

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ЭНДОАССОЦИАЦИЙ

П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова

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

Взаимодействующие организмы на определенных этапах развития консортивных связей находятся во взаимовыгодных отношениях, подчиняются принципам динамического равновесия и в результате образуют эндоассоциацию.

Цель работы – на примере анатомических срезов микоризных корневых окончаний Ели обыкновенной установить последовательность взаимоотношений растения и гриба в эндоассоциации, отразить структуру взаимосвязи Царств живой природы в функционировании эндоассоциации.

Материал и методы. *Материал исследования: микоризные корневые окончания Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство Pinaceae Lindl.). Методы: стационарный на пробных площадях и в научно-исследовательской лаборатории.*

Результаты и их обсуждение. *На основании сравнительного изучения и анализа неокрашенных поперечных анатомических срезов микоризных корневых окончаний Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. сформулированы взаимоотношения растения и гриба: зарождение общих анатомических структур (грибные кармашки), анатомо-морфологическая консолидация грибного и растительного партнеров. Композиционная структура взаимосвязи Царств живой природы играет роль при образовании консортивных связей и функционировании эндоассоциации. Взаимовлияние растительного и грибного компонентов происходит, пока каждый из партнеров не начнет развиваться по своей биологической программе.*

Заключение. *Грибной компонент оказывает влияние на заложение анатомических структур первичного строения корня. Отторжение грибной мантии растением в зоне всасывания является причиной образования бесчехольных корневых окончаний. Эктэндомикориза Ели обыкновенной как один из примеров, подтверждающих существование истинной эндоассоциации, является промежуточной стадией развития консортивных связей.*

Ключевые слова: *Ель обыкновенная, эктэндомикориза, грибной чехол, консортивные связи.*

SHAPING AND DEVELOPMENT OF ENDOASSOCIATIONS

P.Yu. Kolmakov, E.V. Antonova

Education Establishment "Vitebsk State P.M. Masherov University"

Interacting organisms are in mutually beneficial relations at some stages of consort link development; they are subordinate to the principles of dynamic balance and, as a result, form endoassociations. The purpose of the paper is, on the example of anatomical sections of mycorrhizal root endings of the fir tree, to identify the sequence of interrelations of the plant and the fungus in an endoassociation, to reflect the interrelation structure of the nature kingdoms in endoassociation functioning.

Material and methods. *The research material was mycorrhizal root endings of the fir tree *Picea abies* (L.) Karst. (the family of Pinaceae Lindl.). The research methods are the stationary on test grounds and at the research laboratory.*

Findings and their discussion. *On the basis of a comparative study and analysis of unpainted transverse anatomical sections of mycorrhizal root endings of the fir tree *Picea abies* (L.) Karst. the plant and the fungus interrelations are formed: the birth of joined anatomical structures (fungus pockets), anatomical and morphological consolidation of the fungus and the plant partners. The composition structure of the interlink between the nature kingdoms plays a role in shaping consort links and in functioning of the endoassociation. The interrelation of the plant and the fungus components takes place until each of the partners starts developing according to its biological program.*

Conclusion. *The fungus component influences the origination of anatomical structures of the primary structure of the root. The rejection of the fungus cover by the plant in the suction zone is the reason for shaping uncovered root endings. Ectendomycorrhizal of the fir tree, as an example which confirms the existence of the real endoassociation is an intermediate stage of consort links development.*

Key words: *fir tree, ectendomycorrhizal, fungus cover, consort links.*

Консорция в современной трактовке рассматривается как эволюционно сложившаяся система разнородных организмов (растений, животных, грибов, бактерий), связанных между собой особыми, специфическими отношениями – консортивными связями. Данные связи – это взаимодействие двух организмов прямого непосредственного устойчивого характера, когда один (детерминант) выступает как источник ресурса, а другой (консорт) – как потребитель. В консорции детерминант является ядром, центральным организмом, эдификатором указанной системы.

Консорты представлены организмами, для которых детерминант служит источником разнообразных ресурсов, главным образом, топических и трофических [1]. На определенных этапах развития взаимодействующие организмы находятся во взаимовыгодных отношениях, подчиняются принципам

динамического равновесия и в результате образуют эндоассоциацию. В понятие «эндоассоциация» входит такое объединение разнородных живых организмов, чьи обменные процессы напрямую связаны друг с другом: происходит не только тесное перекрывание, но и значительное взаимное сближение биохимических циклов в узловых стадиях протекающих биохимических реакций между всеми взаимодействующими партнерами. Эндоассоциация находится в постоянном развитии, что согласуется с принципами постоянства и непрерывности консортивных связей. Комфортность достигается за счет динамического равновесия: одни партнеры сменяются другими, что связано и с изменениями экологических условий окружающей среды, и с перемещением веществ, образовавшихся в результате перекрывания метаболических циклов [2]. Отсутствие признаков гетеротрофности и древесных жизненных форм у однодольных свидетельствует о большей ограниченности их генофонда относительно класса двудольных. Подобная специализация, по всей вероятности, была обусловлена вытеснением предков однодольных в менее благоприятные экотопы по уровню трофности [3]. Похожий процесс имел место и у голосеменных, только в более ранний исторический период. Разделение эндомикоризы и эктомикоризы осуществилось, когда голосеменные и покрытосеменные развивались по биолого-химическим адаптивным направлениям. Для баланса динамического равновесия в результате коадаптации в процессе формирования глубоко интегрированной целостной системы при структурно-функциональном контакте и произошло образование эктэндомикоризы как самой эволюционно молодой консортивной связи в природе. Такие идеи высказаны Г.Ф. Рыковским (2018) в отношении других групп организмов [3]. В современных экологических условиях голосеменные продолжают формировать компенсаторные биолого-химические механизмы поддержания динамического равновесия для дальнейшего существования в обостряющейся конкурентной обстановке. Развитие симбиоза от контакта партнеров и до процессов дифференциации путем последовательного анализа выявлено С.Э. Смитом [4]. На клеточном (тканевом) и организменном уровнях во многих случаях имеются признаки, определяющие взаимодействия между клетками грибов и корней растения как антагонистические. На популяционно-видовом и экосистемном уровнях микориза стимулирует биологический прогресс, расширяя адаптивные возможности грибного и растительного компонентов [5].

В научных работах рассмотрены детали строения микоризной верхушки корсиканской сосны. Исследована эктотрофная микориза *Larix*, *Abies*; типичные эндотрофные микоризы развиваются у всех *Pinaceae* [6]. Ireneusz Malik, Łukasz Pawlik, Albert Ślęzak, Małgorzata Wistuba рассмотрели особенности строения многолетних корней *Picea abies* (L.) Karst. на различных склонах Судетских гор [7]. Описано образование микоризы у молодых растений *Pinus* и *Larix* в почвах питомников и образование эктомикоризы у *Abies*, *Picea* и *Tsuga*. Исследовалась ультраструктура зоны контакта гриба и растения в эктомикоризе *Pinus* и *Picea*. С помощью электронного микроскопа рассмотрены детали строения типичной зрелой сети Гартига на ультратонких тангентальных срезах *Picea abies* (L.) Karst. [4]. Исследования анатомического характера микоризных чехлов корней *Picea obovata* проводились Д.В. Веселкиным (2013) [8].

Цель работы – на примере анатомических срезов микоризных корневых окончаний Ели обыкновенной установить последовательность взаимоотношений растения и гриба в эндоассоциации, отразить структуру взаимосвязи Царств живой природы в функционировании эндоассоциации.

Материал и методы. Материал исследования: микоризные корневые окончания Ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. (семейство *Pinaceae* Lindl.). Ель обыкновенная – важная лесообразующая порода бореальной зоны. На территории Беларуси *Picea abies* – зональная лесная культура, ее ареал претерпевает значительные трансформации, связанные с изменениями экологических условий крупных территориальных единиц.

Методы: стационарный на пробных площадях и в научно-исследовательской лаборатории. Район исследования выделен по принципу ландшафтного районирования как комплекс исторически и экологически обособленных, взаимосвязанных между собой природно-экологических систем. Принцип ландшафтного районирования наиболее естественный, имеющий преимущество 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 [9]. Практикой доказана 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 [10; 11], широколиственно-таежной области [12], где происходит взаимопроникновение бореальной и неморальной растительности. Материалы получены в натуральных регистрирующих (описательных или наблюдательных) исследованиях – градиентах факторов среды. Под подобными экологическими градиентами понимаются серии сопряженных, упорядоченно расположенных в пространстве консорций (биоценозов, пробных площадей или местообитаний) или микробиотопов (микроместообитаний) в пределах биоценозов [8]. Географические особенности пробных площадей на территории Лучосской озерно-ледниковой низины отражены в табл.

Таблица

Характеристика пробных площадей

Геоморфологический район, тип рельефа	Географическое положение			Местообитание	Вид	Возраст, лет
	с.ш.	в.д.	Ближайший населенный пункт			
Лучосская озерно-ледниковая низина	54°52'54"	30°22'28"	д. Щитовка (Сенненский район, Витебская область)	Ельник разнотравно-мшистый	<i>Picea abies</i>	40

Лучосская озерно-ледниковая низина расположена в юго-восточной части Белорусского Поозерья, размещается между Витебской и Оршанской возвышенностями в пределах среднего и верхнего течения реки Лучосы и ее притоков – Оболянки, Суходровки, Серокоротянки (рис. 1 [13]). Район вытянут треугольником на северо-востоке от южных границ Белорусского Поозерья до долины реки Западной Двины [14]. Пробные площади размещены в экологически чистом районе, вдали от промышленных объектов (примерно в 40 км) и агроценозов (примерно в 5 км), в пределах Лучосской озерно-ледниковой низины (рис. 2). Просматриваемая на спутниковой карте в левой части рис. 1 трасса Р 87 более 30 лет не используется по своему прямому назначению после ввода в строй объездной магистрали. 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., *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.

На пробных площадях с помощью стального цилиндра диаметром 5 см и длиной 30 см проводили извлечение материала (рис. 3). Согласно методике концентрической схемы пробоотбора [15–18], точки в проекции кроны приурочены к отдельным консорциям Ели обыкновенной с расстоянием от 10 до 100 см от ствола. Изучение строения эктэндомикоризы заключалось в выкопке фрагментов корневых систем, корневых мочек с представленными на них корнями последних порядков ветвления. Образцы извлекались из почвенных навесок проб так, что невозможно строго установить их принадлежность к той или иной особи растений [19; 20]. Этот способ извлечения проб обоснован при изучении микоризообразования у взрослых растений [8]. Образцы тонких корней фиксировали в 70%-ном спирте (рис. 4, 5). Корневые системы исследовались в течение вегетационных периодов 2016–2019 годов. В итоговый анализ включены 68 экземпляров морфотипов микоризных окончаний группы Simple, которые выделены под стереоскопическим микроскопом МБС-10 (ОАО ЛЗОС, Россия): увеличение окуляра 8 крат, увеличение объективной части 4 крат. Типичные корни, с которых делали поперечные срезы (не менее 20 срезов с каждого образца), показаны на рис. 6. Сравнительное изучение анатомического строения корневых окончаний проводили с использованием замораживающего микротомы Leica CM 1860 (Германия) и микроскопа с сопутствующим программным обеспечением Leica DM 2500 (Германия). Поперечные срезы микоризных корней (толщина срезов 30 мкм) рассматривали без предварительной окраски.

Результаты и их обсуждение. Различные сочетания эндоассоциаций и экзоассоциаций повышают экологическую пластичность видов – коэволюционных организмов – и помогают устойчивому и динамическому развитию консортивных связей в современной окружающей природной обстановке [2]. Консортивные связи Ели обыкновенной приобретенные. Логическая последовательность и композиционная структура взаимосвязи Царств живой природы в функционировании эндоассоциации отражены на рис. 7. Благодаря консортивным связям каждый из взаимодействующих компонентов эндоассоциации получает жизненно важные биологически активные вещества [2]. Зона всасывания является эволюционно сложившейся «площадкой» контакта растения и симбиотрофных организмов. На рис. 8–10 представлены поперечные срезы микоризных окончаний в различных частях указанной зоны молодого корня.



Рис. 1. Фрагмент спутниковой карты Лучосской озерно-ледниковой низины. Точкой обозначено расположение пробной площади 1



Рис. 2. Растительность пробных площадей



Рис. 3. Почвенный профиль с пробной площади



Рис. 4. Фиксированные морфотипы корневых окончаний



Рис. 5. Общий вид тонких корней

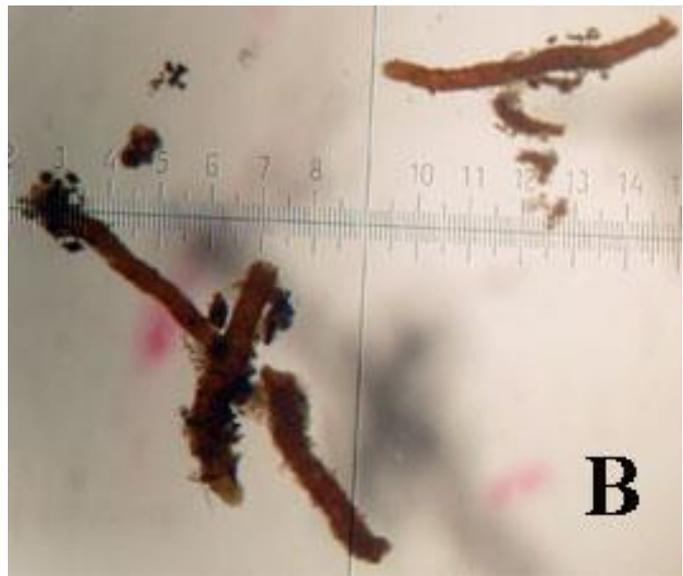


Рис. 6. Микорризные корневые окончания из группы Simple: пробы А, В

Различная плотность и структурированность грибного чехла зависят и от видовой принадлежности грибного компонента и реакции растения на внедрение. Анатомо-морфологическое строение грибного чехла обусловлено геотропизмом грибных гиф и горизонтальным расположением корневой системы ели. В зоне всасывания происходит взаимный контроль растительного и грибного компонента, пока каждый из партнеров не начнет развиваться по своей эволюционно сложившейся биологической программе. На рис. 8 заметна параллельность формирования первичной структуры корня и грибного чехла.

Чехол (мантия) плотный, большой. В наружной светлой части – гифальные структуры. Это начальное распределение гриба в мантии. Во внутреннем темном слое наблюдается слоистость грибного компонента, а штрихи – это начало формирования паренхиматозного слоя. С внутренней стороны чехла – пелотоны, светлые пятна зарождающейся флоэмы. Флоэма максимально близка к мантии. Гриб примыкает к флоэме при ее формировании. Между развивающимися участками первичной флоэмы со стороны чехла провисает грибной компонент в виде кармашка линзовидной формы и, вероятно, предопределяет образование пропускных клеток эндодермы. Слизь, вырабатываемая клетками корня, возможно, встраивается в мантию и цементирует ее структуру. Будущая стела огромных размеров. Вначале гриб и формирующаяся стела, которая занимает всю площадь поперечного сечения изучаемой зоны корня, соприкасаются. Гриб, проникая в корень, стимулирует деление клеток и влияет на формирование проводящей системы растения. В результате ослабления взаимосвязи грибного и растительного компонентов наблюдается потеря мантии (легко сдирается на этой стадии). В безмикорризном состоянии развитие корня должно привести к формированию корневых волосков. Гриб внедряется не только в межклетники, но и в клетки первичной коры и проникает

через пропускные клетки в стелу корня. Чехол образует рыхлый слой, в котором происходит формирование грибных тяжей и впоследствии плодовых тел. Растение стимулирует плодоношение грибного компонента. Под влиянием гриба корень образует массивную мезодерму, стела сдвигается к центру. Большой объем мезодермальной паренхимы можно рассматривать и как защиту от гриба, и как тестовый участок для дальнейшего взаимодействия участников эндоассоциации. Достигается сбалансированность функционального динамического равновесия. В середине микоризного корневого окончания – зоне всасывания – наблюдается разрыхление грибного чехла, так как образуются стерильные элементы гимения, гифальные сплетения. На этом участке корня чехол легко отслаивается, что подтверждают фотографии морфологии и анатомии микоризного корневого окончания из группы Simple (рис. 6, 9, 10). Поскольку это еще не единый организм с общим биохимическим циклом, а только с перекрыванием обмена веществ в узловых стадиях, поэтому здесь индивидуальные физиологические особенности каждого из партнеров выступают на первый план. В зоне всасывания происходят отслоение грибного чехла и попытка формирования корневых волосков.

Грибной и растительный компоненты – разнородные биологические организмы, находящиеся в природных сообществах и подчиняющиеся их законам развития. После определенного периода взаимовыгодного партнерства в эндоассоциации каждый из участников функционально не нуждается друг в друге и развивается по своей биологической программе. Растение в ходе коэволюции стремится освободиться от грибного партнера и выйти на «автономный» режим – к немикоризному состоянию и задействовать особые морфофункциональные компенсаторные механизмы [5].

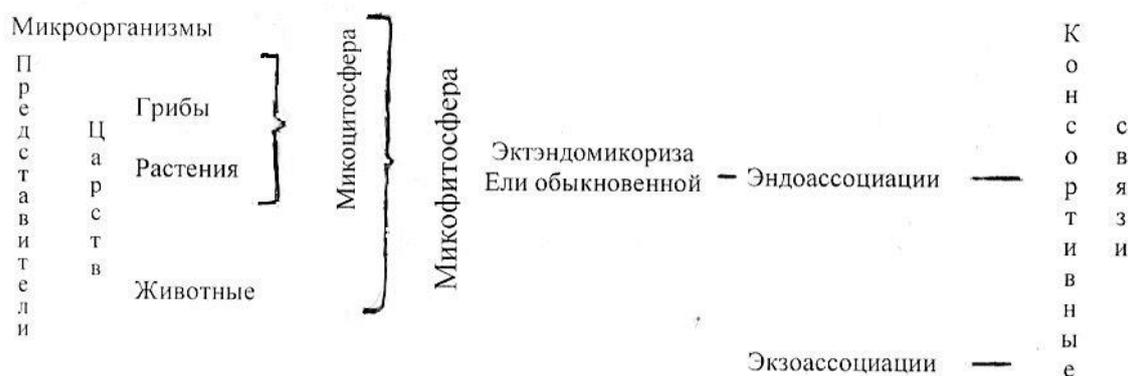
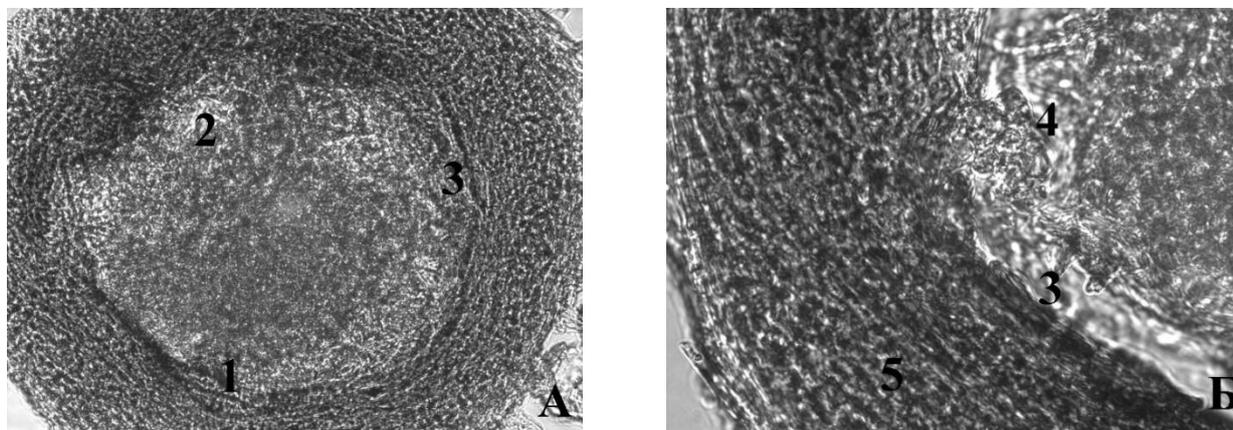
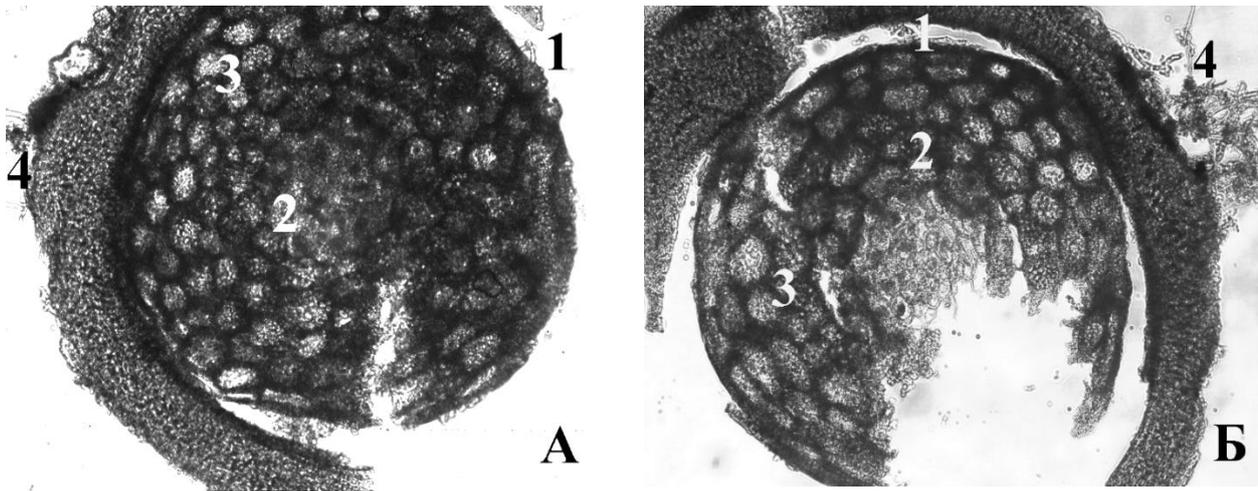


Рис. 7. Структурно-иерархическая последовательность взаимосвязи участников эндоассоциации



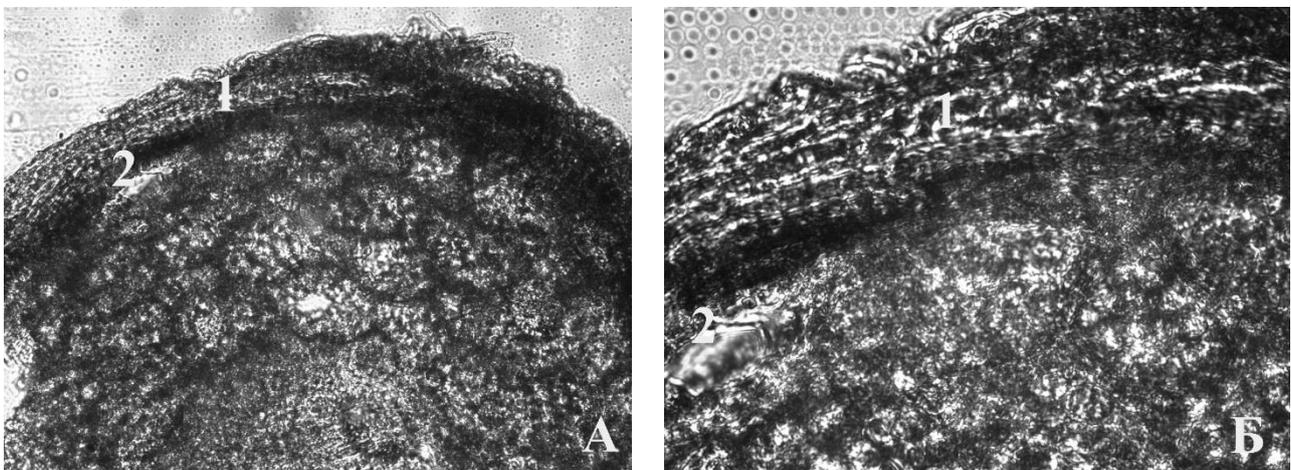
1 – грибной кармашек; 2 – формирующаяся флоэма; 3 – начало формирования паренхиматозного слоя грибной мантии; 4 – пелотоны; 5 – гифальные структуры

Рис. 8. Верхушка микоризного корневого окончания: переход от зоны роста к зоне всасывания



- 1 – попытка формирования корневых волосков;
- 2 – внедрение гриба через пропускные клетки в стелу корня;
- 3 – переполненные грибом клетки мезодермы первичной коры;
- 4 – рыхлый слой грибного чехла

Рис. 9. Зона всасывания микоризного корневого окончания



- Изменения грибного чехла: 1 – истончение; 2 – отторжение

Рис. 10. Завершение зоны всасывания микоризного корневого окончания

Заключение. Грибной кармашек активизирует образование пропускных клеток эндодермы. Эктэндомикориза рассмотрена как пример эндоассоциации. Гриб влияет на формирование проводящей системы растения и стимулирует деление клеток паренхимы первичной коры; предопределяет формирование распластанной корневой системы и ее ветвление на начальных этапах развития, что выступает как внешнее проявление эндоассоциации. На основании проведенных анатомических исследований установлены следующие взаимоотношения растения и гриба в эндоассоциации: инициация образования консортивных связей путем установления начальных контактов растительного и грибного компонентов при формировании эндоассоциации через зарождение общих анатомических структур (грибных кармашков). Реакция растения на внедрение гриба – изменение размеров стелы корня; анатомо-морфологическая консолидация грибного и растительного партнеров (флоэма максимально близка к мантии); установление динамического равновесия в микоцитосфере и микофитосфер; формирование грибокормя. Функционирование истинной эндоассоциации; эктэндомикориза Ели обыкновенной является промежуточной стадией развития консортивных связей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Негрбов, В.В. Современные концепции консорциологии / В.В. Негрбов, К.Ф. Хмелев // Вестн. Воронежск. гос. ун-та. Сер. Химия, биология. – 2000. – № 2. – С. 118–121.
2. Колмаков, П.Ю. Консортивные связи в фитocenотическом круговороте веществ / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // Вестн. Віцеб. дзярж. ун-та – 2019. – № 3(104). – С. 79–86.
3. Рыковский, Г.Ф. К вопросу о типах питания в органическом мире / Г.Ф. Рыковский // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. ИЭБ НАН Беларуси. – Минск, 2018. – Вып. 47. – С. 289–291.
4. Смит, С.Э. Микоризный симбиоз / С.Э. Смит. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 776 с.
5. Каратыгин, И.В. Козволюция грибов и растений / И.В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. – 118 с.
6. Келли, А. Микотрофия у растений / А. Келли. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1952. – 239 с.
7. Malik, I. A study of the wood anatomy of *Picea abies* roots and their role in biomechanical weathering of rock cracks / I. Malik, Ł. Pawlik, A. Ślęzak, M. Wistuba // Catena. – 2019. – Vol. 173. – P. 264–275.
8. Веселкин, Д.В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (*Pinaceae* Lindl.): дис. ... д-ра биол. наук / Д.В. Веселкин. – Екатеринбург, 2013. – 491 л.
9. Исаченко, А.Г. Типы ландшафтов Нечерноземья Европейской России / А.Г. Исаченко, А.А. Шляпников // Изв. Всесоюз. геогр. общества. – 1979. – Т. 111, вып. 1. – С. 9–10.
10. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. – Минск: Наука и техника, 1982. – 326 с.
11. Геоботаническое районирование СССР / под ред. Е.М. Лавренко. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 152 с.
12. Цинзерлинг, Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР / Ю.Д. Цинзерлинг. – Л.: Академия наук СССР, 1934. – 359 с.
13. Спутниковые карты [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.google.by/maps>. – Дата доступа: 10.04.2020.
14. 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.
15. 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.
16. Ishida, T.A. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaved forests / T.A. Ishida, K. Nara, T. Hogetsu // New Phytol. – 2007. – Vol. 174. – P. 430–440.
17. 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.
18. 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.
19. 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.
20. Kocourek, R. Fine root and mycorrhizal biomass in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. forest stands under different pollution stress / R. Kocourek, A. Bystřičan // Agr. Ecosyst. Environ. – 1989. – Vol. 28. – P. 235–242.

REFERENCES

1. Negrobov V.V., Khmelev K.F. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya khimiya, biologiya* [Journal of Voronezh State University. Chemistry. Biology], 2000, 2, pp. 118–121.
2. Kolmakov P.Yu., Antonova E.V. *Vesnik VDU* [Journal of VSU], 2019, 3(104), pp. 79–86.
3. Rykovski G.F. *Botanika (issledovaniya): Sbornik nauchnykh trudov IEB NAN Belarusi* [Botany (Researches): Collection of Scientific Works of IEB of NASc of Belarus], 2018, 47, Mn.: Kolorgrad, pp. 289–291.
4. Smit S.E. *Mikorizny simbioz* [Mycorhisis Symbiosis], M.: Tovarišchestvo nauchnykh izdani KMK, 2012, 776 p.
5. Karatygin I.V. *Koevoliutsiya gribov i rasteni* [Coevolution of Fungi and Plants], SpB.: Gidrometeoizdat, 1993, 118 p.
6. Kelli A. *Mikotrofiya u rasteni* [Mycotrophy of Plants], M.: Izd-vo inostrannoi literatury, 1952, 239 p.
7. Malik I. A study of the wood anatomy of *Picea abies* roots and their role in biomechanical weathering of rock cracks / I. Malik, Ł. Pawlik, A. Ślęzak, M. Wistuba // Catena. – 2019. – Vol. 173. – P. 264–275.
8. Veselkin D.V. *Morfologicheskaya izmenchivost i adaptivnoye znachesniye ektomikoriz khvoynykh (Pinaceae Lindl.): dis. ... d-ra biol. nauk* [Morphological Changeability and Adaptive Meaning of Ectomycorhisis of Conifer (*Pinaceae* Lindl.): Dr.Sc. (Biology) Dissertation], Yekaterinburg, 2013, 491 p.
9. Isachenko A.G., Shliapnikov A.A. *Izvestiya vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva* [Journal of All-Union Geographic Society], 1979, 111, 1, pp. 9–10.
10. Geltman V.S. *Geograficheski i tipologicheski analiz lesnoi rastitelnosti Belorussii* [Geographic and Typological Analysis of Forest Vegetation of Belarus], Minsk: Nauka i tekhnika, 1982, 326 p.
11. Lavrenko E.M. *Geobotanicheskoye rayonirvaniye SSSR* [Geobotanical Regioning of the USSR], M.–Ln., Izd-vo AN SSSR, 1947, 152 p.
12. Tsinzerling Yu.D. *Geografiya rastitelnogo pokrova severo-zapada yevropeiskoi chasti SSSR* [Geography of the Vegetation Cover of the USSR European North-West], Ln.: Akademiya nauk SSSR, 1934, 359 p.
13. *Sputnikoviy karty* [Satellite Maps], Available at: <https://www.google.by/maps>. – Accessed: 10.04.2020.
14. Yakushko O.F., Yemelyanov Yu.N., Ivanov D.L. *Geomorfologiya: uchebnyk dlia studentov vysshikh uchevnykh zavdenii po spetsialnostiam "Geografiya", "Geoekologiya"* [Geomorphology: Geography, Geoecology University Textbook], Minsk: IVTs Minfina, 2011, 320 p.
15. 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.
16. Ishida T.A. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaved forests / T.A. Ishida, K. Nara, T. Hogetsu // New Phytol. – 2007. – Vol. 174. – P. 430–440.
17. 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.
18. 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.
19. 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.
20. Kocourek R. Fine root and mycorrhizal biomass in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. forest stands under different pollution stress / R. Kocourek, A. Bystřičan // Agr. Ecosyst. Environ. – 1989. – Vol. 28. – P. 235–242.

Поступила в редакцию 12.02.2021

Адрес для корреспонденции: e-mail: pavel_kolmakov@list.ru – Колмаков П.Ю.