

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

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

Исследовали абсолютные размеры и соотношение 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.) в разных возрастных состояниях (всходы, подрост, взрослые деревья). Тонкие поперечные срезы (10 μm) эктомикоризных окончаний анализировали методом световой микроскопии (увеличение 100-500х). Абсолютные размеры целых эктомикоризных окончаний, их отдельных частей и соотношение симбионтов существенно зависят от возраста деревьев. Структура эктомикориз зависит также от сезонной фазы развития деревьев. Наибольший размер эктомикоризных окончаний наблюдается у *A. sibirica* (средний диаметр окончания в местообитании изменяется от 472 to 641 μm), у *P. obovata* и *P. sylvestris* размеры окончаний меньше и близки между собой (272-452 и 310-407 μm , соответственно). По соотношению симбионтов эктомикоризы трех видов деревьев не различаются. Во всех исследованных местообитаниях доля грибного чехла в объеме окончания изменяется у ели от 12 до 31, у пихты – от 17 до 30, у сосны – от 16 до 27 % общего объема окончания. Сделан вывод, что абсолютные размеры корня и грибного чехла у разных видов деревьев видоспецифичны, но соотношение симбионтов в эктомикоризах изменяется в широком и общем для всех трех видов деревьев диапазоне. В расчетах долю объема гриба в тонких поглощающих корнях можно принимать равной 20 %.

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

We studied the absolute sizes and proportion of parts of the ectomycorrhizal tips formed to tree (root) and fungal (mantle) symbionts. The ectomycorrhizae of three coniferous trees (*Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. and *Pinus sylvestris* L.) of different age (seedlings, undergrowth, adult trees) are investigated. Thin transverse section (10 μm) of the ectomycorrhizal tips we analyzed by light microscopy (magnification 100-500x). The absolute sizes of the whole tips, their separate parts and proportion of the symbionts strongly depended from the trees age. Structure of ectomycorrhizae depends also on a seasonal phase of tree development. The greatest size of the ectomycorrhizal tips was observed in *A. sibirica* (average diameter in one site varied from 472 to 641 μm). *P. obovata* and *P. sylvestris* has smaller sizes of the tips and it is close between this species (diameter varied 272-452 and 310-407 μm , respectively). The proportion of the symbionts the ectomycorrhizae of three tree species not differed from each other. On the all investigated sites the share of fungal mantle in total volume of the ectomycorrhizal tip is changes in *P. obovata* from 12 to 31, in *A. sibirica* – from 17 to 30, in *P. sylvestris* – from 16 to 27 % from total volume of the ectomycorrhizal tips. So the absolute sizes of root and fungal mantle in the different tree species are specific, but the proportion of the symbionts in ectomycorrhizae is similar for three tree species and it have a wide changes. In accounts the share of fungal volume in the thin absorbing tree roots is possible to accepted equal by 20 %.

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

Высокая изменчивость биомассы тонких поглощающих корней деревьев и методическая сложность ее определения (Орлов, Кошельков, 1971; Persson, 1983; Rygielwicz et al., 1997; Швиденко и др., 2001; Janssens et al., 2002; Helmisaari et al., 2002; Rasse et al., 2001) обуславливает низкую общую надежность существующих оценок запасов и скоростей круговорота корней, по сравнению со многими другими пулами углерода в лесных экосистемах (Швиденко и др., 2000, 2001). Облигатная микотрофность хвойных деревьев бореальной зоны (Harley, Smith, 1983; Каратыгин, 1993) еще более затрудняет создание адекватных представлений об объемах ресурсов, транслоцируемых в подземную сферу лесных биогеоценозов. Это определяет значительный интерес к оценке соотношения симбионтов в эктомикоризах. Корректные оценки данного соотношения необходимы для определения долей общего объема продуктов фотосинтеза, расходующихся собственно в корнях и в симбиотиче-

ски связанных с корнями грибах.

Способы получения оценок соотношения растительного и грибного симбионта в эктомикоризах можно подразделить на две группы: прямой микроморфологический анализ строения эктомикориз (Fogel, Hunt, 1979; Vogt et al., 1982; Веселкин, 1999, 2004; Ostonen, Löhmus, 2003) и методы, основанные на использовании биохимических маркеров (Hobbie, Colpaert, 2003; Satomura et al., 2003). Измерение толщины грибного чехла – обязательный методический прием при описании разновидностей эктомикориз, выделяемых *in vivo* или синтезированных в культуре (Чумак, 1981; Godbout, Fortin, 1984; Agerer, Weiss, 1996; Agerer, 1996; и др.). Измерялись чехлы и у эктомикориз, собранных в природных местообитаниях при проведении экологически ориентированных исследований (Чумак, 1981; Шкараба и др., 1991; Ostonen, Löhmus, 2003).

В настоящем сообщении анализируются многолетние данные о размерах эктомикоризных окончаний и соотношении объемов 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*

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

L.). Цель работы: выявление видовых особенностей абсолютных размеров эктомикоризных окончаний, их структурных частей и относительного участия растительного и грибного симбионтов в формировании эктомикориз. Для решения этой задачи потребовалось оценить также характер зависимости строения эктомикориз от возраста дерева и сезонной динамики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы сбора, камеральной обработки и характеристика объема фактического материала изложены в предыдущем сообщении (Веселкин, сообщение 1). Термином «выборка» обозначены совокупности эктомикоризных окончаний с одной пробной площади (в случае, если особенности микростообитаний в пределах площади не учитывались) или из одного типа микростообитания с одной пробной площади (если сбор эктомикориз произведен из разных микростообитаний в пределах одной пробной площади). В общей сложности получены данные о строении

эктомикориз в 88 выборках, объем каждой из которых – от 30 до 180 (как правило, около 100) окончаний. Всего проанализировано более 7000 эктомикоризных окончаний. 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 во всех случаях является среднее значение признака в выборке.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Параметры частотных распределений признаков. Прежде чем приступить к анализу размеров эктомикоризных окончаний трех видов деревьев, рассмотрим характеристики частотных распределений значений их основных признаков (табл. 1).

Таблица 1 – Характеристики частотных распределений размерных признаков эктомикоризных окончаний *P. obovata*, *A. sibirica* и *P. sylvestris*

Характеристика	Все серии	<i>P. obovata</i>		<i>A. sibirica</i>		<i>P. sylvestris</i> (деревья I яруса)
		все выборки	деревья I яруса	все выборки	деревья I яруса	
Количество выборок (n)	88	39	32	25	14	24
Диаметр окончания, μm						
Среднее арифметическое	406	343	331	560	558	350
Медиана	365	337	330	556	561	345
Размах (минимум – максимум)	272-641	272-452	272-390	472-641	515-605	310-407
Среднее квадратическое отклонение	103,41	39,13	29,31	34,19	23,30	27,42
Асимметрия	0,82	0,57	0,02	0,02	0,13	0,50
Эксцесс	-0,88	0,43	-0,53	1,39	0,22	-0,51
Отклонение от нормального распределения [#]	<0,001 (<0,001)	0,604	0,983	0,284	0,994	0,266
Радиус корня в составе окончания, μm						
Среднее арифметическое	180	153	148	247	248	155
Медиана	161	151	148	244	251	155
Размах (минимум – максимум)	120-292	120-202	120-174	203-292	228-267	138-179
Среднее квадратическое отклонение	44,84	16,57	12,84	16,74	10,94	11,68
Асимметрия	0,86	0,57	-0,08	0,14	-0,23	0,37
Эксцесс	-0,76	0,96	-0,10	2,398*	-0,29	-0,83
Отклонение от нормального распределения	<0,001 (<0,001)	0,613	0,969	0,227	0,691	0,355
Толщина грибного чехла, μm						
Среднее арифметическое	23	19	17	33	31	20
Медиана	19	17	17	31	31	19
Размах (минимум – максимум)	10-51	10-32	10-32	28-51	28-36	15-30
Среднее квадратическое отклонение	8,05	5,19	4,44	5,21	2,15	3,40
Асимметрия	0,86	0,78	1,21	2,16*	0,93	1,31
Эксцесс	0,60	0,32	3,12*	5,57*	0,46	2,59*
Отклонение от нормального распределения	<0,001 (0,053)	0,044 (0,633)	0,023 (0,636)	<0,001 (0,002)	0,176 (0,292)	0,025 (0,303)
Доля чехла в объеме окончания, %						
Среднее арифметическое	21	20	19	22	21	21
Медиана	20	19	19	21	21	21
Размах (минимум – максимум)	12-31	12-31	12-31	17-30	19-24	16-27
Среднее квадратическое отклонение	3,35	3,86	3,67	2,86	1,25	2,37
Асимметрия	0,51	0,78	1,08	1,05	0,50	0,72
Эксцесс	1,10*	1,16	3,04*	1,39	0,68	1,48
Отклонение от нормального распределения	0,032 (0,116)	0,105 (0,721)	0,022 (0,308)	0,041 (0,200)	0,874 (0,947)	0,481 (0,921)

Примечание: [#] – уровень статистической значимости (*P*) для *W*-критерия Шапиро-Уилка (в скобках приведены значения *P* после логарифмирования исходных величин); * – значения достоверно (*P*<0,05) отличаются от нуля.

За исключением одного случая, частотные распределения значений размерных признаков эктомикоризных окончаний при любой группировке выборок симметричны. У отдельных видов деревьев варьирование общего размера эктомикоризных окончаний и размера корней, входящих в их состав, удовлетворительно описывается кривой нормального распределения. Об этом свидетельствуют значения P для W -критерия Шапиро-Уилка, которые больше 0,05. Частотные распределения признака «толщина чехла» в большинстве случаев не соответствуют нормальному распределению. В трех случаях это обусловлено положительным эксцессом, в двух – выраженной бимодальностью распределений. Признак «доля чехла в объеме окончания» также не всегда варьирует в соответствии с нормальным распределением. Таким образом, для корректного анализа признаков развития гриба необходимо или использовать непараметрические методы или преобразовать исходные величины. Логарифмирование значений толщины чехла и доли чехла в объеме окончания приводят к нормализации их распределений при анализе массивов данных для отдельных видов деревьев, за исключением варианта группировки «*A. sibirica*, все выборки».

При объединенном рассмотрении эктомикориз всех видов деревьев распределения значений признаков «диаметр окончания», «радиус корня» и «толщина чехла» и после логарифмирования исходных величин неудовлетворительно аппроксимируются кривой нормального распределения. Причиной этого является их бимодальность. Это указывает на существование внутри полного массива оценок размерных параметров эктомикоризных окончаний, объединяющего данные для трех видов деревьев, различающихся друг от друга совокупностей. В качестве факторов, обуславливающих существование подобных различий, проанализированы: 1) различия, связанные с возрастом деревьев; 2) различия, связанные с периодом вегетационного сезона; 3) видовые особенности.

Возрастные особенности соотношения корня и

грибного чехла. Корректно проанализировать связь размеров эктомикориз с возрастом (функционально-возрастным состоянием) растений можно на примере выборок эктомикориз из экологического градиента, в котором осуществлен наибольший объем исследований – техногенного градиента в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской области). В разные годы здесь на одних и тех же пробных площадях были собраны эктомикоризы двухлетних всходов, подроста (особи высотой до 0,5 м в возрасте 3-14 лет) и деревьев первого яруса (особи в возрасте 40-80 лет) двух видов темнохвойных деревьев – ели и пихты. Всходы и подрост собирались под пологом древостоев. У обоих видов наблюдается близкая динамика размерных параметров эктомикоризных окончаний, обусловленная различиями возраста модельных групп деревьев (рис. 1; результаты двухфакторного ANOVA; фактор I – возраст модельной группы; фактор II – вид дерева; на рисунках 1 и 2 даны значения непреобразованных признаков «толщина чехла» и «доля чехла в объеме окончания», но оценки значимости различий, приводимые в тексте, рассчитаны для логарифмированных данных.) У обоих видов наибольший размер корня в эктомикоризном окончании характерен для подроста (рис. 1, А; $F_{I(2;32)}=8,19$; $P_I=0,001$; $F_{II(1;32)}=280,12$; $P_{II}<0,001$; $F_{I \times II(2;32)}=0,68$; $P_{I \times II}=0,515$). Наибольшая абсолютная толщина грибного чехла наблюдается у всходов (рис. 1, Б; $F_{I(2;32)}=7,83$; $P_I=0,002$; $F_{II(1;32)}=66,73$; $P_{II}<0,001$; $F_{I \times II(2;32)}=1,39$; $P_{I \times II}=0,265$), как и наибольшая доля грибного чехла в объеме окончания (рис. 1, В; $F_{I(2;32)}=7,49$; $P_I=0,002$; $F_{II(1;32)}=1,50$; $P_{II}=0,229$; $F_{(2;32) \times II}=1,36$; $P_{I \times II}=0,270$). Видовая специфика выявляется только в отношении абсолютных размеров эктомикориз, а их возрастная динамика у обоих видов параллельна, о чем свидетельствует отсутствие значимого взаимодействия факторов. Указанные возрастные особенности сохраняются при усложнении схемы ANOVA путем введения в качестве третьего фактора экологических характеристик местообитания.

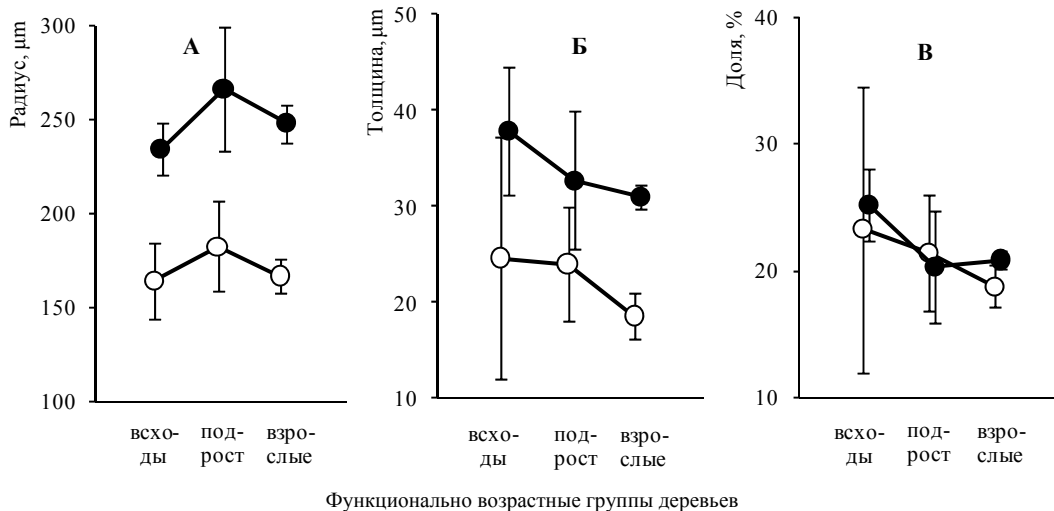


Рисунок 1 – Размерные параметры эктомикоризных окончаний *P. obovata* (не залитые кружки) и *A. sibirica* (залитые кружки) разного функционально-возрастного состояния. А – радиус корня в составе эктомикоризного окончания; Б – толщина грибного чехла; В – доля грибного чехла в объеме окончания. Вертикальные линии – 95%-й доверительный интервал

Таким образом, изменение функционально-возрастного состояния деревьев сопровождается изменениями в их взаимоотношениях с грибами, диагностируемыми по изменению соотношения их объемов в эктомикоризах. Корректно объяснить этот феномен сложно. Учитывая представления о положительной функциональной связи фотосинтеза и микоризообразования (Шемаханова, 1962; Селиванов, 1981), естественнее было бы ожидать противоположной зависимости – возрастания доли грибного симбионта с увеличением возраста дерева и улучшением условий освещения кроны.

Однако выявление причин возрастных различий не является целью работы и для дальнейшего изложения важным, в первую очередь, является вывод, что при прочих сравнениях необходимо учитывать возможное влияние функционально-возрастного состояния деревьев на размеры эктомикоризных окончаний и соотношение их частей.

Сезонные особенности соотношения корня и грибного чехла. Закономерности сезонной динамики

размеров эктомикориз рассмотрены на примере ели и сосны – двух видов, для каждого из которых имеются сборы эктомикориз, выполненные в июле, августе и сентябре-октябре. В двухфакторный ANOVA (фактор I – месяц отбора; фактор II – вид дерева) включены только выборки деревьев I яруса. Общей закономерностью для двух видов является возрастание в осенний период размеров корня в составе окончания (рис. 2, А; $F_{I(2;50)}=9,95$; $P_I<0,001$; $F_{II(1;50)}=13,44$; $P_{II}<0,001$; $F_{I \times II(2;50)}=13,76$; $P_{I \times II}<0,001$). Самые мощные грибные чехлы у ели представлены в осенний период, у сосны – в августе, при этом общая для двух видов закономерность сезонной изменчивости устанавливается на низком уровне значимости (рис. 2, Б; $F_{I(2;50)}=3,32$; $P_I=0,044$; $F_{II(1;50)}=14,89$; $P_{II}<0,001$; $F_{I \times II(2;50)}=8,80$; $P_{I \times II}<0,001$). В отношении признака «доля чехла в объеме окончания» не выявлено общего для ели и сосны тренда изменения (рис. 2, В; $F_{I(2;50)}=1,94$; $P_I=0,154$), но видовые особенности абсолютных значений и сезонной динамики этого параметра выражены ($F_{II(1;50)}=9,48$; $P_{II}=0,003$; $F_{I \times II(2;50)}=6,57$; $P_{I \times II}=0,003$).

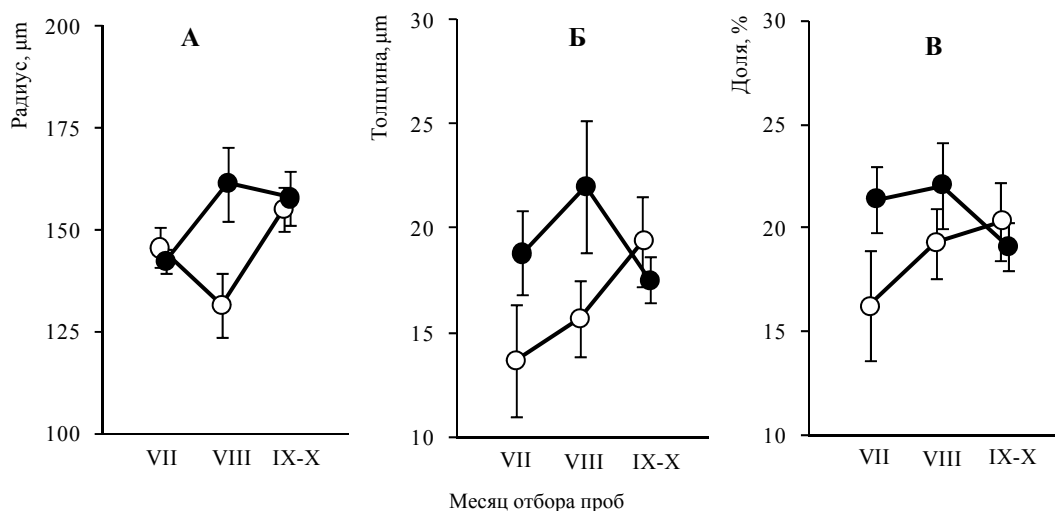


Рисунок 2 – Размерные параметры эктомикоризных окончаний деревьев I яруса *P. obovata* (не залитые кружки) и *P. sylvestris* (залитые ромбы) в разные периоды вегетационного сезона (VII – июль, VIII – август, IX-X – сентябрь-октябрь). А – радиус корня в составе эктомикоризного окончания; Б – толщина грибного чехла; В – доля грибного чехла в объеме окончания. Вертикальные линии – 95%-й доверительный интервал

Очевидно, что структура данных, которыми мы располагаем, не позволяет с уверенностью обсуждать характер сезонных изменений структуры эктомикоризных окончаний и какие-либо механизмы, ее обуславливающие. Для подобного обсуждения необходимо проведение специально спланированных исследований. Тем не менее, заключение методического характера о том, что сезонные особенности могут являться одной из составляющих общей изменчивости размеров эктомикоризных окончаний, представляется обоснованным, и это обстоятельство, как и изменчивость, связанную с возрастом особи, по возможности следует учитывать при прочих сравнениях.

Соотношение размеров корня и грибного чехла у разных видов деревьев. Поскольку большинство имеющихся в нашем распоряжении данных характеризует эктомикоризы взрослых деревьев (для

сосны имеются данные только относительно деревьев I яруса), первый этап выявления видовых особенностей размеров эктомикоризных окончаний осуществлен только в этой функционально-возрастной группе. Наибольшими абсолютными размерами эктомикоризных окончаний (диаметр 472-641 µm) характеризуется пихта, у ели и сосны размеры окончаний меньше и близки между собой (272-452 и 310-407 µm, соответственно) (см. табл. 1). В среднем диаметр окончаний и размер корня в их составе у пихты в 1,6-1,7 раза выше, чем у двух других видов деревьев; толщина чехла – в 1,5-1,8 раза. Площадь поперечного сечения окончания у пихты в 2,5-2,8 раза выше, чем у ели и сосны, а площадь поперечного сечения грибного чехла – в 2,5-3 раза. В отношении абсолютных поперечных размеров симбионтов видовые различия высокозначимы (табл. 2; строки №№ 1 и 5). Судя по критерию Шеффе, различия есть

не только между пихтой и двумя другими видами, но и между сосной и елью. По соотношению симбионтов в эктомикоризах три вида деревьев близки. У деревьев первого яруса грибной чехол занимает у ели 12-31, у пихты – 19-24, у сосны – 16-27 % объема окончаний, средние арифметические и медианы равны и составляют, соответственно, 19, 21 и 21 %. При дисперсионном анализе не логарифмированных дан-

ных, относящихся к взрослым деревьям, видовые различия недостоверны (табл. 2; строка № 10). Анализ логарифмированных данных эти различия показывает на низком уровне значимости и при этом они не подтверждаются критерием Шеффе (табл. 2; строка № 11). В непараметрическом тесте видовые особенности устанавливаются на высоком уровне (табл. 2; строка № 12).

Таблица 2 – Результаты статистической оценки видовых различий размерных параметров эктомикоризных окончаний *P. obovata*, *A. sibirica* и *P. sylvestris*

№ строки	Вид анализа ¹ (критерий)	Функционально-возрастная группа	Данные	Значения параметра ²			Критерий	
				<i>P. obovata</i>	<i>A. sibirica</i>	<i>P. sylvestris</i>	значение	<i>P</i>
Радиус корня в составе эктомикоризного окончания, μm								
1	однофакторный ANOVA ($F_{2,67}$)	деревья I яруса	не логарифмированы	148 a	248 c	155 b	357,90	<<0,0001
2	однофакторный ANOVA ($F_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	153 a	247 b	155 a	324,00	<<0,0001
3	трехфакторный ANOVA ($F_{2,81}$)	все возраста	не логарифмированы	153 a	247 b	155 a	324,54	<<0,0001
4	тест Краскела-Уоллиса ($H_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	нет оценок			53,27	<<0,0001
Толщина грибного чехла, μm								
5	однофакторный ANOVA ($F_{2,67}$)	деревья I яруса	не логарифмированы	17,25 a	31,05 c	19,55 b	68,29	<<0,0001
6	однофакторный ANOVA ($F_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	18,51 a	33,23 b	19,55 a	80,73	<<0,0001
7	трехфакторный ANOVA ($F_{2,81}$)	все возраста	не логарифмированы	18,51 a	33,23 c	19,55 b	57,66	<<0,0001
8	трехфакторный ANOVA ($F_{2,81}$)	все возраста	не логарифмированы	2,88 a	3,49 c	2,95 b	46,71	<<0,0001
9	тест Краскела-Уоллиса ($H_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	нет оценок			51,26	<<0,0001
Доля чехла в объеме окончания, %								
10	однофакторный ANOVA ($F_{2,67}$)	деревья I яруса	не логарифмированы	19,11 a	20,85 a	20,79 a	2,98	0,058
11	однофакторный ANOVA ($F_{2,67}$)	деревья I яруса	не логарифмированы	2,93 a	3,04 a	3,03 a	3,98	0,023
12	тест Краскела-Уоллиса ($H_{2,67}$)	деревья I яруса	не логарифмированы	нет оценок			9,80	0,007
13	однофакторный ANOVA ($F_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	19,66 a	21,98 b	20,79 ab	3,95	0,023
14	двухфакторный ANOVA ($F_{2,83}$)	все возраста	не логарифмированы	19,66 a	21,98 a	20,79 a	2,60	0,080
15	трехфакторный ANOVA ($F_{2,81}$)	все возраста	не логарифмированы	19,66 a	21,98 a	20,79 a	2,19	0,118
16	однофакторный ANOVA ($F_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	2,96 a	3,08 b	3,03 ab	4,81	0,011
17	двухфакторный ANOVA ($F_{2,83}$)	все возраста	не логарифмированы	2,96 a	3,08 a	3,03 a	3,54	0,034
18	трехфакторный ANOVA ($F_{2,81}$)	все возраста	не логарифмированы	2,96 a	3,08 a	3,03 a	3,05	0,053
19	тест Краскела-Уоллиса ($H_{2,85}$)	все возраста	не логарифмированы	нет оценок			10,68	0,005

Примечания: ¹ – однофакторный ANOVA: фактор – вид дерева; двухфакторный ANOVA: фактор I – вид дерева; фактор II – возраст; модель без взаимодействия факторов; трехфакторный ANOVA: фактор I – вид дерева; фактор II – возраст; фактор III – месяц сбора материала; модель без взаимодействия факторов; ² – одинаковыми буквенными индексами отмечены гомогенные по критерию Шеффе значения параметра в каждой строке.

При анализе полного массива данных, включающего все функционально-возрастные группы деревьев, различия между елью, пихтой и сосной по признакам «радиус корня» и «толщина грибного чехла» с высокой значимостью подтверждаются

при любом виде анализа (строки №№ 2-4, 6-9 табл. 2). По соотношению симбионтов видовые особенности фиксируются только в тех случаях, когда не учитывается влияние возрастной и возможной фенологической динамики параметра

(строки №№ 13, 16, 19 табл. 2). В двух- и трехфакторных ANOVA, учитывающих возрастную и фенологическую изменчивость (строки №№ 14-15, 17-18), видовые особенности параметра «доля грибно-го чехла в объеме окончания» не выявляются.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В первой известной нам работе, в которой было изучено соотношение тканей корня растения и грибного мицелия в эктомикоризах, доля гриба оценена как 40 % биомассы эктомикориз в молодых посадках *Pseudotsuga menziesii* (Fogel, Hunt, 1979). Близкие данные (доля гриба 39-40 % от массы микоризных корней) получены в двух разновозрастных насаждениях *Abies amabilis* (Vogt et al., 1982). От 18 до 28 % определена средняя доля площади грибного чехла на срезе эктомикоризных окончаний в 5 насаждениях *Picea abies* (Ostonen, Lõhmus, 2003). У сеянцев *P. sylvestris* в симбиотической культуре гриб составляет 14-22 % массы эктомикориз (Hobbie, Colpaert, 2003). Оценки, полученные с использованием метода определения эргостерола, дали меньшую массовую долю грибного симбионта: 2,9-6,9 % массы тонких корней (Satomura et al., 2003). И.В. Каратыгин (1993) в среднем оценил общее обилие грибного мицелия в эктомикоризах в 40-45 % от массы тканей растительного симбионта, что соответствует доле гриба в 28-31% от массы симбиоорганов в целом.

В соответствие с представленными результатами, в исследованных нами местообитаниях средняя объемная доля грибных чехлов в эктомикоризах трех видов хвойных варьирует в границах от 12 до 31 % (10 % и 90 %-й децили полного массива данных равны 17 и 25 %, нижний и верхний квартили – 19 и 22 %). Эти величины совпадают с имеющимся в литературе оценками соотношения объемов симбионтов в эктомикоризах деревьев рода *Picea* (Ostonen, Lõhmus, 2003). Если допустить возможность прямого сопоставления объемных и массовых долей симбионтов, удовлетворительное совпадение наблюдается также для сосны (Hobbie, Colpaert, 2003), но не для рода *Abies* (Vogt et al., 1982).

Согласно однофакторным статистическим тестам, для ели характерна меньшая объемная доля грибного чехла в эктомикоризах по сравнению с сосной и пихтой. Однако сомневаться в справедливости этого заключения заставляет следующее. У ели проанализировано наибольшее число выборок эктомикориз и выявлен самый широкий размах варьирования соотношения симбионтов, полностью перекрывающий аналогичные размахи у двух других видов. В одной из серий выборок эктомикориз ели установлен размах варьирования объемной доли чехла от 14 до 31%, что почти полностью перекрывает весь диапазон варьирования этого показателя у трех видов деревьев. Формирование микоризных симбиозов у потенциально микотрофных видов растений регулируется экологическими факторами. Это одно из основных положений парадигмы, в соответствии с которой микориза рассматри-

вается как инструмент «тонкой настройки» поглощающих органов деревьев на функционирование в конкретных условиях природных местообитаний (Каратыгин, 1993). В частности, показана экологическая детерминация параметра «доля чехла в объеме окончания» (Ostonen, Lõhmus, 2003; Веселкин, 2004, 2005, 2007). Материалы настоящего сообщения показывают, что соотношение симбионтов в эктомикоризах может зависеть от таких факторов как функционально-возрастное состояние и фенологическое состояние дерева. Эти факторы можно рассматривать как обуславливающие экологическую составляющую изменчивости. При их учете видовые различия по соотношению симбионтов в эктомикоризах не обнаруживаются.

Таким образом, видовую специфику абсолютных поперечных размеров эктомикоризных окончаний и размеров каждого из симбионтов в них (радиус корня, толщина чехла) у трех исследованных видов деревьев мы считаем надежно установленной. Соотношение же объемных долей симбионтов, скорее всего, варьирует у *P. obovata*, *A. sibirica* и *P. sylvestris* в некотором общем диапазоне и видовую специфику в отношении этого параметра следует считать не доказанной.

Представленные результаты позволяют дать грубую (учитывая широкую изменчивость), но необходимую, на наш взгляд, придержку для оценки соотношения симбионтов в поглощающих органах деревьев для ситуаций, когда существует необходимость раздельного учета объемов или масс симбионтов, но прямые исследования по каким-либо причинам невозможны. В таком случае, в качестве ориентировочной величины приемлемо использовать оценку объема гриба в грибном чехле в 19-21 % от общего объема эктомикориз. С учетом объема гиф в сети Гартига полный объем гриба составляет, по-видимому, 22-23 % от общего объема эктомикориз. «Эктомикоризы» – это только часть фракции корней, относимых к категории «тонкие поглощающие», поскольку «тонкие поглощающие корни» включают и эктомикоризы (микоризованные корни) и безмикоризные поглощающие корни. Ориентировочно принимая долю последних равной 10-15 % от общего количества поглощающих корней, долю объема (или массы) эктомикоризных грибов в целом в корнях, относимых к «тонким поглощающим», можно принимать равной 20 %.

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. 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. 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.
- Веселкин Д.В. (Сообщение 1) Размеры эктомикоризных окончаний *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. и соотношение симбионтов в них. Изменчивость отдельных окончаний // Хвойные бореальной зоны. 2013. № 1 - 2. С. 57-65.
- Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 115 с.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 322 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.
- Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С., Глюк М., Щепашенко Д.Г., Рожков В.А. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 1. Запасы растительной органической массы // Экология. 2000. № 6. С. 403–410.
- Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С., Рожков В.А., Глюк М. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто-первичная продукция экосистем // Экология. 2001. № 2. С. 83–90.
- Шемаханова Н.М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Шкараба Е. М., Переведенцева Л. Г., Мехоношин Л. Е. Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12–17.
- Agerer R. Ectomycorrhizae of *Tomentella albomarginata* (Thelephoraceae) on Scots pine // Mycorrhiza. 1996. Vol. 6. № 1. P. 1–7.
- Agerer R., Weiss M. Studies on ectomycorrhizae. XX. Mycorrhizae formed by *Thelephora terrestris* on Norway spruce // Mycologia. 1989. Vol. 81. № 3. P. 444–453.
- Brunner I. Pilzökologische Untersuchungen in Wiesen und Brachland in der Nordschweiz (Schaffhauser Jura) // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zürich: Stiftung Rübel, 1987. H. 92. 241 s.
- Fogel R., Hunt G. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover // Can. J. For. Res. 1979. Vol. 9. P. 245–256.
- 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.
- Helmisaari H.-S., Makkonen K., Kellomäki S., Valtonen E., Mälkönen E. Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland // Forest Ecology and Management. 2002. Vol. 165. № 1-3. P. 317–326.
- Hobbie E.A., Colpaert J.V. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants // New Phytologist. 2003. Vol. 157. № 1. P. 115–126.
- Janssens I.A., Sampson D.A., Curiel-Yuste J., Carrara A., Ceulemans R. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest // Forest Ecology and Management. 2002. Vol. 168. № 1-3. P. 231–240.
- Ostonen I., Löhmus K. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions // Plant and Soil. 2003. Vol. 257. № 2. P. 435–442.
- Persson H.Å. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests // Plant and soil. 1983. Vol. 71. № 1-3. P. 87-101.
- Rasse D.P., Longdoz B., Ceulemans R. TRAP: a modelling approach to below-ground carbon allocation in temperate forests // Plant and Soil. 2001. Vol. 229. № 2. P. 281–293.
- Rygielwicz P.T., Johnson M.G., Ganio L.M., Tingey D.T., Storm M.J. Lifetime and temporal occurrence of ectomycorrhizae on ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.) seedlings grown under varied atmospheric CO₂ and nitrogen levels // Plant and Soil. 1987. Vol. 189. № 2. P. 275–287.
- Satomura T., Nakatsubo T., Horikoshi T. Estimation of the biomass of fine roots and mycorrhizal fungi: a case study in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) stand // J. For. Res. 2003. Vol. 8. № 3. P. 221–225.
- Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 370–380.

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