < 0,01$ и $P < 0,001$

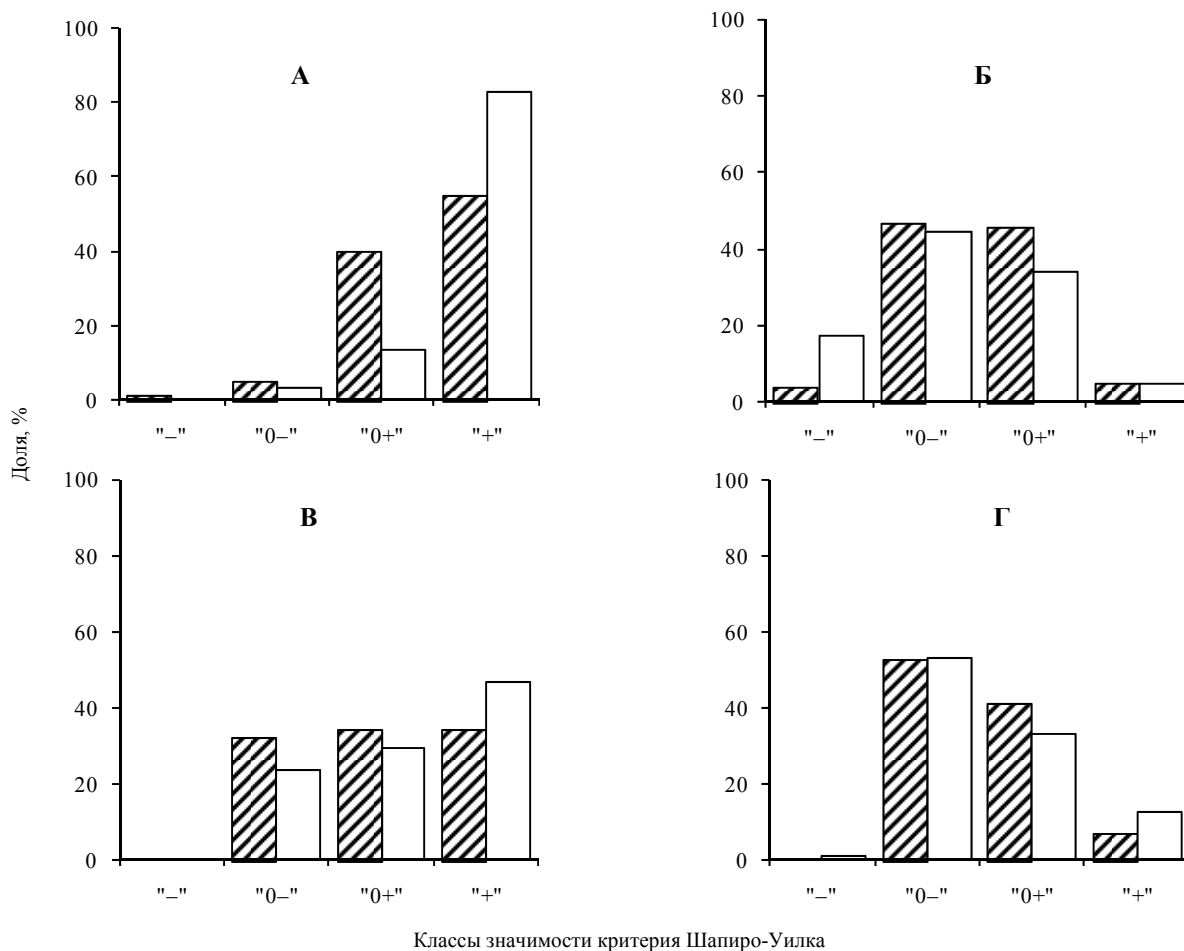


Рисунок 2 – Частотные распределения значений асимметрии (А-Б) и эксцесса (В-Г) в 88 выборках относительно признаков радиус корня (заштрихованные столбики) и толщина грибного чехла (не заштрихованные столбики). А, В – не преобразованные значения параметров; Б, Г – логарифмированные значения. Классы значений показателей асимметрии и эксцесса: «-» – отрицательные, отличающиеся от нуля; «0-» – отрицательные, не отличающиеся от нуля; «0+» – положительные, не отличающиеся от нуля; «+» – положительные, отличающиеся от нуля

Большинство случаев отклонения распределения признаков от нормального обусловлено положительной асимметрией (рис. 2, А; доля выборок со значимой положительной асимметрией для

признака «радиус корня» составляет 55 %, для «толщины чехла» – 83 %). Во многих выборках наблюдаются также значимые положительные эксцессы распределений (рис. 2, В; 34 и 47 % слу-

чаев, соответственно для «радиуса корня» и «толщины чехла»). Таким образом, статистические характеристики частотных распределений свидетельствуют о непропорционально высоком обилии в большинстве выборок окончаний с малыми размерами корня и грибного чехла. Логарифмирование значений параметров приводит к тому, что в большинстве выборок показатели асимметрии и эксцесса для обоих признаков перестают отличаться от нуля (рис. 2, Б, Г). Частотные распределения логарифмированных значений радиуса корня в 91 % выборок удовлетворительно описываются нормальной кривой; распределения толщины чехла даже после логарифмирования только в 41 % выборок соответствуют нормальному распределению (см. рис. 1, Б). Другие преобразования также не приближают распределения толщины чехла к нормальному типу. Присущие признакам «радиус корня» и «толщина чехла» особенности частотных распределений (умеренные положительные асимметрия и эксцесс) в целом характерны и для распределений других параметров (площадь корня или чехла на срезе, соотношение их

площадей).

Изменчивость размеров корня и чехла. В одной выборке (в отдельном местообитании или микро-местообитании) разница между максимальными и минимальными размерами корней, входящих в состав эктомикоризных окончаний, может достигать 2-5 раз (табл. 2). В среднем максимальные размеры корня в одной выборке превышают минимальные в 3 раза. Индивидуальные размахи значений толщины грибных чехлов существенно выше: наиболее мощные чехлы в среднем толще самых тонких в 11-12 раз, в некоторых случаях – в 20-35 раз. В окончаниях с наименее развитыми чехлами доля их площади на срезе не опускается ниже 3-4 % (в целом по всему объему проанализированного материала частота встречаемости окончаний с долей чехла менее 5 % от общей площади среза составила 0,8 %). В эктомикоризах с наиболее развитым чехлом он может формировать более половины объема окончания (доля таких окончаний составляет 0,9 %). В среднем по всем выборкам максимальные значения доли площади корня превосходят минимальные в 1,7-1,9 раза, а доли площади грибного чехла – в 7,7-8,8 раз.

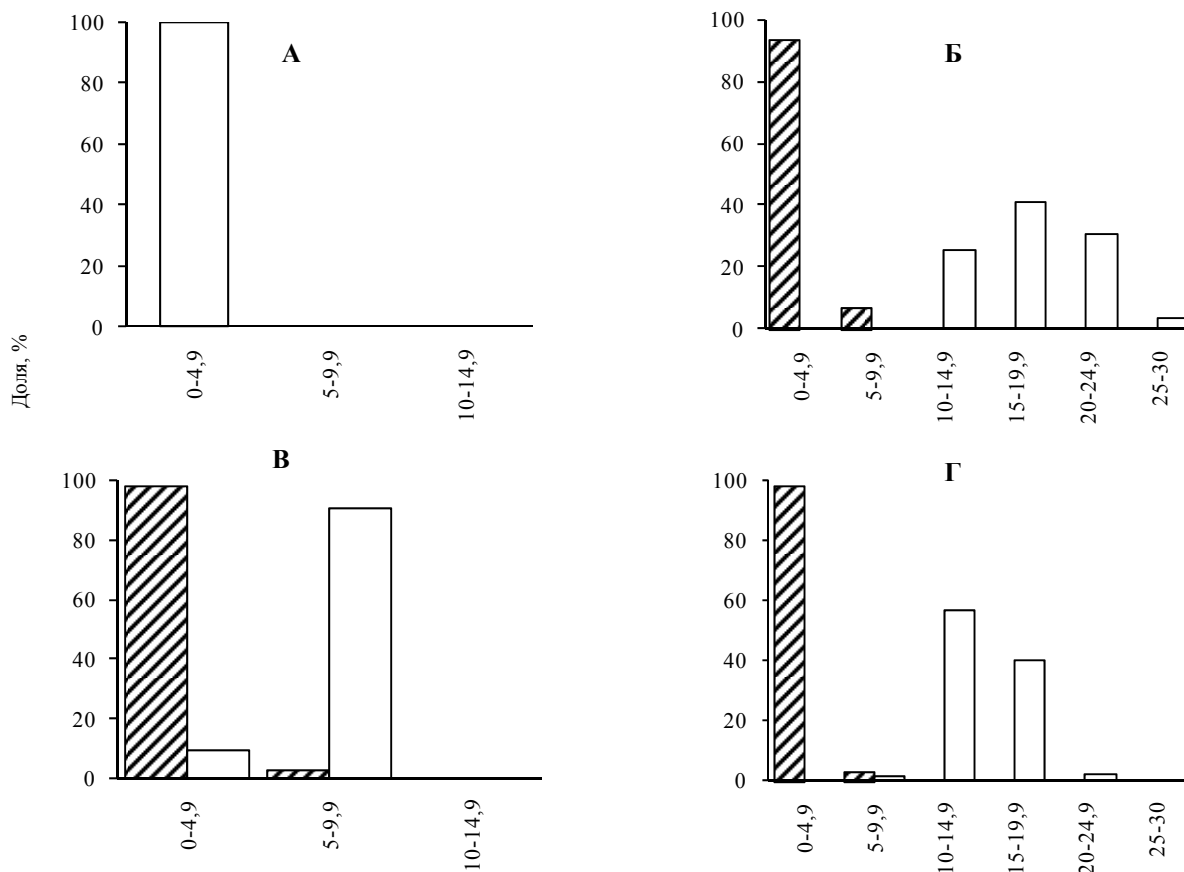
Таблица 2 – Размахи размерных параметров отдельных эктомикоризных окончаний *P. obovata* (39 выборок), *A. sibirica* (25 выборок) и *P. sylvestris* (24 выборки)

Признак	Вид дерева	Значение признака ¹		Отношение максимального значения к минимальному ²
		минимальное	максимальное	
Параметры развития корня				
Радиус корня, μm	<i>P. obovata</i>	51–128 (91)	173–346 (251)	1,9–4,6 (2,8)
	<i>A. sibirica</i>	76–180 (136)	311–518 (415)	2,0–5,4 (3,2)
	<i>P. sylvestris</i>	62–109 (90)	220–392 (270)	2,4–4,3 (3,0)
Доля площади корня на срезе, %	<i>P. obovata</i>	16–74 (53)	90–97 (94)	1,3–5,7 (1,9)
	<i>A. sibirica</i>	24–65 (51)	88–95 (93)	1,4–4,0 (1,9)
	<i>P. sylvestris</i>	38–62 (55)	92–97 (94)	1,5–2,5 (1,7)
Параметры развития грибного чехла				
Толщина грибного чехла, μm	<i>P. obovata</i>	2–8 (5)	20–110 (56)	3,3–35,0 (12,5)
	<i>A. sibirica</i>	7–13 (8)	66–167 (90)	6,5–20,0 (11,3)
	<i>P. sylvestris</i>	3–7 (5)	33–96 (49)	6,6–28,0 (10,7)
Доля площади чехла на срезе, %	<i>P. obovata</i>	3–10 (6)	26–84 (47)	3,8–20,3 (8,8)
	<i>A. sibirica</i>	4–12 (7)	35–76 (48)	4,3–14,7 (7,7)
	<i>P. sylvestris</i>	3–8 (6)	38–62 (45)	4,9–17,9 (8,8)

Примечание: ¹ – приведены абсолютные минимальные и максимальные значения соответствующих признаков у отдельных окончаний и средние (в скобках) для каждого вида дерева минимальные и максимальные значения. ² – приведены абсолютные минимальные и максимальные значения отношений у отдельных окончаний и средние (в скобках) для каждого вида дерева минимальные и максимальные значения отношения.

Закономерности изменчивости эктомикоризных окончаний и их структурных частей рассмотрим, используя в качестве характеристики изменчивости коэффициент вариации (v) (рис. 3; учитывая асимметричность и островершинность большинства частотных распределений признаков, расчет коэффициентов вариации осуществлен на логарифмированных данных). Попарные сравнения значений v , характеризующих изменчивость двух признаков (радиус корня и толщина чехла) в каждой выборке, показывают, что статистические значимые различия в уровне изменчивости размеров корня и чехла наблюдаются во всех 88 выборках (рис. 3, Б). Анализ массивов

значений v , относящихся к параметрам площадей сечения корня и чехла на срезе окончания, приводит к выводу о несколько меньшем разрыве в изменчивости размеров структурных частей, формируемых симбионтами (рис. 3, В). Но более высокий уровень изменчивости чехла очевиден и в этом случае (статистически различия подтверждаются в 64 выборках). Характер варьирования долей, занимаемых корнем и чехлом на срезе окончания, близок к варьированию линейных (радиус, толщина) размеров соответствующих частей (рис. 3, Г). Как и размеры корня, общий диаметр окончания варьирует очень в небольшой степени (рис. 3, А).



Классы значений коэффициентов вариации

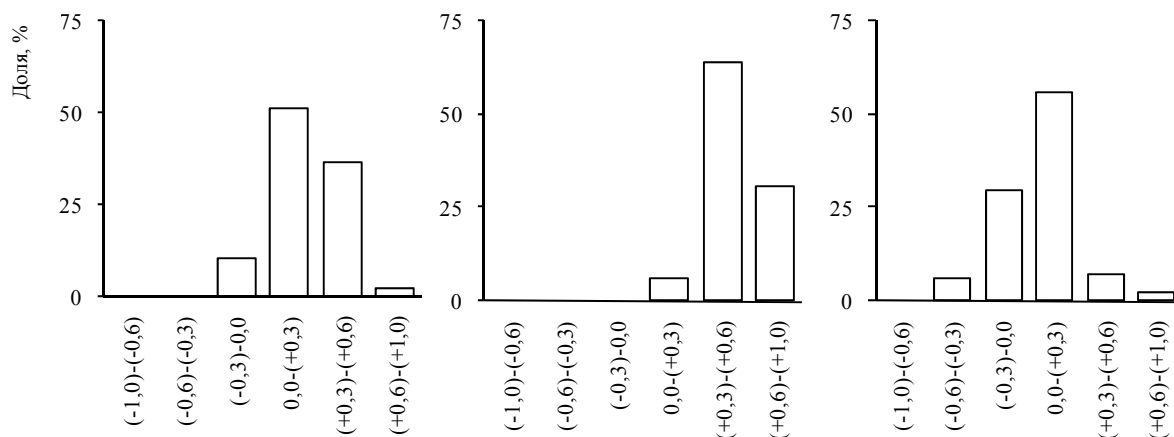
Рисунок 3 – Частотные распределения значений 88 коэффициентов вариации, относящихся к признакам: А – диаметр окончания; Б – радиус корня в составе окончания (заштрихованные столбики) и толщина грибного чехла (не залитые столбики); В – площадь корня (заштрихованные столбики) и грибного чехла (не залитые столбики) на поперечном срезе окончания; Г – доля площади корня (заштрихованные столбики) и грибного чехла (не залитые столбики) на срезе окончания

Значения коэффициентов вариации размеров эктомикоризных окончаний, рассчитанные на основании исходных, то есть не логарифмированных величин, существенно больше, чем представленные на рис. 3. Так, для радиуса корня значения v изменяются от 15 до 35, при этом в 80 % выборки значения v меньше 25 (диаметр окончания варьирует близким образом). Для толщины чехла значения v изменяются от 39 до 90, при этом в 51 % выборки значения v больше 50. Для «доли чехла на площади среза» значения v изменяются от 30 до 62; для «доли корня на площади среза» – от 6 до 18.

Таким образом, можно сделать вывод, что изменчивость признаков, описывающих степень развития грибного чехла в составе эктомикоризного окончания, выше, чем изменчивость размеров древесного партнера (корня). Одно из объяснений высокой изменчивости размеров чехла состоит в том, что он, в отличие от корня, может быть как очень тонким (в безмикоризных окончаниях толщина чехла, фактически, равна нулю, но такие окончания нами из анализа исключены), так и достаточно толстым (см. табл. 2). Толщина чехла варьирует в диапазоне трех порядков величин (единицы – первая сотня микрометров), а размер

корня – в диапазоне только двух порядков (от 50 до сотен микрометров). Корень не может иметь размер, меньше определенного минимума, так как он обязательно включает такие части как центральный цилиндр, эндодерма и паренхима коры, каждая из которых имеет конечные размеры.

Сопряженность размеров корня и чехла. В большинстве выборок выражена положительная связь между радиусом корня дерева и толщиной грибного чехла (в 34 выборках из 88 значения коэффициента корреляции превышают 0,3), а также между абсолютными площадями этих структурных частей на срезе окончания (в 83 выборках значения коэффициента корреляции превышают 0,3) (рис. 4, А-Б). Это означает, что в конкретном местообитании или микроместообитании при увеличении размеров корня, формирующего эктомикоризное окончание, увеличивается и толщина грибного чехла. Такое согласованное изменение размеров симбионтов приводит к тому, что их относительный вклад в объем целого окончания не зависит в большинстве случаев от общего размера окончания (в 75 выборках значения коэффициента корреляции между признаками «диаметр окончания» и «доля площади грибного чехла на срезе» варьируют в диапазоне от $-0,3$ до $+0,3$) (рис. 4, В).



Классы значений коэффициентов корреляции

Рисунок 4 – Частотные распределения значений 88 коэффициентов корреляции между радиусом корня и толщиной чехла (А); площадями корня и чехла на срезе (Б); диаметром окончания и долей площади грибного чехла на срезе (В)

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Тонкие поглощающие корни (по отношению, по крайней мере, к хвойным деревьям корректнее использовать термин не «корни», а «эктомикоризы», так как обычно 85-90 % тонких корней микоризованы) – наиболее активная часть подземных органов деревьев. В надземной сфере структурно сопоставимыми тонким корням (эктомикоризам) органами являются листья (хвоя). По сравнению с хвоей, макроморфологические признаки строения которой, как правило, варьируют на низком уровне (Мамаев, 1973), размеры эктомикоризных окончаний более изменчивы. Например, коэффициенты вариации различных характеристик поперечных размеров хвои у нескольких видов хвойных изменяются от 3-5 до 15-18 % (Boulli et al., 2001; Sellin, 2001; Woo et al., 2002), что в 1,5-3 раза меньше диапазона варьирования признака «диаметр окончания» – 15-31 %. Таким образом, возможно, что высокая размерная изменчивость эктомикориз является отражением большей гетерогенности почвы как среды формирования и функционирования эктомикориз, по сравнению с воздушной средой, в которой функционируют фотосинтетические органы.

Сравнение уровня варьирования признаков внутреннего строения эктомикориз (размеры частей, сформированных разными симбионтами) с уровнями варьирования различных анатомических признаков хвои (Мамаев, 1973) вновь показывает повышенную изменчивость для подземных органов (v изменяется в диапазоне 15-90 %), по сравнению с надземными (v изменяется в диапазоне 5-13(18) %). Из литературы прямые оценки уровня изменчивости параметров внутреннего строения эктомикориз нам не известны. Единственную возможность сопоставить наши данные с результатами других исследователей дает работа И. Остонена и К. Лыхмуса (Ostonen, Lõhmus, 2003), в которой приведены оценки средних значений некоторых параметров строения эктомикориз *Picea abies* в 5 местообитаниях, их стандартные ошибки и объемы

выборок. Это позволило рассчитать значения коэффициентов вариации в соответствующих выборках. Для признака «толщина чехла» значения v изменяются от 44 до 70 %; для «диаметра окончания» – от 19 до 25 %; для «доли площади грибного чехла на срезе» – от 43 до 68 %. Таким образом, по данным И. Остонен и К. Лыхмуса, как и в нашей работе, высоко изменчивы размерные признаки развития чехла и существенно менее изменчив общий размер эктомикоризного окончания.

Повышенная изменчивость размеров и доли участия гриба в формировании эктомикориз соответствует как его структурному положению на периферии симбиооргана, так и экологической роли посредника, взаимодействующего и с окружающей средой и с растением. И общий объем окончания, и соотношение объемов симбионтов в нем, по всей вероятности, являются признаками, связанными с эффективностью выполнения эктомикоризами своих функций. Можно полагать, что изменение этих параметров есть отражение реакции симбиосистемы на внешние или внутренние факторы. Поэтому, по нашему мнению, высокая размерная пластичность грибного компонента эктомикориз может рассматриваться как одно из доказательств или, по меньшей мере, как наглядная иллюстрация утверждения, что тонкая настройка поглощающих органов деревьев на функционирование в конкретных условиях почвенного окружения осуществляется путем преимущественной регуляции степени развития гриба.

В соответствие с формами внутривидовой изменчивости, выделенными С.А. Мамаевым (1973) для древесных растений, гетерогенность размеров эктомикориз можно связать с эндогенной, индивидуальной, хронографической и экологической формами изменчивости. При рассмотрении изменчивости симбиосистем, которыми являются эктомикоризы, понимание «эндогенной» и «индивидуальной» изменчивости существенно модифицируется по сравнению со случаями рассмотрения изменчивости органов собственно растений. Один из важ-

нейших источников изменчивости эктомикориз (эктомикоризных окончаний) возникает вследствие самого феномена взаимодействия корней с грибами, количество видов которых в одном местообитании потенциально велико и у одного дерева могут быть представлены эктомикоризы, сформированные несколькими видами грибов (Каратыгин, 1993). Уже только в силу этого обстоятельства эктомикоризы могут иметь разное строение (Селиванов, 1981; Godbout, Fortin, 1984; Agerer, 1996, 2006; и др.). Таким образом, по отношению к эктомикоризам можно ввести новую составляющую изменчивости, ближе всего стоящую к эндогенной изменчивости в понимании С.А. Мамаева, – симбиогенную. Некоторые, далеко не исчерпывающие, закономерности симбиогенной изменчивости анализируемых в настоящем сообщении признаков эктомикориз описаны (Веселкин, 2003) и установлено, в частности, что тип сложения грибного чехла четко детерминирует размерные параметры эктомикоризных окончаний. Разные виды грибов формируют эктомикоризы разной жизненности, что диагностируется по разному соотношению живых и мертвых тканей и массивов клеток (Qian et al., 1998). Обоснованность отдельного выделения симбиогенной составляющей изменчивости эктомикориз следует из сопоставления двух заключений, вытекающих из представленных результатов: с одной стороны, вариации соотношения симбионтов в отдельных окончаниях очень велики; с другой стороны, эти вариации не связаны (или связаны очень слабо) с общими размерами эктомикоризных окончаний. Это указывает на существование механизмов, обеспечивающих в целом сбалансированное развитие симбионтов в конкретном местообитании или микроместообитании.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз на техногенное воздействие: анатомический уровень // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. Екатеринбург, 1999. С. 11–18.
- Веселкин Д.В. Эктомикоризы всходов *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb., укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург: Изд-во "Екатеринбург". 2000. С. 42–55.
- 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.
- Веселкин Д.В. Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. Вып. 1. С. 22–29.
- Веселкин Д.В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами металлургического комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98.
- Веселкин Д.В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 753–761.
- Веселкин Д.В. Разнообразие эктомикориз ели сибирской в топо-экологическом градиенте (Висимский заповедник) // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике. Мат-лы науч. конф., посвященной 35-летию Висимского заповедника. Екатеринбург: Сред-Урал. кн. изд-во. Новое время, 2006. С. 101–107.
- 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.
- Зайцев Г.А., Веселкин Д.В. Масса, жизненность и микоризация тонких корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях нефтехимического загрязнения // Лесное образование, наука и хозяйство. Сб. докл. науч.-практ. конф., посвященной 125-летию Уфимского лесхоз-техникума. Уфа: РИО РУНМЦ МО РБ, 2003. С. 159–163.
- Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 115 с.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 283 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Чумак Н.Ф. Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus* у сосны обыкновенной // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15. Вып. 3. С. 202–207.
- Шемаханова Н.М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Agerer R. Ectomycorrhizae of *Tomentella albomarginata* (Thelephoraceae) on Scots pine // Mycorrhiza. 1996. Vol. 6. № 1. P. 1–7.
- Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae // Mycol Progress. 2006. Vol. 5. N 2. P. 67–107.
- Boulli A., Baaziz M., M'Hirit O. Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters // Euphytica. 2001. Vol. 119. № 3. P. 309–316.
- Cairney J.W.G., Chambers S.M. Interactions between *Pisolithus tinctorius* and its hosts: a review of current knowledge // Mycorrhiza. 1997. Vol. 7. № 3. P. 117–131.
- Chalot M., Javelle A., Blaudez D., Lambilliotte R., Cooke R., Sentenac H., Wipf D., Botton B. An update on nutrient transport processes in ectomycorrhizas // Plant and Soil. 2002. Vol. 244. № 1–2. P. 165–175.
- Cornelissen J.H.C., Aert R., Cerabolini B., Werger M.J.A., Heijden van der M.G.A. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // Oecologia. 2001. Vol. 129. № 4. P. 611–619.
- Godbout C., Fortin J.A. Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization // Can. J. Bot. 1984. Vol. 63. № 2. P. 252–256.
- Harley J.L., Smith S.E. Mycorrhizal symbiosis. London–New York: Academic Press, 1983. 483 p.
- Massicotte H.B., Peterson R.L., Ashford A.E. Ontogeny of *Eucalyptus pilularis* – *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae. I. Light microscopy and scanning electron microscopy // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. № 9. P. 1927–1939.
- Ostonsen I., Löhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions // Plant and Soil. 2003. Vol. 257. № 2. P. 435–442.
- Qian X.M., Kottke I., Oberwinkler F. Activity of different ectomycorrhizal types studied by vital fluorescence // Plant and Soil. 1998. Vol. 199. P. 91–98.
- Read D.J. Plant-microbe mutualisms and community structure //

- Biodiversity and ecosystem function. Ed.: Schulze E. D., Mooney H. A. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. 1999. P. 181-209.
- Sellin A. Morphological and stomatal responses of Norway spruce foliage to irradiance within a canopy depending on shoot age // *Env. and Exp. Bot.* 2001. Vol. 45. № 3. P. 115–131.
- Woo K.-S., Fins L., McDonald G.I., Wenny D.L., Eramian A. Effects of nursery environment on needle morphology of *Pinus monticola* Dougl. and implications for tree improvement programs // *New Forests.* 2002. Vol. 24. № 2. P. 113–129.
-

Поступила в редакцию 29 апреля 2012 г.
Принята к печати 16 мая 2013 г.