

## Проникновение грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst

П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова

Учреждение образования «Витебский государственный университет  
имени П.М. Машерова»

Конкретных работ по вопросу проникновения гифов гриба в осевой цилиндр ели обыкновенной (*Picea abies*) нет. Во многих публикациях констатируется локализация грибного компонента в parenchymных клетках первичной коры, содержащих крахмал. Однако в осевом цилиндре корня растений идет постоянный ток веществ, богатых углеводами.

Цель исследования – доказать, что гифы гриба стремятся к проникновению в осевой цилиндр через пропускные клетки эндодермы.

**Материал и методы.** В течение вегетационного периода 2016 года проводили отбор образцов корневых систем *Picea abies* в импактной и фоновой зонах. Поперечные срезы микоризных окончаний рассматривали без предварительной окраски. Методы исследования: стационарный на пробных площадях и в научно-исследовательской лаборатории.

**Результаты и их обсуждение.** В ходе проведенных исследований установлен факт проникновения гифов гриба в осевой цилиндр корневых окончаний. Практически за три недели «грибной атаки» все живые клетки корня (клетки мезодермы первичной коры, пропускные клетки эндодермы, перицикла, паренхимы, флоэмы) переполнены грибным компонентом. Больше всего везикул развивается в перицикле. Впервые предложены схемы проникновения гриба в корень в импактной и фоновой зонах.

**Заключение.** Микориза *Picea abies* эктэндоотрофная. Зафиксирован и доказан факт проникновения гифов гриба в осевой цилиндр корня *Picea abies*. В импактной зоне все живые клетки корня переполнены гифами. В фоновой зоне живые клетки корневых окончаний не перегружены грибным компонентом. Нами обнаружено, что в импактной зоне размеры стелы меньше, чем в фоновой.

**Ключевые слова:** проникновение гифов гриба, грибной компонент, клетки корня, стела (центральный осевой цилиндр), корневые окончания, везикулы.

## Fungus Component Penetration into *Picea abies* (L.) Karst. Root Endings

P.Yu. Kolmakov, E.V. Antonova

Educational Establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

This study is motivated by the lack of information on fungus hyphae penetration into *Picea abies* stele. In many occasions it is performed on fungus location in cortex parenchyma cells. These cells often contain starch. But there is constant transport of substances enriched by carbohydrates in stele.

This study aims to show that fungus hyphae aspire to penetrate into stele through passage cells.

**Material and methods.** *Picea abies* root systems fragments were taken from the impact and the background zones during 2016 vegetative period. Cross sections of mycorrhizal endings were studied without preliminary staining. In our study we have used stationary routine at samples plots and laboratory methods.

**Findings and their discussion.** The result of fungus hyphae penetration into stele is established. All alive root cells (cortex parenchyma cells, endodermis passage cells, pericycle, parenchyma, phloem) are overflowed with fungus components during the three weeks of «fungus attack». Vesicles are developed mostly in pericycle. For the first time schemes of fungus penetration into the root in the impact and in the background zones are given.

**Conclusion.** *Picea abies* mycorrhizae is ectendotrophical. We have shown that fungus hyphae penetrate into roots endings stele. All alive root cells are overflowed with fungus hyphae components in the impact zone. In the background zone roots endings alive cells aren't overloaded by fungus components. Additionally, we have found out that in the impact zone the stele size is smaller than that in the background zone.

**Key words:** fungus hyphae penetration, fungus components, root cells, stele, roots endings, vesicles.

Одной из актуальных задач современной биологии является исследование факторов и механизмов коэволюции между организмами. Именно коэволюционные процессы определили существующие экологические взаимодействия между видами в биосфере. Представители двух царств органического мира – растения и грибы, важнейшие компоненты палео- и современных экосистем, прошли исторически длительный период совместного развития. Со времени своего возникновения эти группы организмов, обладая принципиальными различиями как по морфофункциональной организации, так и по той роли, которую они играют в биосферных процессах, оказались тесно взаимосвязанными в своей жизнедеятельности благодаря сопряженному развитию. Структурно оформившийся контакт между грибами и растениями, оказавший глубокое влияние на растительный мир, – это микориза [1].

Характерной чертой микоризы, отличающей ее от случаев паразитического инфицирования грибом корней, является приуроченность мицелия к определенным типам клеток и тканей корня. Эта гистотропная специализация служит четким диагностическим признаком для разграничения микоризы от псевдомикоризы, ризоплеи и грибных паразитических инфекций [1]. Гриб внедряется в первичную кору, но клетки корня не обнаруживают при этом никаких патологических симптомов и сохраняют свои характерные особенности [2]. Мицелий микоризных грибов сосредоточен, как правило, в эпиблеме и мезодерме первичных корней и не встречается в эндодерме, центральном цилиндре и меристеме (в клетках апекса корня); мицелий отсутствует также в каких-либо хлорофиллоносных тканях. Распространению мицелия по внутренним тканям и верхним частям растения препятствует ряд защитных структурных и физиологических барьеров хозяина. При этом мицелий эктомикоризных грибов формирует чехлы не только на молодых растущих апексах, как обычно считалось, но и на дифференцированных корнях взрослых растений [3].

Самые древние ископаемые микоризы хвойных (род *Pinus*) были найдены в центре Британской Колумбии (Канада) в известняках возрастом более 50 миллионов лет. В ископаемом материале обнаружены дихотомически разветвленные микоризы хвойных. Микоризы тех далеких эпох имели анатомические структуры, похожие на сеть Гартига и гифы мантии (корневого чехла) [4].

Эктэндомикориза как ассоциация формируется между ограниченным количеством видов грибов аскомицетов и хвойных из родов *Pinus* и *Larix* [5]. Структурально эктэндомикориза подобна на эктомикоризу: они имеют грибной чехол (мантию) и сеть Гартига, но существуют некоторые отличия в локализации сети Гартига. У эктэндомикоризы внутриклеточные гифы сети Гартига развиваются в эпидермальных клетках и клетках коры [6].

Только два рода хвойных – *Pinus* и *Larix* из *Pinaceae* – достоверно образуют эктэндомикоризу. Список видов может ограничиваться 100 видами рода *Pinus* и 10–12 видами рода *Larix*. Однако далеко не все виды из этого списка могут быть изучены на предмет эктэндомикоризы в полевых условиях либо в лаборатории. В литературе сообщается и о других родах высших растений, которые могут образовывать такие микоризы, но эти умозаключения сделаны на основании собранных полевых образцов старых эктэндомикориз.

Эктэндомикориза может быть арбутоидной и монотропоидной. Эти две категории микориз описаны в литературе [6]. В литературных источниках приводятся результаты анатомического строения микориз *Pinaceae* в основном двух европейских видов – *Pinus montana* и *Pinus silvestris*. Для них указываются кораллоподобные микоризы [7]. *Pinus silvestris* и *Picea abies* заражаются через корневые волоски эпіблемы. Вначале гифы растут внутри клеток наружной коры, образуя псевдопаренхиму, и лишь впоследствии появляются сеть Гартига и чехол [8].

Конкретных работ по вопросу проникновения гифов гриба в осевой цилиндр *Picea abies* нет. Есть только информация в зарубежной литературе о барьерном значении эндодермы, которая ограничивает проникновение гифов в осевой цилиндр [4].

Ведущая научная идея (гипотеза) заключается в том, что гифы гриба стремятся к проникновению в осевой цилиндр через пропускные клетки эндодермы.

Основной источник питания грибов – углеводы и азотистые вещества. Грибы могут использовать растворимые углеводы, моно- и дисахариды, добываемые ими иногда из корневой системы деревьев [9]. В осевом цилиндре корня растений идет постоянный ток веществ, богатых углеводами. В клетках поглощающей зоны корневой системы происходит один из важнейших процессов вторичного синтеза [10].

Цель исследования – доказать, что гифы гриба стремятся к проникновению в осевой цилиндр через пропускные клетки эндодермы.

**Материал и методы.** Материал исследования – ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst. (семейство *Pinaceae* Lindl.). Это важная лесообразующая порода бореальной зоны. В наших исследованиях является модельным видом. Подобный выбор объекта исследования не случаен. Это зависит от исключительной хозяйственной важности данной породы. На территории Беларуси *Picea abies* является зональной лесной культурой, ареал которой претерпевает значительные трансформации, связанные с изменениями экологических условий

крупных территориальных единиц на земном шаре. Методы исследования: стационарный на пробных площадях (ПП) и в научно-исследовательской лаборатории.

Район исследования был выделен нами по принципу ландшафтного районирования как комплекса более или менее исторически и экологически обособленных, взаимосвязанных между собой природно-экологических систем. Принцип ландшафтного районирования представляется наиболее естественным, имеющим неоспоримые преимущества перед территориально-административным. Ландшафт понимается как геосистема с единым происхождением, общей историей развития, сформированная в условиях однородного геологического фундамента, одного преобладающего типа рельефа, одинакового климата, с характерным сочетанием почв, растительных сообществ и геосистем локального уровня [11]. Практикой доказана особая важность ландшафта как опорной территориальной системы при комплексном учете природных ресурсов и оценке природной среды для ее рационального использования.

Район исследования расположен в подзоне дубово-темнохвойных подтаежных лесов [12; 13] или в широколиственно-таежной области [14], где происходит взаимопроникновение бореальной и неморальной растительности.

Большая часть материалов получена в натуральных регистрирующих (описательных или наблюдательных) исследованиях – градиентах факторов среды. Под подобными экологическими градиентами понимаются серии сопряженных, каким-либо образом упорядоченно расположенных в пространстве консорций (биоценозов, пробных площадей или местообитаний) или микробиотопов (микрорестообитаний) в пределах биоценозов [15].

Основные факторы среды – экологические градиенты – сводятся в два крупных типа: антропогенные, обязанные существованием тем или иным аспектам деятельности человека, и естественные, существующие независимо от человеческой деятельности. Нами изучались урбанизированные территории, т.е. насаждения *Picea abies*, где велики эффекты биологического загрязнения, рекреационные нагрузки. Поэтому обоснованно сравнивать между собой только городские насаждения и насаждения вне городов, не выстраивая какой-либо интенсивности воздействий [15].

Импактные зоны – непосредственно расположенные в городских условиях территории с высоким загрязнением и выраженными реакциями многих компонентов биоты.

Фоновые зоны – территории с региональными уровнями загрязнения и не фиксируемыми реакциями всех компонентов биоты [15].

На пробных площадях проводили отбор почвенных проб с помощью стального цилиндра диаметром 5 см и длиной 30 см. Точки отбора проб были приурочены к отдельным консорциям ели обыкновенной, согласно методике концентрической схемы пробоотбора [16–19], с расстоянием от 10 до 100 см от ствола в проекции кроны.

Характеристика пробных площадей, на которых проводился отбор почвенных проб, отражена в табл.

Таблица

**Характеристика пробных площадей**

| № ПП | Географическое положение |           |                                                  | Местообитание                         | Вид                            | Возраст лет | Количество выборок |
|------|--------------------------|-----------|--------------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|-------------|--------------------|
|      | с.ш.                     | в.д.      | Ближайший населенный пункт                       |                                       |                                |             |                    |
| 1    | 54°52' 54"               | 30°22'28" | д. Щитовка (Сенненский район, Витебская область) | Ельник разнотравно-мшистый            | <i>Picea abies</i> (L.) Karst. | 40          | 25                 |
| 2    | 55°10' 42"               | 30°13'28" | г. Витебск (центр города)                        | Еловые насаждения разнотравно-мшистые | <i>Picea abies</i> (L.) Karst. | 40          | 25                 |

Город Витебск – крупный промышленный центр северо-востока Республики Беларусь. Древесные насаждения выполняют стабилизирующую функцию. Основные токсические эффекты сопряжены с влиянием различных газообразных поллютантов. Почти невозможно разделить вклады разных источников в общее загрязнение атмосферы и практически нельзя исключить такие формы

антропогенных воздействий, как рекреационные нагрузки. Поэтому сильно нарушена структура почвенного профиля со слабо развитым, а зачастую и полностью отсутствующим горизонтом  $A_0$  (ферментативный горизонт). Весь почвенный профиль слишком уплотнен, что свидетельствует о значительной рекреационной нагрузке.

Пробная площадь (ПП2) расположена в центре города Витебска и соответствует импактной зоне. Данная пробная площадь находится в районе активного прессинга хозяйственной деятельности человека.

Состав древостоя: *Picea abies* (L.) Karst.: 10Е. Эдификатор: *Picea abies* (L.) Karst. Подлесок: *Sorbus aucuparia* L. Напочвенный покров: *Chelidonium majus* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Agrostis tenuis* Sibth., *Urtica dioica* L., *Scorzoneroideis automnalis* (L.) Moench, *Viola riviniana* Reichenb., *Festuca ovina* L., *Veronica officinalis* L., *Tussilago farfara* L., *Plantago major* L., *Plantago lanceolata* L., *Pilosella officinarum* Vaill., *Ajuga reptans* L., *Pleurosium schreberi* (Brid.) Mitt., *Mnium* sp.

Отбор почвенных проб проводили и на территории Луческой озерно-ледниковой низины.

Луческая озерно-ледниковая низина расположена в юго-восточной части Белорусского Поозерья, размещается между Витебской и Оршанской возвышенностями в пределах среднего и верхнего течения Лучесы и ее притоков – Оболянки, Суходровки, Серокоротянки. Район вытянут треугольником на северо-востоке от южных границ Белорусского Поозерья до долины Западной Двины [20].

Пробная площадь (ПП1) расположена в экологически чистом районе, вдали от промышленных объектов (примерно в 40 км) и агроценозов (примерно в 5 км) в пределах Луческой озерно-ледниковой низины и соответствует фоновой зоне.

Состав древостоя: 7Е2С1Б. Эдификатор: *Picea abies* (L.) Karst. Естественное возобновление под пологом: *Picea abies* (L.) Karst., *Populus tremula* L. Подлесок: *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill. Живой напочвенный покров: *Vaccinium myrtillus* L., *Melampyrum sylvaticum* L., *Convallaria majalis* L., *Calluna vulgaris* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., *Oxalis acetosella* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Festuca ovina* L., *Fragaria vesca* L., *Viola riviniana* Reichenb., *Pleurosium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum rugosum* Brid., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Briol. eur.

Получение фактических данных для изучения строения эктандомикоризы заключалось в выкопке, т.е. извлечении из почвы образцов – фрагментов корневых систем, корневых мочек с представленными на них корнями последних порядков ветвления. Образцы извлекались из почвенных навесок проб так, что невозможно было строго установить их принадлежность к той или иной особи растений [21; 22]. Получаемые этим путем характеристики микориз относятся или могут быть усреднены на уровень сообщества в целом. Такой способ извлечения проб обоснован при изучении микоризообразования у взрослых растений [15].

Отбор образцов корневых систем проводили в течение вегетационного периода 2016 года. Образцы фиксировали в 4% формалине и в 70% спирте. Изучение анатомического строения корневых окончаний осуществляли в лабораторных условиях с использованием замораживающего микротомы Leica CM 1860 и микроскопа с сопутствующим программным обеспечением Leica DM 2500. Поперечные срезы микоризных окончаний рассматривали без предварительной окраски.

**Результаты и их обсуждение.** В ходе проведенных исследований установлен факт проникновения грибного компонента в осевой цилиндр корневых окончаний. Практически за три недели «грибной атаки» все живые клетки корня, а именно: клетки мезодермы первичной коры, пропускные клетки эндодермы, клетки центрального осевого цилиндра (перицикла, паренхимы, флоэмы) – оказываются переполненными грибным компонентом. Как отчетливо видно на поперечных срезах корня и в импактной зоне, и в фоновой, больше всего везикул развивается в перицикле. Меристематические клетки в большей степени, чем паренхимные, характеризуются высоким содержанием питательных веществ. Наши исследования подтверждают гистотропную специализацию мицелия к определенным типам клеток и тканей корня, что является характерной чертой микоризы [1].

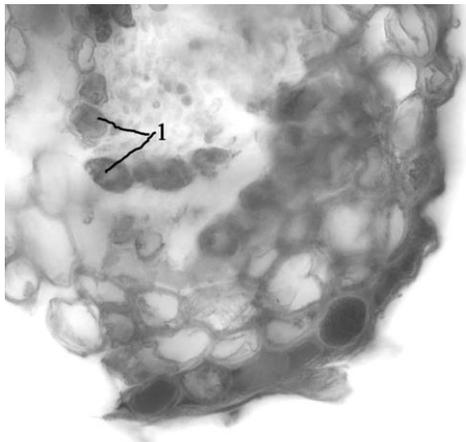
Предлагаются схемы проникновения гриба в корень в импактной и фоновой зонах.

В импактной зоне: корневой чехол -> сеть Гартига (гифы в межклетниках, внутриклеточные гифы) -> везикулы в пропускных клетках эндодермы -> везикулы и единичные пелотоны в перицикле -> везикулы сначала в клетках паренхимы, флоэмы, затем – везикулы+пелотоны (там же) и, наконец, везикулы во всех клетках перицикла.

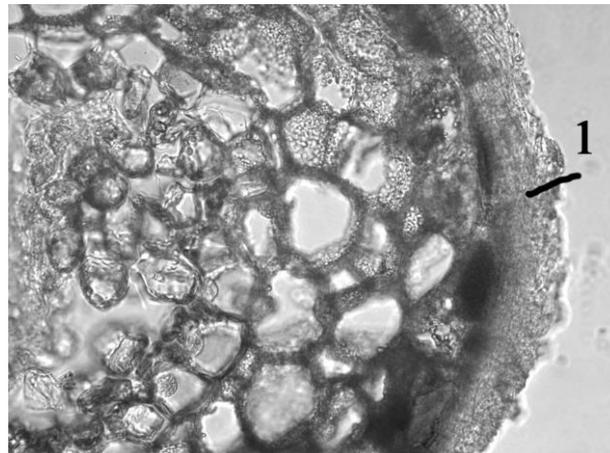
В фоновой зоне: корневой чехол -> сеть Гартига (гифы в межклетниках, внутриклеточные гифы) -> везикулы в пропускных клетках эндодермы -> везикулы+пелотоны в стеле: сначала везикулы и единичные пелотоны в перицикле, затем – везикулы во всех клетках перицикла и, наконец, в паренхиме, флоэме.

Сравнение поперечных срезов корневых окончаний *Picea abies* проводится по ряду признаков в импактной и фоновой зонах (рис. 1–5).

Фоновая зона



Импактная зона



№ образца 26-07-07-2016 / Simple 2 / Photo 2 Без чехла

№ образца 45-12-10-2016 / Simple 1 / Photo 7 Чехол

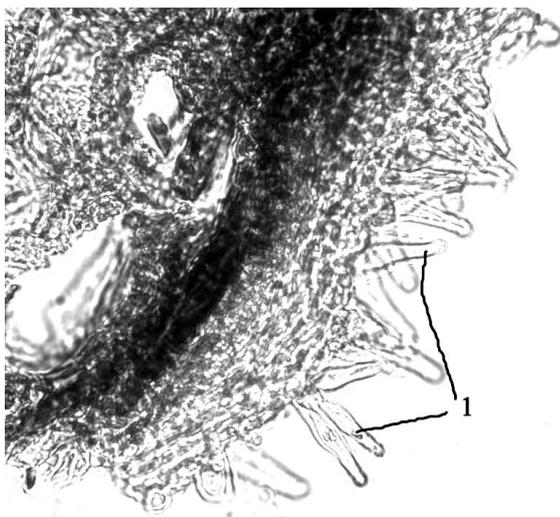
1 – везикулы в осевом цилиндре

1 – чехол

В выборках встречаются корневые окончания без чехла грибного компонента.

Фактически во всех выборках отмечается наличие чехла.

**Рис. 1. Наличие микоризного чехла.**

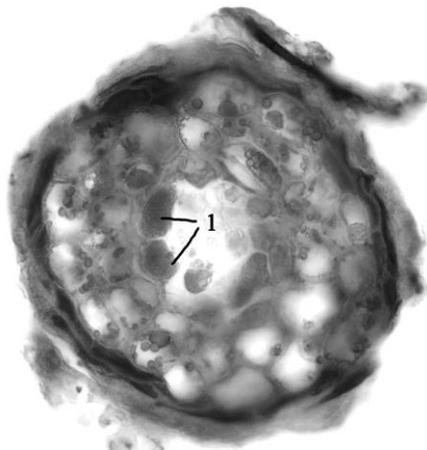


№ образца 1-05-10-2014 / Simple 1 / Photo 32

1 – структуры геминиального слоя базидиальных грибов

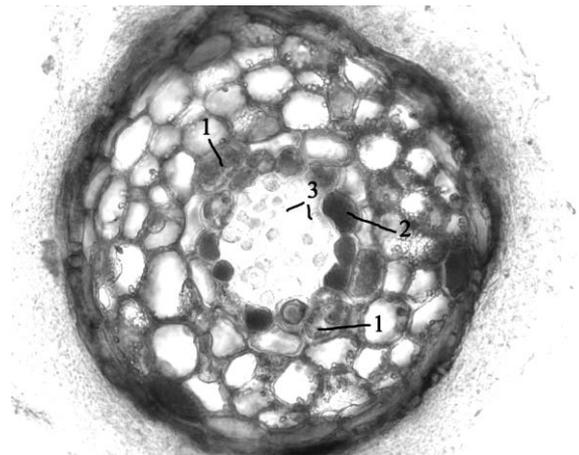
Структуры геминиального слоя грибного компонента напоминают стерильные элементы гимения высших базидиальных грибов. В импактной зоне подобных элементов не обнаружено.

**Рис. 2. Элементы наружного чехла корневых окончаний.**



№ образца 22-01-07-2016 / Simple 2 / Photo 34

1 – везикулы в осевом цилиндре



№ образца 41-01-09-2016 / Simple 2 / Photo 0109

1 – везикулы в пропускных клетках эндодермы

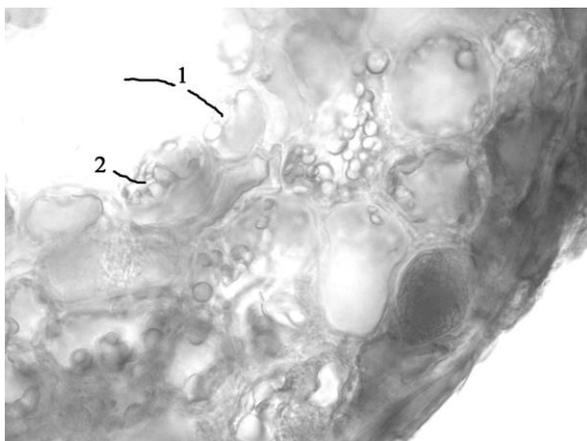
2 – везикулы в клетках перицикла

3 – пелотоны

Структурные элементы грибного компонента отмечаются во всех тканях и системах корневого окончания.

Наблюдается визуальное увеличение числа структурных элементов грибного компонента.

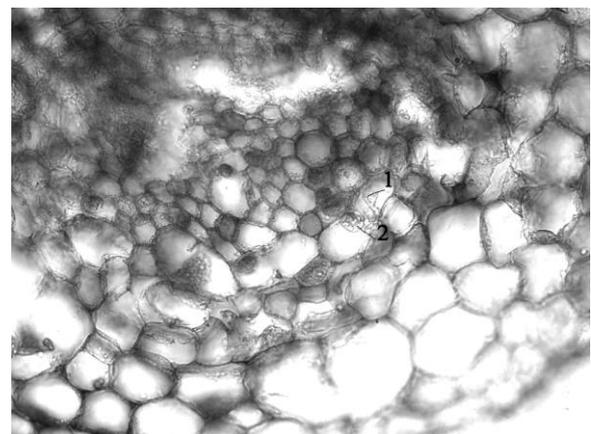
Рис. 3. Количество грибного компонента в структурах корневого окончания.



№ образца 20-29-06-2016 / Simple 1 / Photo 64

1 – везикулы

2 – пелотоны



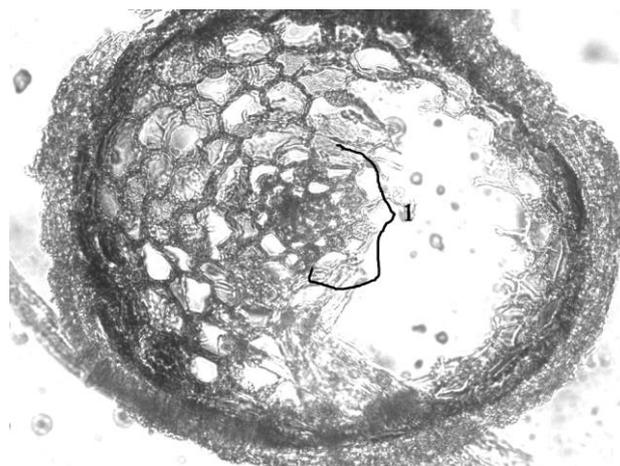
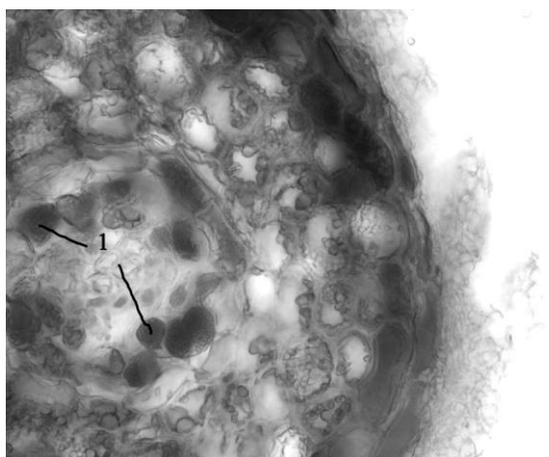
№ образца 33-08-08-2016 / Simple1/ Photo 2

1 – пелотоны

2 – везикулы

Наблюдаются элементы грибного компонента в осевом цилиндре.

Рис. 4. Грибной компонент в осевом цилиндре.



№ образца 28-11-07-2016 / Simple 2 / Photo 3 Стела  
нормального размера

№ образца 34-15-08-2016 / Simple 3 / Photo 5  
Маленькая стела

1 – везикулы в стеле

1 – стела

Стела нормального размера

Стела маленького размера

Рис. 5. Размер стелы.

**Заключение.** Экспериментально доказано, что микориза *Picea abies* (L.) Karst. является эктэндотрофной. Зафиксирован факт проникновения грибного компонента в осевой цилиндр корневых окончаний. Впервые предложена схема проникновения гриба в структурные элементы корня *Picea abies* (L.) Karst. В импактной зоне все живые клетки корня: клетки мезодермы первичной коры, пропускные клетки эндодермы, клетки центрального осевого цилиндра (перидермы, паренхимы, флоэмы) – переполнены грибным компонентом. В фоновой зоне живые клетки корневых окончаний не были перегружены гифами гриба. В импактной зоне размеры стелы меньше, чем в фоновой.

Сложные, многообразные и до конца не изученные взаимоотношения в эволюционно длительно существующей паре Plantae – Mycetalia ставят все больше вопросов.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Каратыгин, И.В. Козволюция грибов и растений / И.В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 118 с.
2. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – 558 с.
3. Салаяев, Р.К. Анатомическое строение корневых окончаний взрослой сосны и ход формирования в них микориз / Р.К. Салаяев // Ботанический журнал. – 1958. – Т. 43, № 6. – С. 869–876.
4. LePage, B.A. Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene / B.A. LePage, R.S. Currah, R.A., Stockey, G.W. Rothwell // Am. J. Bot. – 1997. – Vol. 84. – P. 410–412.
5. Yu, T.E. J.-C. Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions / T.E. J.-C. Yu, K.N. Egger, R.L. Peterson // Mycorrhiza. – 2001. – Vol. 11. – P. 167–177.
6. Peterson, R. Larry Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology / R. Larry Peterson, Hugues B. Massicotte, Lewis H. Melville. – Ottawa: NRC Research Press, 2004. – 173 p.
7. Келли, А. Микотрофия у растений / А. Келли. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1952. – 239 с.
8. Melin, E. Till kändedom om mykorrhizas vamparnas spridningssätt hos Ericacerna / E. Melin // Bot. Not. – 1921. – P. 283–286.
9. Титаев, А.А. Биология высших грибов / А.А. Титаев. – М.: Наука, 1976. – 80 с.
10. Колесников, В.А. Корневая система плодовых и ягодных растений / В.А. Колесников. – М.: Колос, 1974. – 509 с.
11. Исаченко, А.Г. Типы ландшафтов Нечерноземья Европейской России / А.Г. Исаченко, А.А. Шляпников // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. – 1979. – Т. 111, вып. 1. – С. 9–10.
12. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. – Минск: Наука и техника, 1982. – 326 с.
13. Геоботаническое районирование СССР / под ред. Е.М. Лавренко. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 152 с.
14. Цинзерлинг, Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР / Ю.Д. Цинзерлинг. – Л.: Академия наук СССР, 1934. – 359 с.
15. Веселкин, Д.В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (*Pinaceae* Lindl.): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Д.В. Веселкин; Ин-т экологии растений и животных РАН. – Екатеринбург, 2013. – 40 с.
16. Suvi, T. Ectomycorrhizal fungal diversity of birch in Tagamoisa wooded meadow and the adjacent forest. Master of Science Thesis / T. Suvi. – Tartu, 2005. – 46 p.

17. Ishida, T.A. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests / T.A. Ishida, K. Nara, T. Hogetsu // *New Phytol.* – 2007. – Vol. 174. – P. 430–440.
18. Walbert, K. Ectomycorrhiza of *Pinus radiata* (D. Don 1836) in New Zealand – an above – and belowground assessment / K. Walbert, T.D. Ramsfield, H.J. Ridgway, E.E. Jonaes // *Australasian Mycologist.* – 2010. – Vol. 29. – P. 7–16.
19. Smith, S.E. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales / S.E. Smith, F.A. Smith // *Ann. Biol.* – 2011. – Vol. 62. – P. 227–250.
20. Якушко, О.Ф. Геоморфология: учебник для студентов высш. учеб. заведений по специальностям «География», «Геоэкология» / О.Ф. Якушко, Ю.Н. Емельянов, Д.Л. Иванов. – Минск: ИВЦ Минфина, 2011. – 320 с.
21. Blaschke, H. Einfluss von saurer Beregnung und Kalkung auf die Biomasse und Mykorrhizierung der Feinwurzeln von Fichten / H. Blaschke // *Forstw. Cbl.* – 1986. – Bd. 105. – H. 4. – S. 324–329.
22. Kocourek, R. Fine root and mycorrhizal biomass in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. Forest stands under different pollution stress / R. Kocourek, A. Bystrčan // *Ecological and applied aspects of ecto- and endomycorrhizal associations.* – 1989. – Praha. – Pt. 1. – P. 235–242.

## R E F E R E N C E S

1. Karatygin I.V. *Koevolutsiya gribov i rastenii* [Coevolution of Fungi and Plants], St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, 118 p.
2. Ezau K. *Anatomiya semennikh rastenii* [Anatomy of Seed Plants], Moscow, Mir, 1980, 558 p.
3. Saliyev R.K. *Botanicheski zhurnal* [Botanical Journal], 1958, 43(6), pp. 869–876.
4. LePage, B.A. Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene / B.A. LePage, R.S. Currah, R.A. Stockey, G.W. Rothwell. – *Am. J. Bot.*, 84. 1997. – P. 410–412.
5. Yu, T.E.J.-C. Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions / T.E.J.-C. Yu, K.N. Egger, R.L. Peterson // *Mycorrhiza*, Vol. 11, 2001, pp. 167–177.
6. Peterson, R. Larry Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology / R. Larry Peterson, Hugues B. Massicotte, Lewis H. Melville. – Ottawa: NRC Research Press, 2004. – 173 p.
7. Kelly A. *Mikotrofiya u rastenii* [Mycotrophy of plants], Moscow, Izdatelstvo inostrannoi literatury, 1952, 239 p.
8. Melin, E. Till kändedom om mykorrhizas vamparnas spridningssätt hos Ericacerna / E. Melin // *Bot. Hot.* – 1921. – P. 283–286.
9. Titayev A.A. *Biologiya visshikh gribov* [Biology of Higher Fungi], Moscow, Nauka, 1976, 80 p.
10. Kolesnikov V.A. *Kornevaya sistema plodovikh i yagodnikh rastenii* [Root System of Fruit and Berry Plants], Moscow, Kolos, 1974, 509 p.
11. Isachenko A.G., Shliapnikov A.A. *Izvestiya vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva* [News of Union Geography Society], 1979, 111(1), pp. 9–10.
12. Geltman V.S. *Geograficheski i tipologicheski analiz lesnoi rastitelnosti Belorussii* [Geographical and Typological Analysis of Wood Plants of Belarus], Minsk, Nauka i tekhnika, 1982, 326 p.
13. Lavrenko E.M. *Geobotanicheskoye raionirovaniye SSSR* [Geobotanical Regioning of the USSR], Moscow, Leningrad, Izdatelstvo AN SSSR, 1947, 152 p.
14. Tsinzerling Yu.D. *Geografiya rastitelnogo pokrova Severo-Zapada Evropeiskoi chasti SSSR* [Geography of Vegetation of the European North-West of the USSR], Leningrad, Akademiya nauk SSSR, 1934, 359 p.
15. Veselkin D.V. *Morfologicheskaya izmenchivost i adaptivnoye znachenie ektomikoriz khvoynykh (Pinaceae Lindl.)*, *Avroreferat dissertatsii na soiskaniye uchenoi stepeni doktora biologicheskikh nauk* [Morphological Variation and Adaptive Parameter of *Pinaceae* Lindl. Ectomycorrhiza, Dr.Sc. (Biology) Dissertation Summary], Yekaterinburg, 2013, 40 p.
16. Suvi, T. Ectomycorrhizal fungal diversity of birch in Tagamoisa wooded meadow and the adjacent forest. Master of Science Thesis / T. Suvi. – Tartu, 2005. – 46 p.
17. Ishida, T.A. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests / T.A. Ishida, K. Nara, T. Hogetsu // *New Phytol.* – 2007. – Vol. 174. – P. 430–440.
18. Walbert, K. Ectomycorrhiza of *Pinus radiata* (D. Don 1836) in New Zealand – an above – and belowground assessment / K. Walbert, T.D. Ramsfield, H.J. Ridgway, E.E. Jonaes // *Australasian Mycologist.* – 2010. – Vol. 29. – P. 7–16.
19. Smith, S.E. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales / S.E. Smith, F.A. Smith // *Ann. Biol.* – 2011. – Vol. 62. – P. 227–250.
20. Yakushko O.F., Yemelyanov Yu.N., Ivanov D.L. *Geomorfologiya: uchebnik dlia studentov vysshikh uchebnikh zavedenii po spetsialnostiam «Geografiya», «Geoekologiya»* [Geomorphology, University Student Textbook], Minsk, IVTs Minfina, 2011, 320 p.
21. Blaschke, H. Einfluss von saurer Beregnung und Kalkung auf die Biomasse und Mykorrhizierung der Feinwurzeln von Fichten / H. Blaschke // *Forstw. Cbl.* – Bd. 105. – H. 4. – 1986. – S. 324–329.
22. Kocourek, R. Fine root and mycorrhizal biomass in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. Forest stands under different pollution stress / R. Kocourek, A. Bystrčan // *Ecological and applied aspects of ecto- and endomycorrhizal associations.* – Praha. – Pt. 1. – 1989. – P. 235–242.

Поступила в редакцию 03.10.2017

Адрес для корреспонденции: e-mail: pavel\_kolmakov@list.ru – Колмаков П.Ю.