

УДК 581.557.24

doi: 10.31140/j.vestnikib.2018.1(203).4

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ АССОЦИАЦИЙ****Т.А. Сизоненко**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: [tvor.83@mail.ru](mailto:tvor.83@mail.ru)

*Аннотация.* В обзоре представлены основные результаты классических и современных исследований структуры эктомикориз. Рассмотрены морфо-анатомическое строение, основные функции эктомикориз. Также изложена проблема влияния эктомикориз на состав сообщества и сукцессионные процессы.

*Ключевые слова:* эктомикориза, микобионт, особенности морфо-анатомической структуры, функции микориз, сукцессии микориз

**Введение**

Тесная физиологическая, структурная и экологическая связь с грибами-микоризообразователями с формированием особых структур – эктомикориз – дает деревьям возможность доминировать в растительном покрове на обширных площадях бореальной зоны и является важной как для отдельных особей, так и для экосистем в целом. Направления исследований, посвященные эктомикоризам, весьма разнообразны. Микоризы изучают практически во всех разделах биологии на разных уровнях – начиная от молекулярного и заканчивая экосистемным. В данном обзоре представлена часть имеющихся в литературе сведений об основных функциях микориз, морфо-анатомической структуре, составе сообществ грибов-микоризообразователей и сукцессионных процессах.

**Общие сведения о микоризных симбиозах**

Термин «микориза» ввел А.В. Frank в 1885 г. для обозначения морфолого-анатомических структур, возникающих в корнях высших растений при их сожительстве с грибами (Frank, 2005). Он же разделил микоризы на эндо- и эктомикоризы в зависимости от того, где в корне растения концентрируются гифы гриба. Согласно И.В. Каратыгину (1993), микориза – это эволюционно сложившаяся между корнями высших растений и грибами, а также нередко с прокариотами, трофocenотическая, структурно оформленная ассоциация, в которой перечисленные организмы воспроизводятся и сосуществуют в физиологически и экологически взаимозависимом состоянии и в отношениях, называемых мутуалистическим симбиозом. Различают семь типов микориз: арбускулярная, эктомикориза, эктэндомикориза, арбутоидная, монотропоидная, эрикоидная и орхидная микориза. Наиболее древним типом симбиоза считают арбускулярные микоризы, возникновение которых относят ко времени выхода растений на сушу (450-500 млн. лет назад) (Cairney, 2000).

Микоризы характерны для большинства современных филогенетических групп растений. Они образуются у 82% наземных растений, найдены у некоторых водных растений (Brundrett, 2002). Гаметофиты у псилотовых и плауновидных, а также спорофиты плауновидных являются облигатными микотрофами (Каратыгин, 1993). В литературе описаны микоризы спорофитов и гаметофитов папоротниковидных растений (Symbiotic fungal..., 2000). Показано, что в ассоциации с грибами вступают около 90% хвощевидных, образуя при этом арбускулярные микоризы (Vesicular-arbuscular..., 1985). Давно известно (Каратыгин, 1993), что микоризы образуют все голосеменные, а также подавляющая часть однодольных (75%) и двудольных (90%) цветковых растений. В целом, микориза как биологическое явление обнаружена более чем у 250 тыс. видов растений нашей планеты. Из них 200 тыс. видов формируют арбускулярные микоризы, для 6 тыс. характерны эктомикоризы, около 35 тыс. видов образуют орхидные микоризы и более чем у 3 тыс. видов обнаружены эрикоидные микоризы. По последним данным (Mycorrhizal ecology..., 2015; Tedersoo, 2017), на Земле насчитывается около 50 тыс. видов растений, не образующих микоризы.

Интенсивность микоризообразования в пределах одной таксономической группы может меняться в зависимости от условий произрастания растения. Например, водные растения часто являются безмикоризными, но при понижении уровня влажности вступают в симбиотические отношения с грибами.

На суше немикоризные растения преобладают в переувлажненных и нарушенных местообитаниях. Пионерные растения обычно безмикоризны, а микотрофными они становятся позже, когда восстанавливается поврежденный мицелий (Brundrett, 1991). Растения в агроценозах обычно колонизированы микобионтами в меньшей степени, чем в природных местообитаниях. Как правило,

безмикоризное состояние у растений коррелирует с травянистой жизненной формой, наличием большого числа корневых волосков и укороченным жизненным циклом, когда микориза не успевает сформироваться или невыгодна растению (Каратыгин, 1993).

Практически все древесные растения являются облигатно микотрофными в связи с замедленным по сравнению с травами метаболизмом (Каратыгин, 1993). Среди деревьев и кустарников полностью безмикоризны только виды семейства Proteaceae, распространенные в южном полушарии. Для этих растений характерны «щетковидные» корни – плотные скопления латеральных корней до 2 см в длину. Среди трав микоризы не выявлены у первичноводных растений (семейства частуховые, шейхцериевые и рдестовые), насекомоядных, растений-паразитов и полупаразитов. Многие эпифиты не образуют микоризы, однако у некоторых из них отмечены арбускулярные, орхидные или эрикоидные микоризы (Brundrett, 2002). Галофиты также обычно не вступают в симбиоз с грибами, однако для некоторых видов данной экологической группы в литературе описано образование арбускулярных микориз (Brundrett, 1991). Среди покрытосеменных немикоризное состояние преобладает у представителей семейств Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Commelinaceae, Papaveraceae и Polygonaceae. Ранее также отмечалось безмикоризное состояние у 74% видов семейства Cyperaceae. Однако в настоящее время у многих видов рода Carex обнаружены арбускулярные микоризы, а некоторые представители рода Kobresia образуют эктомикоризы (Specialized cheating..., 2003; Muthukumar, 2004; Ammarellou, 2008; Веселкин, 2014).

Безмикоризность растений связана с действием комплекса факторов окружающей среды, а также с физиологическими и биохимическими особенностями растений. Например, вторичные метаболиты крестоцветных подавляют образование микоризы не только у представителей этого семейства, но и у видов, растущих по соседству. Эти вещества часто бывают летучими и обладают фунгицидной, антибиотической, аллелопатической и инсектицидной активностью (Differences in glucosinolate..., 2000). Однако во многих случаях причины отсутствия микориз у растений до сих пор неизвестны.

Микоризы представлены во всех биомах земного шара. Распределения разных типов микориз в различных эколого-фитоценологических условиях зависит от того, какие растения преобладают на данных конкретных территориях. Так, эрикоидные микоризы, которые образуются у кустарничков, преобладают в сообществах тундровой зоны, в которых кустарнички обычно являются доминирующей жизненной формой. В лесах умеренных широт, а также в некоторых тропических

лесных массивах доминируют эктомикоризы, образующиеся у древесных растений. В луговых сообществах умеренной зоны, саваннах, пустынях и тропических лесах соответственно наибольшая доля среди микориз приходится на арбускулярные микоризы трав. В целом, в растительных сообществах практически всех природных зон обычно представлен полный спектр форм и типов микориз (Селиванов, 1981; Мухин, 2004).

#### Фито- и микобионты эктомикориз

В историческом плане возникновение эктомикориз ученые относят к карбону-триасу (345-225 млн. лет до н.э.) и связывают с появлением древних голосеменных растений и формированием лесных почв современного облика (Каратыгин, 1993). В настоящее время растения, образующие эктомикоризы, доминируют в растительном покрове бореальной зоны (семейство Pinaceae), в подзоне хвойно-широколиственных лесов и зоне тропических лесов (виды семейства Fagaceae). Эктомикоризы характерны для всех видов семейства Dipterocarpaceae (Taylor, 2005) и для тропических видов подсемейства цезальпиниевые семейства бобовые (Alexander, 1989). Данный тип микоризного симбиоза обнаружен у некоторых покрытосеменных кустарничков (виды родов Dryas и Helianthemum) и трав – *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre и *Kobresia myosuroides* (Vill.) Friori. Некоторые растения обладают способностью факультативно образовывать и эктомикоризы, и арбускулярные микоризы. Это представители семейства Myrtaceae (Jones, 1998) и Salicaceae (Lodge, 1990), а также ряд видов семейства Dipterocarpaceae. Считается, что факультативная форма образования эктомикориз связана с травянистой или кустарниковой формой жизни, а также способностью к фиксации азота (Tedersoo, 2017).

Эктомикоризы характеризуются высоким разнообразием грибных симбионтов. В настоящее время для этого типа микориз обнаружено около 25 тыс. видов грибов, в основном базидио- и аскомицетов (Rinaldi, 2008). С тех пор, как начали применять более современные методы исследования, количество информации о видовой принадлежности грибов стало возрастать. Ранее показателем эктомикоризного статуса считалось присутствие плодовых тел. В дальнейшем стали использовать морфологический анализ эктомикориз (Agerer, 1987-2012), а затем и молекулярные методы.

В первых молекулярных исследованиях (Mitochondrial DNA..., 1991; Henrion, 1992; Gardes, 1993; Inter- and intraspecific..., 1997) для определения грибного симбионта использовали метод анализа полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) в применении к участку внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) неиз-

вестных микориз. Однако сравнение рестрикционных профилей, полученных в разных исследованиях, было сопряжено с трудностями из-за неточной оценки размера фрагмента и значительной внутривидовой изменчивости. Более высокая точность в оценке размера может быть достигнута путем мечения концевых фрагментов и их определения с помощью автоматического секвенатора. Был предложен метод TRFLP, который также упрощает полученные профили и дает возможность анализа смеси эктомикоризных грибов. Метод TRFLP был применен для изучения эктомикоризных грибов в почве (Dickie, 2002; Koide, 2005), однако было выявлено, что он может приводить к возникновению артефактов при исследовании сложных сообществ (Avis, 2006).

Отдельные таксоны или генотипы грибов можно исследовать с использованием специфичных ДНК-зондов (Marmeisse, 1992; Bruns, 1993). Однако в настоящее время это направление развивается медленно, несмотря на его перспективность, показанную на примере изучения бактериальных сообществ (High-density microarray..., 2002).

Далее основным инструментом исследователей эктомикориз стал непосредственный анализ последовательности ДНК. Выделив ДНК из гербарных образцов известных видов грибов, T. Bruns с соавторами (A sequence database..., 1998) создали базу данных для последовательностей небольшого участка митохондриальной рРНК большой субъединицы 80 родов гименомицетов, являющихся широко распространенными эктомикоризными родами грибов. Филогенетические исследования с использованием ядерной рРНК большой субъединицы позволили создать обширную базу данных по эктомикоризным и сапротрофным базидиомицетам (One hundred..., 2002). Накопление последовательностей ITS по данным филогенетических и экологических работ способствовало более точному выявлению многих групп эктомикоризных грибов. Обновляемый набор последовательностей ITS эктомикоризных грибов из гербариев содержит база данных UNITE (<http://unite.ut.ee>) (UNITE: a database..., 2005).

Благодаря использованию молекулярных методов стало возможным решение многих таксономических проблем, связанных с основными родами грибов. Так, например, была пересмотрена филогения рода *Rhizopogon*, образующего подземные плодовые тела (Biology of the ectomycorrhizal..., 2002), сделан филогенетический анализ рода *Sebacina*, некоторые представители которого помимо образования эктомикориз участвуют в симбиозах с вересковыми (Culturing and direct..., 2003) и орхидными (Symbiotic germination..., 2002), а также с печеночными мхами (Heterobasidiomycetes..., 2003). С помощью методов, основанных на изучении ДНК, было выявлено боль-

шое количество таксонов, ранее не отмеченных в качестве эктомикоризных. Среди них можно выделить порядок *Sebacinales*, принадлежащий к гетеробазидиомицетам (*Sebacinales: a hitherto...*, 2004), и ряд гомобазидиомицетов с ресупинантными плодовыми телами, среди которых особенно выделяются роды *Tomentella* и *Tomentellopsis* (*Diversity...*, 2000).

Применение молекулярных методов позволило выяснить филогенетическое положение аскомицетных грибов, которые также являются эктомикоризными. Например, была определена филогения космополитного, часто доминантного эктомикоризного аскомицета *Cenococcium geophilum* Fr., функции которого не выяснены до конца до настоящего времени, хотя известно, что встречаемость этого вида увеличивается в эктомикоризном сообществе в засушливых условиях (Pigott, 1982). К аскомицетным эктомикоризным грибам относятся представители порядка *Pezizales*. Наиболее известны из них трюфели (род *Tuber*), которых насчитывается более 100 видов и некоторые из них имеют высокую пищевую ценность (Pacioni, 1999). В результате молекулярных исследований эктомикоризных окончаний в Северной Европе к списку предполагаемых симбионтов эктомикориз недавно были добавлены роды *Geopora*, *Trichophaea*, *Helvella*, *Pachyphloeus*, *Peziza* и *Sarcosphaera* (*Molecular and morphological...*, 2006). Продолжаются молекулярные исследования в том числе и методами высокопродуктивного секвенирования по выделению грибов из почвы и стареющих частей эктомикоризных корней, хотя они содержат большое количество химер и артефактных последовательностей рДНК, которые не могут быть секвенированы методом Сэнгера (*Genomics...*, 2016).

Считается, что растение-партнер в эктомикоризном симбиозе обладает низким уровнем специфичности, поскольку один вид растений может быть ассоциирован с тысячами видов грибов. Это необходимо для увеличения вероятности встречи растения с подходящим партнером-симбионтом. Кроме того, ассоциация с видами грибов, различными по своей физиологии, может обеспечить растениям доступ к более широкому набору питательных элементов в почве (Molina, 1992). Поэтому примеров высокоспецифичного симбиоза в природе немного. Одним из таких примеров среди растений-партнеров является род *Alnus*, виды которого вступают в симбиотические отношения не более чем с 40 видами грибов (*Revisiting ectomycorrhizal...*, 2009). Со стороны микобионтов такая специфичность обнаружена у некоторых видов рода *Lactarius*. *Lactarius salmonicolor* R. Heim & Leclair вступает в микоризные ассоциации только с *Abies alba* Mill., *L. deterrimus* Groger – с *Picea abies*, *L. blennius* (Fr.) Fr. – с *Fagus sylvatica* L., *L. quietus* (Fr.) Fr. – с *Quercus*

*robur* L. (Oberwinkler, 1999). Виды семейства Suillaceae образуют микоризы только с растениями семейства Pinaceae. Так, *Suillus pungens* Thiers & A.H. Sm. встречается исключительно с двумя видами североамериканских сосен – *Pinus maricata* D. Don и *P. radiata* D. Don, при этом микобионт образует большое количество плодовых тел, занимая малую часть эктомикоризного корня (Gardes, 1996). Возможные преимущества и недостатки симбиоза с участием видов семейства Suillaceae нуждаются в дальнейшем изучении. Предположение, что такая специфичность, возможно, связана с потреблением углерода, не доказано, и даже, наоборот, опровергается научными исследованиями (Rhizorogon..., 1999). Давно известно (Лобанов, 1971), что пионерные виды древесных растений (роды *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Populus* и *Salix*) более специфичны по отношению к микобионтам, чем растения поздних стадий сукцессии (*Abies*, *Fagus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Qercus*). Вероятно, это связано с усилением развития грибного мицелия в отсутствие конкуренции со стороны других видов грибов (Molina, 1992).

**Формирование эктомикоризы и ее структура**

Основные фундаментальные представления о морфо-анатомической структуре микориз растений были сформулированы исследователями в 70-90-х гг. XX в. Почти все растения, формирующие эктомикоризы, относятся к многолетним древесным жизненным формам. Эктомикоризы формируются на корнях последнего порядка, обозначаемых как сосущие или поглощающие корни, иногда – на ростовых корнях медленного роста (Лобанов, 1971; Селиванов, 1981). У микоризных корней отсутствуют корневые волоски, они утолщены, ветвятся, иначе окрашены, нежели безмикоризные или проводящие корни, на поверхности таких корней имеются гифальные образования различной структуры (Шемаханова, 1962; Лобанов, 1971; Селиванов, 1981). Эктомикоризный корень характеризуется наличием трех структурных составляющих: грибного чехла на поверхности корня, гиф, растущих внутрь между клетками коры корня – сети Гартига, и системы растущих наружу гиф – свободного мицелия, которая соединяется с почвой и плодовыми телами грибов, образующих эктомикоризы (рис. 1-3).

Анатомические черты строения чехла и отходящего от него грибного мицелия стабильны на уровне рода гриба. Данные признаки широко используют для характеристики эктомикориз (Agerer, 1987-2012; A manual of concise..., 1998). Отличительной особенностью эктомикоризы является отсутствие внутриклеточных гифальных образований, а их наличие указывает уже на другой тип микориз, называемый эктэндомикоризами. Однако большинство микобионтов эктомикориз способно образовывать внутриклеточные



Рис. 1. Внешнее строение эктомикоризных корневых окончаний *Picea obovata* Ledeb. (а, в, д) и *Pinus sylvestris* L. (б, г, е). Бары соответствуют 3 мм (а), 2 мм (б), 2.5 мм (в), 1 мм (д), 2.7 мм (е) (фото автора).

структуры в стареющих корневых окончаниях, и в этом случае гриб будет себя вести как слабый патоген.

У взрослых деревьев в естественных условиях короткие корни первого, второго и последующих порядков, обладающие ограниченным ростом, образуются сезонно, на оси длинных корней неограниченного роста (рис. 2). Эти боковые корни могут быть колонизированы из сети Гартига или из внутреннего слоя чехла длинного корня. В этих случаях колонизирующий гриб будет тем же, что и у родительского корня. Если боковой корень образуется из безмикоризной части длинного корня или у сеянца, возникает возможность колонизации из спор в почве другими видами грибов. Эти явления изучаются в экспериментальных условиях, где сеянцы колонизируют обычно кон-

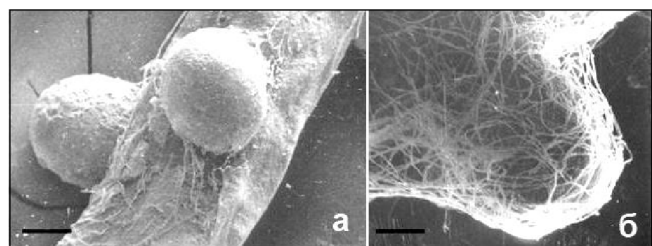


Рис. 2. Поверхность микоризных корневых окончаний *Picea obovata* Ledeb. Бары соответствуют 0.03 мм (а), 0.016 мм (б) (фото А. И. Патова).

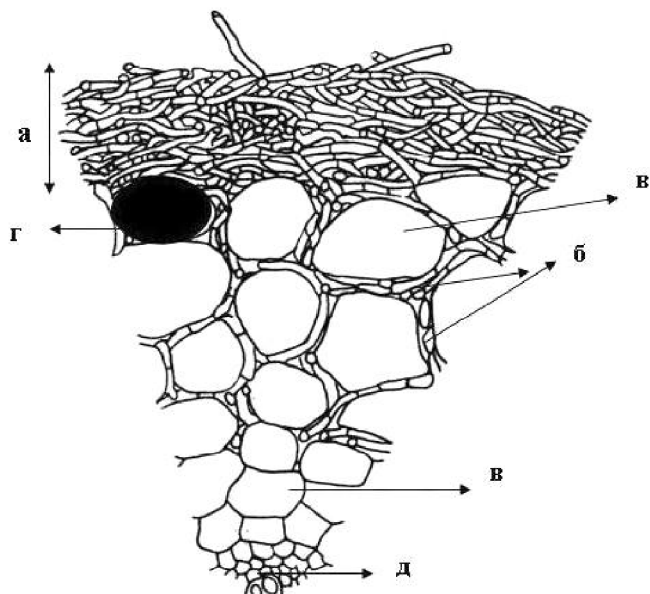


Рис. 3. Схема внутреннего строения эктомикоризы: а – грибной чехол, б – сеть Гартига, в – клетки коры, г – таниновая клетка, д – клетки проводящего цилиндра (из: Селиванов, 1981, с дополнениями).

кретным видом гриба (*Ontogeny of Eucalyptus...*, 1987; Hogan, 1990; Malajczuk, 1990).

При контакте с корневыми волосками эктомикоризные гифы способны изменять направление роста в сторону корневой поверхности и частично обволакивать волоски (Massicotte, 1989).

Многие виды деревьев, имеющие микоризные окончания, формируют сложные округлые структуры, в которых микоризы с индивидуальными грибными чехлами объединены под общим чехлом. Эти образования называют клубеньковыми микоризами. Они обнаружены у сосен, псевдотсуги, эвкалиптов и пихты Дугласа (рис. 1е, 4е). Их функция до конца не ясна, однако существует предположение, что они играют запасающую роль (Dell, 1990). Кроме того, были получены косвенные доказательства вероятности азотфиксации в таких системах (Paul, 2007).

Зона контакта между симбионтами играет ключевую роль в функционировании эктомикориз. В этой зоне гифы, проникающие между клетками оси корня, образуют сеть Гартига (рис. 3). Проникновение начинается обычно из внутренней части чехла, иногда оно происходит даже до формирования чехла, как только гифы достигнут поверхности корня (Nylund, 1982).

У большинства покрытосеменных внедрение ограничивается ризодермальным слоем, образуя «ризодермальную» сеть Гартига (Godbout, 1983). Примером могут служить микоризы представителей родов *Alnus*, *Eucalyptus* и *Betula* (рис. 4в). В этом типе различают две разновидности: «параризодермальная» сеть Гартига, где происходит частичное окружение клеток ризодермы, и «периризодермальная», где гифы окружают клетку

полностью (Godbout, 1983). У голосеменных сеть Гартига окружает несколько слоев коровых клеток, иногда достигая эндодермы (рис. 4б). Часть периферических клеток может отмирать в результате отделения их друг друга гифами гриба и нарушения плазмодесменных контактов между клетками (Чумак, 1981; *A structural study...*, 1983). Такие клетки носят название «таниновых» (Gronbach, 1986), их высокое количество указывает на низкую жизнеспособность микоризы (Веселкин, 2004). Коровая сеть Гартига встречается у некоторых покрытосеменных: *Cistus* (Giovannetti, 1982), *Dryas* (Alexander, 1981) и *Populus*. Радиальная элонгация ризодермальных клеток характерна только для микориз с ризодермальной сетью Гартига, что увеличивает площадь поверхности контактной зоны между симбионтами. В случае коровой сети Гартига это достигается за счет большего числа клеток коры, окруженных гифами гриба.

Сеть Гартига образует обширную зону контакта между грибом и растением, но ее биомасса довольно мала по сравнению с наружным чехлом. Она занимает примерно 2-3% от общего объема эктомикоризных корней (Веселкин, 2015), тогда как грибной чехол оценивают в 12-40% объема колонизированного корня (*Mycorrhizal role...*, 1982; Ostonen, 2003; Сизоненко, 2012; Веселкин, 2015).

Один из важных признаков строения грибных чехлов – тип их сложения (Доминик, 1963; Селиванов, 1981; Agerer, 1987-2012). В отечественных работах исследователи часто используют классификацию И.А. Селиванова (1981), основанную на анатомическом строении грибного чехла. Он выделил 20 подтипов грибных чехлов плектенхиматического, псевдопаренхиматического, двойного (комбинированного) и бесструктурного сложения. R. Agerer разработал общепризнанную классификацию эктомикориз, основанную на стабильных, легко распознаваемых признаках грибного чехла и ассоциированных с ним мицелиальных структур (Agerer, 1987-2012; <http://deemy.de>). В классификации учитывается цвет, морфология корня и свободного мицелия. Такой анализ, или «морфотипирование» дополняют сведения об анатомическом строении грибного чехла. Последнее консервативно и зависит от грибного симбионта. Выделяют две основные разновидности структуры: плектенхиматическая (прозенхиматическая), когда в чехле обособлены отдельные гифы (рис. 3), и псевдопаренхиматическая, когда отдельные гифы неразличимы из-за потери ими исходной формы (рис. 4г, д).

R. Agerer выделяет девять типов плектенхиматической (А-И) и семь типов псевдопаренхиматической (Л-С) структуры. Некоторые наиболее важные типы микориз описаны в «Colour atlas of ectomycorrhizae» и могут быть использованы

для идентификации микобионта (Agerer, 1987-2012). Например, один из наиболее часто встречающихся в Европе типов эктомикориз у *Picea abies* (L.) Н. Karst образует гриб *Russula ochroleuca* Fr. Его идентификация возможна на основании таких анатомических признаков, как наличие ярких желто-зеленых участков и угловатых клеток чехла, содержащих желтые гранулы.

Помимо грибного чехла, играющего основную роль в контроле транспорта веществ между симбионтами, и сети Гартига существуют структуры, называемые ризоморфами, функция которых заключается в увеличении площади колонизированного корня, прилегающей к почве. R. Agerer выделяет шесть типов ризоморф с разным строением и типом «разведывательных» стратегий. Им написана обзорная работа, посвященная взаимосвязи между таксономическим положением эктомикоризных грибов, структурными особенностями чехлов, ризоморф и мицелиальных систем (Agerer, 2006). Вопросы, касающиеся свободного мицелия, все более привлекают внимание исследователей, однако его биомасса, вероятно, недооценивается в силу отсутствия надежных методик ее количественного определения. Исследователи оценивают продукцию свободного мицелия в почве от 10-15 до 90-2000 г/м<sup>2</sup>/год (Estimation..., 2001; Mycorrhizal hyphal..., 2006; Measuring external..., 2006), что сопоставимо с данными по продукции мицелия в эктомикоризных корнях – от 10-30 до 600 г/м<sup>2</sup>/год (Fogel, 1979; Mycorrhizal role..., 1982; Nilsson, 2003). В частности, для леса из сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea abies* (L.) Н. Karst) общая масса эктомикоризного мицелия, включающая свободный мицелий и грибные чехлы, была определена как 700-900 кг/га (Estimation of..., 2001). Однако в целом вопрос остается открытым. Необходимо проведение исследований в почвах разного типа и разных растительных сообществах, поскольку особенности микоризообразования в большей степени связаны со средовыми условиями, чем с видовой принадлежностью деревьев (Веселкин, 2013).

Оценить биомассу собственно эктомикоризных корней и долю мицелия в них также довольно сложно, поскольку это физиологически наиболее активная и быстро обновляющаяся часть корневой системы растения. Продолжительность жизни и функционирования микоризных корней разными авторами оценивается по-разному. У ели старение клеток коровой паренхимы в районе сети Гартига начинается в течение двух-трех дней с момента контакта гриба и корня растения. Сроки функционирования коротких корней определяются отрезком времени, в течение которого меристема продолжает формировать новые клетки в дистальной части корня. Стареющие клетки меристемы наблюдали в возрасте 20-85 дней (Dow-

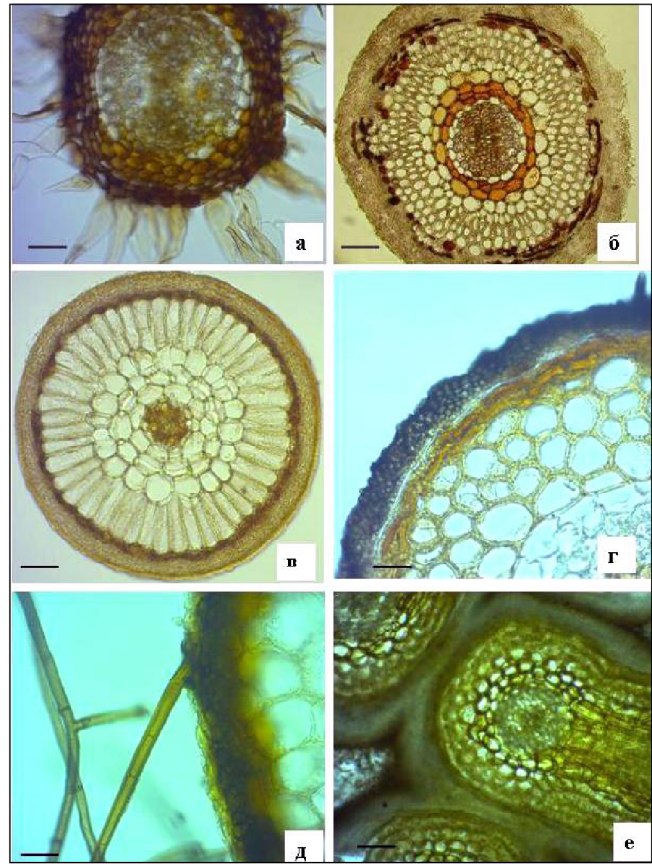


Рис. 4. Внутреннее строение корней древесных растений (бары): а – безмикоризный корень *Pinus sylvestris* L. с корневыми волосками (10 мкм); б – эктомикориза *Larix sibirica* Ledeb. с «коровой» сетью Гартига (10 мкм); в – эктомикориза *Betula pubescens* Ehrh. с «ризомаральной» сетью Гартига (10 мкм); г – эктомикориза *Picea obovata* Ledeb., грибной чехол образован *Tomentella* sp. (20 мкм); д – эктомикориза *Picea obovata* Ledeb., грибной чехол и гифы образованы *Cenococcum geophilum* Fr. (20 мкм); е – «клубеньковая» эктомикориза *Pinus sibirica* Du Tour (10 мкм) (фото автора).

nes, 1992). Однако некоторые стареющие меристемы могут давать повторные вспышки роста, приводящие к формированию новой коры. Так появляются четковидные микоризы (Thomson, 1990). Для *Picea abies* (L.) Н. Karst А.Я. Орлов (1957) показал, что тонкие корни сохраняют свою жизнеспособность в среднем более трех лет, максимальный их возраст – восемь лет (Орлов, 1971). К.С. Бобковой было установлено, что средний возраст тонких корней *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* в чернично-зеленомошных типах леса северной тайги составлял около четырех лет, в менее благоприятных условиях сфагновых лесов – не более трех лет (Бобкова, 1987). Сходные данные были получены при использовании метки <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> у тонких корней *Pinus taeda* L.: период оборота тонких корней составлял около четырех лет (Separation of root..., 1999; Impacts of fine..., 2003). Таким образом, контактные зоны симбионтов в эктомикоризных окончаниях функционируют в пределах нескольких дней или недель,

а продолжительность жизни всей структуры может составлять годы.

#### Основные функции микориз

Основная схема взаимоотношений грибов и растений сводится к следующему: растения снабжают грибы углеводами, а те в свою очередь обеспечивают водное и минеральное питание фитобионтов. От растения к микобионту поступает от 10 до 20% общего количества ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода (John, 1983; In situ..., 2002). В корни углеводы обычно транспортируются из листьев в виде сахарозы, которую микобионты микориз не способны усваивать. На цитоплазматической мембране клеток корня сахароза подвергается гидролизу до фруктозы и глюкозы инвертазами растения (Salzer, 1991; Carbohydrate metabolism..., 2001). Грибы способствуют снабжению растений фосфором и азотом (Шемаханова, 1962; Селиванов, 1981).

Помимо отмеченных выше функций, в многочисленных исследованиях показаны регуляция микоризой фотосинтеза растения (Nylund, 1989), повышение сбалансированности содержания микроэлементов (Шемаханова, 1962; Thomas, 1983), снижение поступления металлов в побеги растений (Wilkinson, 1995), улучшение водоснабжения и повышение засухоустойчивости растения (Шемаханова, 1962; Pigott, 1982), возрастание устойчивости к патогенным организмам (Ritter, 1989).

#### Ризосферная функция микориз

Микориза – это структура, в которой помимо собственно корня растения и микобионта большую роль играют различные ассоциированные с ней организмы. Экссудаты корней содержат большое количество низкомолекулярных органических соединений (аминокислоты, сахара, органические кислоты), привлекающих в корневую зону различные микроорганизмы и создающих в прикорневой зоне специфические условия обитания. Термин «ризосфера» впервые употребил L. Hiltner (Hiltner, 1904 – цит. по: Мирчинк, 1976), заметив резкое увеличение численности микроорганизмов в этой зоне (численность бактерий и грибов увеличивается в ризосфере в 5-20 раз, актиномицетов – в 2-12 раз). Кроме того, ризосфера отличается от окружающей почвы по физико-химическим параметрам: более низкий pH, водный потенциал, повышенная концентрация CO<sub>2</sub> и растворимых углеводов (Garbaye, 1991). Поскольку в микоризе корневая система связана с мицелием почвенных грибов, в 1970-х гг. было предложено использовать понятие «микоризосфера» (Rambelli, 1973 – цит. по: Добровольская, 2002). Микоризосфера состоит из корня, гиф микобионта, ассоциированных с ними микроорганизмов и почвы. Она может быть представлена

как совокупность зон вокруг микоризного корня, которая включает в себя прилегающую почву (микоризосферная почва) и поверхность микоризного корня (микоризоплана) (Микромицеты-колонизаторы..., 2000). Поскольку в образовании микоризосферы принимает участие микобионт, эта зона отличается от ризосферы по своим физическим, химическим и микробиологическим характеристикам в основном за счет образования экстратрикатальных гиф микоризных грибов, которые распространяются в почве на достаточно большие расстояния (Graham, 1988). Микробное сообщество осуществляет процессы перевода сложных питательных веществ в доступное для их поглощения состояние. Ризосферные микроорганизмы играют главную роль в защите от корневых патогенов, участвуют в поддержании структуры почвы и удержании воды и питательных веществ (Varea, 2002). Колонизация микобионтом изменяет метаболизм корней растения-хозяина, а следовательно, количество и состав корневых экссудатов, выделяемых в почву. Грибы-микоризообразователи уменьшают приток корневых экссудатов в ризосферу путем отбора углеводов из клеток корней до того, как они достигнут почвы. В ходе обмена веществами между симбионтами микориз происходит изменение состава сахаров, аминокислот и других органических соединений в корневых экссудатах (Laheurte, 1990). Углеводы растения частично переходят в специфичные для грибов соединения, такие как трегалоза, манит, арабит (Soderstrom, 1988).

Микоризосферные сообщества сложны по видовому составу, включают представителей почти всех царств. Взаимодействия микориз с микробными сообществами вызывают большой интерес, так как некоторые микроорганизмы, ассоциированные с микоризой, способны дополнять и поддерживать ее функции, например, азотфиксирующие и растворяющие фосфат бактерии. Поэтому в настоящее время микоризу воспринимают не как симбиоз двух партнеров – гриба и растения, а как мультитрофный симбиотический комплекс, включающий также сопутствующие организмы (Ectomycorrhizal symbiosis..., 2005).

Выделяют пять основных категорий организмов в микоризосфере (Garbaye, 1991).

1. Сапротрофы, которые могут использовать широкий диапазон сложных органических соединений (лигнины, белки, гликопротеины, целлюлоза и др. полисахариды). Они не отличаются от организмов, живущих в почве, могут обитать в лесной подстилке, но более многочисленны в микоризосфере. Обычно они не конкурируют между собой в связи с большой пищевой приспособленностью и не зависят от корня. Однако некоторые из них могут производить антибиотики и/или быстро занимать экологическую нишу в микоризосфере.

2. Специализированные микоризосферные организмы, которые используют простые органические соединения (сахара, аминокислоты, органические кислоты), выделяемые растением и его микобионтом, и поэтому конкурируют между собой. К данным организмам относят некоторые грибы, ризобактерии типа флуоресцентных псевдомонад, бацилл, азоспирилл и др. Некоторые из этих организмов способны усваивать атмосферный азот.

3. Болезнетворные микроорганизмы корня. Эти организмы строго биотрофны, проникают через ткани корня и характеризуются сложными взаимоотношениями, так как их жизненный цикл проходит снаружи и частично внутри корня. Они являются причиной повреждения корней, изменяя их абсорбирующую функцию, и находятся в конкуренции с другими микоризосферными организмами. В данную группу включают некоторые бактерии, но главным образом грибы родов *Phytium*, *Fusarium* и *Rhizoctonia*, являющиеся патогенами.

4. Симбионты корня – это биотрофные микроорганизмы с жизненным циклом внутри и вне корня. Они выгодны растению, так как усваивают атмосферный азот, доставляют воду, минеральные и ростовые вещества подобно микоризным грибам. Симбионты корня являются специализированными микроорганизмами, использующими простые молекулы, которыми их обеспечивает растение. Отличаются высокой конкурентоспособностью.

5. Хищники. Данная группа включает различные организмы (простейшие, нематоды, клещи, коллемболы и другие насекомые), которые питаются микроорганизмами, уменьшая их численность.

Микоризосфера оказывает влияние на структуру почвы и на микро-, и на макроскопическом уровне. Некоторые эктомикоризные грибы могут образовывать экстраметрические разветвленные мицелиальные тяжи, которые пронизывают почву и лесную подстилку на расстоянии до 40 см и более. Другие формируют плотные мицелиальные маты в лесной подстилке (Bowen, 1994). Эти структуры способны значительно изменять условия местообитания и активность микроорганизмов почвы и лесной подстилки благодаря наличию комплекса экзоферментов и разнообразных вторичных метаболитов. Корни и грибы-микоризообразователи также участвуют в переносе веществ на значительные расстояния в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Мнения разных исследователей по поводу присутствия в микоризосфере тех или иных физиологических групп бактерий довольно противоречивы. Некоторые исследователи считают, что на разных стадиях сукцессии функционируют разные микроорганизмы, участвующие как в дест-

рукции растительных остатков, так и в процессах, связанных с круговоротом азота, углерода и других элементов в биоценозах. Кроме того, один и тот же организм способен участвовать в разных физиологических, часто противоположных по направленности процессах – аммонификации и азотфиксации, нитрификации и денитрификации, поэтому разделение бактериальных сообществ по принципу физиологических групп в микоризосфере не имеет смысла (Добровольская, 2002).

### Сукцессии эктомикориз и сообществ эктомикоризных грибов

В природных условиях существуют различия между группами грибов, способных колонизировать корни деревьев в пионерных или нарушенных местообитаниях, и группами микобионтов, колонизирующих сеянцы в ненарушенных лесных сообществах. Важной чертой биологии грибов, колонизирующих растения в нарушенных местообитаниях, является способность образовывать микоризы из спор. S. Visser (Visser, 1995) изучала смену морфотипов эктомикориз на корнях, а также образование грибами плодовых тел в разновозрастных лесах из *Pinus banksiana* Lamb. (6, 41, 65 и 121 год), возникших в результате естественного возобновления сосняков после пожаров. Ею показано, что грибы начальных стадий сукцессии, например, *Thelephora terrestris* Ehrh., в ходе развития лесного сообщества сменялись, но не замещались полностью видами, более характерными для поздних стадий сукцессии (виды родов *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula* и *Tricholoma*). Кроме того, были обнаружены виды грибов, не являющиеся доминантами ни на одной из стадий, например, *Inocybe* spp., *Suillus brevipes* (Peck) Kuntze, *Cenococcum geophilum* Fr. Выявлено, что структура грибных сообществ усложняется в период с шестого по 41 год сукцессии. При этом полного исчезновения каких-либо видов и замещения их другими не происходит. Далее с возрастом структура и видовой состав сообществ эктомикоризных грибов стабилизируются. Наибольшее разнообразие эктомикоризных грибов отмечено в древостоях в возрасте 20-40 лет, когда запас лесной подстилки максимален (Last, 1987). В связи с этим создаются наиболее благоприятные условия для плодоношения эктомикоризных грибов (Species richness..., 2002). Для молодняков характерна быстрая (5-10 лет) смена доминирующих видов-симбиотрофов (Шубин, 2000). С возрастом продуктивность сообщества снижается и уменьшается видовое разнообразие и активность плодоношения микобионтов.

Все морфотипы микориз, обладающие высоким обилием в сообществе возрастом 41 год, присутствовали и в сообществах возраста 65 и 112 лет. S. Visser считает, что наиболее вероятной



причиной изменений в составе грибных сообществ является изменение характера распределения углерода по мере развития деревьев *Pinus banksiana* Lamb., хотя микоризные корни этого дерева находятся преимущественно в минеральной почве под органическим горизонтом (Visser, 1995).

На примере сосновых лесов Северной Америки было показано, что сеянцы сосны, вырастающие после лесного пожара, были колонизированы исключительно грибами видов семейства Suillaceae (*Rhizopogon subcaerulescens* A.H. Sm., *R. ochraceorubens* A.H. Sm. и *Suillus pungens* Thiers & A.H. Sm.). Сеянцы того же возраста в лесном сообществе, не затронутом пожаром, состояли в симбиозе с большим числом видов грибов, среди которых наиболее часто встречались виды родов *Russula* и *Amanita* (A sequence database..., 1998). Полученные данные свидетельствуют о том, что грибы семейства Suillaceae способны сохраняться в виде спор после пожара и колонизировать корни, что затем было подтверждено экспериментально (Taylor, 1999).

Существуют работы, показывающие, что нет связи между частотой встречаемости и обилием плодовых тел и эктомикориз. Так, в исследовании M. Gardes и T. Bruns (Gardes, 1996) показано, что в сообществах из *Pinus muricata* несмотря на доминирование в эктомикоризных корневых окончаниях видов родов *Russula*, *Boletus* и *Tomentella* их плодовые тела не были обнаружены в течение четырехлетнего периода наблюдений. *Suillus pungens* Thiers & A.H. Sm., образуя большое количество плодовых тел в том же фитоненозе, в эктомикоризах присутствовал в незначительном количестве. Причины таких несоответствий выяснены не до конца. В данной работе предполагают, что *Suillus pungens* несмотря на низкое обилие в эктомикоризах формирует большое количество плодовых тел благодаря наиболее эффективному транспорту углерода между растением и грибом, поскольку является узкоспециализированным видом для этого вида сосны.

Предположительной причиной изменений видового состава грибных сообществ эктомикориз в сукцессиях является изменение количества углерода, поступающего к микобионту от растения. Для образования большого количества плодовых тел и развитой мицелиальной сети требуется достаточно большое количество углерода, поэтому грибы поздних стадий сукцессии, такие как *Lactarius pubescens* Fr., не способны колонизировать стерильные сеянцы первого года жизни (Gibson, 1988). В ненарушенных сообществах грибы поздних стадий сукцессии могут образовывать микоризы у сеянцев, но только вблизи старых деревьев, микоризованных этими видами посредством мицелиальных тяжей (Шубин, 1990; Bowen, 1994).

Исследования круговорота углерода в разных участках корневой системы стали теоретически возможны при использовании метки  $^{14}\text{CO}_2$ , но на данный момент такие работы не опубликованы и вопросы, связанные с перемещением углерода в микоризах, остаются открытыми.

### Заключение

Облигатная микотрофность – важнейшее биологическое и экологическое свойство древесных растений, которое позволяет им доминировать на огромных пространствах лесной зоны. Микобионты эктомикориз, обладая высокой биомассой и высоким уровнем видового разнообразия, являются доминирующей группой организмов в лесных почвах. Вступление в симбиотические взаимодействия позволяет фито- и микобионтам эктомикориз эффективно преодолевать действие многих лимитирующих факторов, что расширяет адаптивные возможности партнеров, позволяет им осваивать разнообразные местообитания, занимать ключевые позиции в сообществах.

В настоящее время в рамках направления, изучающего эктомикоризы, можно выделить ряд более специализированных областей исследований (по: Веселкин, 2013).

1. Установление микоризного статуса видов растений, потенциально способных к формированию эктомикоризы.

2. Идентификация (визуально) состава эктомикоризных грибов, биогеография грибов.

3. Идентификация (молекулярно-генетическими методами) состава эктомикоризных грибов на корнях растений или в почве, изучение экологии и структуры сообществ эктомикоризных грибов.

4. Изучение физиологических, генетических, регуляторных, сигнальных механизмов, лежащих в основе формирования эктомикоризного симбиоза.

5. Изучение уровней и механизмов устойчивости эктомикоризных растений к неблагоприятным экологическим условиям, в том числе антропогенным.

6. Изучение ценотических и экосистемных эффектов, сопровождающих формирование эктомикориз: определение роли эктомикоризных взаимодействий в создании первичной и вторичной продукции в экосистемах, в процессах деструкции и дыхания, в круговоротах биогенных элементов, в формировании состава фитоценозов.

7. Изучение механизмов регуляции эффективности симбиоза – поиск оптимальных сочетаний видов симбионтов и условий их культивирования в различных прикладных целях.

Выражаю благодарность ведущему инженеру-электронику отдела лесобиологических проблем Севера А.И. Патову за техническое обеспечение работы на электронном микроскопе и сделанные фотографии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобкова, К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейской Северо-Востока / К. С. Бобкова. – Ленинград : Наука, 1987. – 156 с.
- Веселкин, Д. В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината / Д. В. Веселкин // Экология. – 2004. – № 2. – С. 90–98.
- Веселкин, Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (*Pinaceae* Lindl.) : дис. ... доктора биологических наук : защищена 23.04.2013 / Д. В. Веселкин. – Екатеринбург : ИЭРиЖ Уро РАН, 2013. – 489 с.
- Веселкин, Д. В. Соотношение объемов гриба и древесных тканей в эктомикоризных корнях хвойных / Д. В. Веселкин // Лесоведение. – 2015. – № 2. – С. 140–146.
- Веселкин, Д. В. Способность к микоризообразованию видов рода *Sarax* (Сурегасеае): анализ опубликованных данных / Д. В. Веселкин, М. А. Конопленко, А. А. Бетехтина // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 4 (16). – С. 26–35.
- Добровольская, Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв / Т. Г. Добровольская ; отв. ред. Д. Г. Звягинцев. – Москва : Академкнига, 2002. – 280 с.
- Доминик, Т. Классификация микориз / Т. Доминик // Микориза растений / под ред. Н. В. Лобанова. – Москва : Издательство сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов, 1963. – С. 245–261.
- Каратыгин, И. В. Коэволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин ; отв. ред. Н. С. Голубкова. – Санкт-Петербург : Гидрометиздат, 1993. – 115 с.
- Лобанов, Н. В. Микотрофность древесных растений / Н. В. Лобанов. – Москва : Лесная промышленность, 1971. – 216 с.
- Микромицеты-колонизаторы микоризосферы *Picea abies* (L.) Karst. / Н. Д. Нугаева, Е. В. Лебедева, Д. М. Иванов, Е. Г. Веденяпина, А. Е. Коваленко // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность : труды международной конференции, 24–28 апреля 2000 г., Санкт-Петербург. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 216–219.
- Мирчинк, Т. Г. Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк ; ред. М. В. Горленко, Д. Г. Звягинцев. – Москва : МГУ, 1976. – 206 с.
- Мухин, В. А. Эволюционное и экологическое значение микоризных ассоциаций / В. А. Мухин, Д. В. Веселкин // Ученые записки НТГСПА: материалы VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» / отв. ред. Т. В. Жуйкова. – Нижний Тагил, 2004. – С. 86–94.
- Орлов, А. Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях / А. Я. Орлов // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42, № 8. – С. 1172–1181.
- Орлов, А. Я. Почвенная экология сосны / А. Я. Орлов, С. П. Кошельков ; отв. ред. В. Н. Мина. – Москва : Наука, 1971. – 324 с.
- Селиванов, И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов ; отв. ред. Т. А. Работнов. – Москва : Наука, 1981. – 232 с.
- Сизоненко, Т. А. Сезонная динамика строения эктомикориз *Picea obovata* в средней тайге / Т. А. Сизоненко, С. В. Загирова // Экология. – 2012. – № 2. – С. 102–105.
- Чумак, Н. Ф. Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus* у сосны обыкновенной / Н. Ф. Чумак // Микология и фитопатология. – 1981. – Т. 15, вып. 3. – С. 202–207.
- Шемаханова, Н. М. Микотрофия древесных пород / Н. М. Шемаханова ; отв. ред. Е. Н. Мишустин. – Москва : АН СССР, 1962. – 375 с.
- Шубин, В. И. Макромицеты-симбиотрофы лесных фитоценозов таежной зоны и их использование / В. И. Шубин ; отв. ред. Б. А. Томилин. – Ленинград : Наука, 1990. – 197 с.
- Шубин, В. И. Об особенностях пространственного и временного появления базидиом макромицетов-симбиотрофов / В. И. Шубин // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность : труды международной конференции, 24–28 апреля 2000 г., Санкт-Петербург. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 279–281.
- A manual of concise description of North American ectomycorrhizae / D. Goodman, D. Durall, T. Trofymow, S. Berch // Mycorrhiza. – 1998. – Vol. 8. – P. 57–59.
- A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis / T. D. Bruns, T. M. Szaro, M. Gardes, K. W. Cullings, J. J. Pan, D. L. Taylor, T. R. Horton, A. Kretzer, M. Li, Y. Garbelotto // Molecular Ecology. – 1998. – Vol. 7. – P. 257–272.
- A structural study of the interaction between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* and *Pinus strobus* roots / Y. Piche, R. L. Peterson, M. J. Howarth, J. A. Fortin // Canadian Journal of Botany. – 1983. – Vol. 61, N 4. – P. 1185–1193.
- Agerer, R. Colour atlas of ectomycorrhizae / R. Agerer ; ed. R. Agerer. – Einhorn-Verlag, Schwabisch Gmund. – 1987–2012. – Vol. 1–15.
- Agerer, R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae / R. Agerer // Mycological Progress. – 2006. – Vol. 5. – P. 67–107.
- Alexander, I. J. Light microscopy of ectomycorrhizas using glycol methacrylate / I. J. Alexander, W. L. Bigg // Transaction of the British Mycological Society. – 1981. – Vol. 77. – P. 425–429.
- Alexander, I. J. Mycorrhizas in tropical forests / I. J. Alexander // Mineral Nutrients in tropical forest and savanna ecosystems / ed. J. Proctor. – Oxford : Blackwell Scientific Publications, 1989. – P. 169–188.
- Ammarellou, A. Mycorrhiza between *Kobresia bellardii* (All.) Degel and *Terfezia boudieri* Chatin / A. Ammarellou, H. Saremi // Turkish Journal of Botany. – 2008. – Vol. 32 (1). – P. 17–23.
- Anatomical aspects of field ectomycorrhizas on *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) and *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) / H. B. Massicotte, L. H. Melville, R. L. Peterson, D. L. Luo-ma // Mycorrhiza. – 1998. – Vol. 7. – P. 287–292.
- Avis, P. G. A «dirty» business: testing the limitations of terminal restriction fragment length polymorphism (TRFLP) analysis of soil fungi / P. G. Avis, I. A. Dickie, G. M. Mueller // Molecular Ecology. – 2006. – Vol. 15. – P. 873–882.
- Barea, J.-M. Mycorrhizosphere interaction to improve plant fitness and soil quality / J.-M. Barea, R. Azcon, C. Azcon-Aguilar // Antonie van Leeuwenhoek. – 2002. – Vol. 81. – P. 343–351.
- Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. VI. Re-examination of infrageneric relationships inferred from phylogenetic analyses of ITS sequences / L. C. Grubisha, J. M. Trappe, R. Molina, J. W. Spatafora // Mycologia. – 2002. – Vol. 94. – P. 607–619.
- Bowen, G. D. The ecology of ectomycorrhiza formation and functioning / G. D. Bowen // Plant and Soil. – 1994. – Vol. 159. – P. 61–67.
- Brundrett, M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants / M. C. Brundrett // New Phytologist. – 2002. – Vol. 154. – P. 275–304.

- Brundrett, M. C. Mycorrhizas in natural ecosystems / M. C. Brundrett // *Advances in Ecological Research*. – 1991. – Vol. 21. – P. 171–313.
- Bruns, T. D. Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do exceptions tell us? / T. D. Bruns, M. I. Bidartondo, D. L. Taylor // *Integrative and Comparative Biology*. – 2002. – Vol. 42. – P. 352–359.
- Bruns, T. D. Molecular tools for the identification of ectomycorrhizal fungi-taxon specific oligonucleotide probes for suilloid fungi / T. D. Bruns, M. Gardes // *Molecular Ecology*. – 1993. – Vol. 2. – P. 233–242.
- Cairney, J. W. G. Evolution of mycorrhiza systems / J. W. G. Cairney // *Naturwissenschaften*. – 2000. – Vol. 87. – P. 467–475.
- Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots / T. R. Allen, T. Millar, S. M. Berch, M. L. Berbee // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 160. – P. 255–272.
- Dell, B. Ectomycorrhiza formation in Eucalyptus. V. A tuberculate ectomycorrhiza of Eucalyptus pilularis / B. Dell, N. Malajczuk, G. T. Thompson // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 633–640.
- Dickie, I. A. Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings / I. A. Dickie, R. T. Koide, K. C. Steiner // *Ecological Monographs*. – 2002. – Vol. 72. – P. 505–521.
- Differences in glucosinolate patterns and arbuscular mycorrhizal status of glucosinolate containing species / H. Vierheilig, R. Bennett, G. Kiddle, M. Kaldorf, J. Ludwig-Muller // *New Phytologist*. – 2000. – Vol. 146. – P. 343–352.
- Diversity and abundance of resupinate theleporoid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forest / U. Koljalg, A. Dahlerg, A. F. S. Taylor, E. Larsson, N. Hallenberg, J. Stenlid, K. H. Larsson, P. M. Fransson, O. Karen, L. Jonsson // *Molecular Ecology*. – 2000. – Vol. 9. – P. 1985–1996.
- Downes, G. M. A study of ageing of spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] ectomycorrhizas. I. Morphological and cellular changes in mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillosa* Burt. Donk and *Paxillus involutus* Batsch. ex Fr. Fr. / G. M. Downes, I. J. Alexander, J. W. G. Cairney // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 122. – P. 141–152.
- Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads / P. Frey-Klett, M. Chavatte, M.-L. Clause, S. Courrier, C. Le Roux, J. Raaijmakers, M.-G. Martinotti, J.-C. Pierrat, J. Garbaye // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 165. – P. 317–328.
- Fogel, R. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover / R. Fogel, G. Hunt // *Canadian Journal of Forest Research*. 1979. – Vol. 9, N 2. – P. 245–256.
- Frank, A. B. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of A.B. Frank's classic paper of 1885) / A. B. Frank, J. M. Trappe. // *Mycorrhiza*. – 2005. – Vol. 15. – P. 267–275.
- Garbaye, J. Biological interaction in the mycorrhizosphere / J. Garbaye // *Experientia*. – 1991. – Vol. 47. – P. 370–375.
- Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas: gene expression, monosaccharide transport and metabolic control / U. Nehls, S. Mikolajewski, E. Magel, R. Hampp // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 150. – P. 533–541.
- Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field / H. Wallander, L. O. Nilsson, D. Hagerberg, E. Baath // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 151. – P. 753–760.
- Gardes, M. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views / M. Gardes, T. D. Bruns // *Canadian Journal of Botany*. – 1996. – Vol. 74. – P. 1572–1583.
- Gardes, M. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts / M. Gardes, T. D. Bruns // *Molecular Ecology*. – 1993. – Vol. 2. – P. 113–118.
- Genomics and metagenomics technologies to recover ribosomal DNA and single-copy genes from old fruit-body and ectomycorrhiza specimens / L. Tedersoo, I. Liiv, P. A. Kivistik, S. Anslan, U. Koljalg, M. Bahram // *MycKeys*. – 2016. – Vol. 13. – P. 1–20.
- Gibson, F. Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root systems / F. Gibson, J. W. Deacon // *Transactions of the British Mycological Society*. – 1988. – Vol. 91. – P. 239–251.
- Giovannetti, G. Mycorrhizal synthesis between *Cistaceae* and *Tuberaceae* / G. Giovannetti, A. Fontana // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 92. – P. 533–537.
- Godbout, C. Morphological features of synthesized ectomycorrhizae of *Alnus crispa* and *A. rugosa* / C. Godbout, J. A. Fortin // *New Phytologist*. – 1983. – Vol. 94. – P. 249–262.
- Graham, J. H. Interactions of mycorrhizal fungi with soilborne plant pathogens and other organisms: an introduction / J. H. Graham // *Phytopathology*. – 1988. – Vol. 78. – P. 365–366.
- Gronbach, E. Charakterisierung und Inventur der Fichtenmykorrhizen im Hohlwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung / E. Gronbach, R. Agerer // *Forstwissenschaftliche Centralblatt*. – 1986. – Bd. 105. – P. 329–335.
- Henrion, B. Rapid identification of genetic variation of ectomycorrhizal fungi by amplification of ribosomal RNA genes / B. Henrion, F. Le Tacon, F. Martin // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 122. – P. 289–298.
- Heterobasidiomycetes form symbiotic associations with hepatics: Jungermanniales have sebacinoid mycobionts while *Aneura pinguis* (*Metzgeriales*) is associated with a *Tulasnella* species / I. Kottke, A. Beiter, M. Weiss, I. Haug, F. Oberwinkler, M. Nebel // *Mycological Research*. – 2003. – Vol. 107. – P. 957–968.
- High-density microarray of small-subunit ribosomal DNA probes / K. H. Wilson, W. J. Wilson, J. L. Radosevich, T. Z. DeSantis, V. S. Viswanathan, T. A. Kuzmarski [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2002. – Vol. 68 (5). – P. 2535–2541.
- Horan, D. P. Chemotropism: the key to ectomycorrhizal formation? / D. P. Horan, G. A. Chilvers // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 116. – P. 451–458.
- Horton, T. R. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (*Pinus muricata*) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire / T. R. Horton, E. Cazares, T. D. Bruns // *Mycorrhiza*. – 1998. – Vol. 8. – P. 11–18.
- Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential / R. Matamala, M. A. Gonzalez-Meler, J. D. Jastrow, R. Norby, W. H. Schlesinger // *Science*. – 2003. – Vol. 302. – P. 1385–1387.
- In situ (CO<sub>2</sub>)-C-13 pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil / D. Johnson, J. R. Leake, N. Ostle, P. Ineson, D. J. Read // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 153. – P. 575–585.
- Inter- and intraspecific variation in the ITS region of rDNA of ectomycorrhizal fungi in Fennoscandia as detected by endonuclease analysis / O. Karen, N. Hogberg, A. Dahlberg, L. Jonsson, J. E. Nyland // *New Phytologist*. – 1997. – Vol. 136. – P. 313–325.
- John, T. V. The role of mycorrhizae in plant ecology / T. V. John, D. C. Coleman // *Canadian Journal of Botany*. – 1983. – Vol. 61. – P. 1005–1014.

- Jones, M. D. A comparison of arbuscular and ectomycorrhizal *Eucalyptus coccifera*: growth response, phosphorus uptake efficiency and external hyphal production / M. D. Jones, D. M. Durall, P. B. Tinker // *New Phytologist*. – 1998. – Vol. 140. – P. 125–134.
- Koide, R. T. Contrasting belowground views of an ectomycorrhizal fungal community / R. T. Koide, B. Xu, J. Sharda // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 166. – P. 251–262.
- Laheuerte, F. Root exudates of maize, pine and beech seedlings influenced by mycorrhizal and bacterial inoculation / F. Laheuerte, C. Leyval, J. Berthelin // *Symbiosis*. – 1990. – Vol. 9. – P. 111–116.
- Last, F. T. Successions of sheathing mycorrhizal fungi / F. T. Last, J. Dighton, P. A. Mason // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1987. – Vol. 2. – P. 157–161.
- Lodge, D. J. Negative associations among VA-mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system / D. J. Lodge, T. R. Wentworth // *Oikos*. – 1990. – Vol. 57. – P. 347–356.
- Malajczuk, N. Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* on the roots of *Eucalyptus urophylla* in vitro / N. Malajczuk, F. Lapeyrie, J. Garbaye // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 627–631.
- Marmeisse, R. DNA probes for species and strain identification in ectomycorrhizal fungus *Hebeloma* / R. Marmeisse, J. C. Debaud, L. A. Casselton // *Mycological Research*. – 1992. – Vol. 96. – P. 161–165.
- Massicotte, H. B. Ontogeny of *Alnus rubra* – *Alpova diplophloeus* ectomycorrhizae. I. Light microscopy and scanning electron microscopy / H. B. Massicotte, R. L. Peterson, L. H. Melville // *Canadian Journal of Botany*. – 1989. – Vol. 67. – P. 191–200.
- Measuring external mycelia production of ectomycorrhizal fungi in the field: the soil matrix matters / J. J. Hendricks, R. J. Mitchell, K. A. Kuehn, S. D. Pecot, S. E. Sims // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171, N 1. – P. 179 – 186.
- Mitochondrial DNA polymorphisms in *Laccaria bicolor*, *L. laccata*, *L. proxima*, *L. amethystina* / M. Gardes, G. M. Mueller, J. A. Fortin, B. R. Kropp // *Mycological Research*. – 1991. – Vol. 95. – P. 206–216.
- Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza / L. Tedersoo, K. Hansen, B. A. Perry, R. Kjoller // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 170. – P. 581–596.
- Molina, R. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications / R. Molina, H. B. Massicotte, J. M. Trappe // *Mycorrhizal functioning, an integrative plant-fungal process* / ed. by M. F. Allen. – New York : Routledge, Chapman and Hall, 1992. – P. 357–423.
- Muthukumar, T. Mycorrhiza in sedges – an overview / T. Muthukumar, K. Udaiyan, P. Shanmughavel // *Mycorrhiza*. – 2004. – Vol. 14. – P. 65–77.
- Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future / M. G. A. van der Heijden, F. M. Martin, M.-A. Selosse, I. R. Sanders // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 205. – P. 1406–1423.
- Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter / D. L. Godbold, M. R. Hoosbeek, M. Lukac, M. F. Cotrufo, I. A. Janssens, R. Ceulemans, A. Polle, E. J. Velthorst, G. Scarascia-Mugnozza, P. De Angelis, F. Miglietta, A. Peressotti // *Plant and Soil*. – 2006. – Vol. 281. – P. 15–24.
- Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington / K. A. Vogt, C. C. Grier, C. E. Meier, R. L. Edmonds // *Ecology*. – 1982. – Vol. 63. – P. 370–380.
- Nilsson, L. O. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization / L. O. Nilsson, H. Wallander // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 158, N 2. – P. 409–416.
- Nylund, J. E. Effects of ectomycorrhiza on host growth and carbon balance in a semi-hydroponic cultivation system / J. E. Nylund, H. Wallander // *New Phytologist*. – 1989. – Vol. 112. – P. 389–398.
- Nylund, J. E. Structure and physiology of ectomycorrhizae. I. The process of mycorrhiza formation in *Norway spruce* in vitro / J. E. Nylund, T. Unestam // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 91. – P. 63–79.
- Oberwinkler, F. Evolution of functional groups in basidiomycetes (fungi) / F. Oberwinkler // *Biodiversity and ecosystem function* / ed.: E. D. Schulze, H. A. Mooney. – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. – 1999. – P. 143–179.
- One hundred and seventeen clades of euagarics / J. M. Moncalvo, R. Vilgalys, S. A. Readhead, J. E. Johnson, T. Y. James, M. C. Aime, V. Hofstetter, S. J. W. Verduin, E. Larsson, T. J. Baroni, R. G. Thorn, S. Jacobsson, H. Clemençon, O. K. Miller Jr // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2002. – Vol. 23. – P. 357–400.
- Ontogeny of *Eucalyptus pilularis* – *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae. II. Transmission electron microscopy / H. B. Massicotte, R. L. Peterson, C. A. Ackerley, A. E. Ashford // *Canadian Journal of Botany*. – 1987. – Vol. 65. – P. 1940–1947.
- Ostonen, I. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions / I. Ostonen, K. Lohmus // *Plant and Soil*. – 2003. – Vol. 257. – P. 435–442.
- Pacioni, G. *Tuber* / G. Pacioni, O. Comandini // *Ectomycorrhizal Fungi: key genera in profile* / ed. J. W. G. Carney, S. M. Chambers. – Berlin : Springer, 1999. – P. 163–186.
- Paul, L. R. Nitrogen fixation associated with *Suillus tomentosus* tuberculate ectomycorrhizae on *Pinus contorta* var. *latifolia* / L. R. Paul, B. K. Chapman, C. P. Chanway // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 99. – P. 1101–1109.
- Pigott, C. D. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils / C. D. Pigott // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 92. – P. 295–304.
- Rambelli, A. The rhizosphere of mycorrhizae / A. Rambelli // *Ectomycorrhizae* / ed. G. L. Marksand, T. T. Kozlowski. – New York : Academic Press, 1973. – P. 299–343.
- Revisiting ectomycorrhizal fungi of *Alnus*: differential host specificity, diversity and determinants of the fungal community / L. Tedersoo, T. Suvi, T. Jairus, I. Ostonen, S. Polme // *New Phytologist*. – 2009. – Vol. 182. – P. 727–735.
- Rhizopogon / R. Molina, J. M. Trappe, L. C. Grubisha, J. W. Spatafora // *Ectomycorrhizal fungi key genera in profile* / ed. by J. W. G. Carney, S. M. Chambers. – Berlin : Springer, 1999. – P. 129–161.
- Rinaldi, A. C. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff / A. C. Rinaldi, O. Comandini, T. W. Kuyper // *Fungal Diversity*. – 2008. – Vol. 33. – P. 1–45.
- Ritter, T. Vitality and ageing of the ectomycorrhizae of damaged and undamaged trees / T. Ritter, I. Kottke, F. Oberwinkler // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 1989. – Vol. 28. – P. 415–419.
- Salzer, P. Sucrose utilization of the ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* and *Hebeloma crustuliniforme* depends on the cell wall-bound invertase activity of their host *Picea abies* / P. Salzer, A. Hager // *Botanica Acta*. – 1991. – Vol. 104. – P. 439–445.
- Sebacinales: a hitherto overlooked cosm of heterobasidiomycetes with a broad mycorrhizal potential / M. Weiss,

M. A. Selosse, K. H. Rexer, A. Urban, F. Oberwinkler // *Mycological Research*. – 2004. – Vol. 180. – P. 1003–1010.

Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during Free-Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE) / J. A. Andrews, K. G. Harrison, R. Matamala, W. H. Schlesinger // *Soil Science Society of American Journal*. – 1999. – Vol. 63. – P. 1429–1435.

Soderstrom, B. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. IV. Qualitative analysis of carbohydrate contents of mycelium interconnecting host plants / B. Soderstrom, R. D. Finlay, D. J. Read // *New Phytologist*. – 1988. – Vol. 109. – P. 163–166.

Specialized cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort / M. I. Bidartondo, T. D. Bruns, M. Weiss, C. Sergio, D. J. Read // *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical & Engineering Sciences*. – 2003. – Vol. 270. – P. 835–842.

Species richness, abundance and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. / J. E. Smith, R. Molina, M. M. P. Huso, D. L. Luoma, D. McKay, M. A. Castellano, T. Lebel, Y. Valachovic // *Canadian Journal of Botany*. – 2002. – Vol. 80. – P. 186–204.

Symbiotic fungal associations in «lower» land plants / D. J. Read, J. G. Duckett, R. Fransis, R. Ligrone, A. Russell // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. – 2000. – Vol. 335. – P. 815–831.

Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. / S. L. McKendrick, J. R. Leake, D. L. Taylor, D. J. Read // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 154. – P. 233–247.

Taylor, D. L. Population, habitat and genetic correlates of mycorrhizal specialization in the cheating orchids *Corallorhiza maculata* and *C. mertensiana* / D. L. Taylor, T. D. Bruns // *Molecular Ecology*. – 1999. – Vol. 8. – P. 1719–1732.

Taylor, A. F. S. The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world / A. F. S. Taylor, I. J. Alexander // *Mycologist*. – 2005. – Vol. 19. – P. 102–112.

Tedersoo, L. Evolution of ectomycorrhizal symbiosis in plants / L. Tedersoo, M. Brundrett // *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis, Ecological Studies*. – 2017. Vol. 230. – P. 407–467.

Thomas, G. W. Growth response of sitka spruce seedlings to mycorrhizal inoculation / G. W. Thomas, R. M. Jackson // *New Phytologist*. – 1983. – Vol. 95. – P. 223–229.

Thomson, B. D. Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots / B. D. Thomson, A. D. Robson, L. K. Abbott // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 217–225.

Vesicular-arbuscular mycorrhizas in *Equisetum* / R. E. Koske, C. F. Friese, P. D. Olexia, R. L. Hauke // *Transactions of the British Mycological Society*. – 1985. – Vol. 85, N 2. – P. 350–353.

Visser, S. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine following wildfire / S. Visser // *New Phytologist*. – 1995. – Vol. 129. – P. 389–401.

UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi / U. Koljalg, K.-H. Larsson, K. Abarenkov, R.H. Nilsson, I. J. Alexander, U. Eberhardt, S. Erland, K. Hoiland, R. Kjøller, E. Larsson [et al.] // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 166. – P. 1063–1068.

Wilkinson, D. M. Metal resistance in trees: the role of mycorrhizae / D. M. Wilkinson, N. M. Dickinson // *Oikos*. – 1995. – Vol. 72 (2). – P. 298–300.

## MODERN CONCEPTS OF THE STRUCTURE OF ECTOMYCORRHIZAL ASSOCIATIONS

T.A. Sizonenko

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

**Summary.** The review presents main classic and modern results of studies of ectomycorrhizal structure. Interest in symbiotic issues grows every year and covers a number of areas of scientific knowledge. Mycorrhiza, being one of the most important symbioses on the Earth, is a specific structure occurring as a result of plant-fungus interaction. This review contains brief general description of mycorrhizal symbiosis with a special attention to the functioning of forest ecosystems in the North. During the time elapsed since the opening of mycorrhiza by A. B. Frank in 1885, important scientific achievements dealing with this phenomenon have been made. Mycorrhizas occur in all plant associations and strongly affect the ecosystems. In the boreal zone, ectomycorrhizas are an integral part of plant dominants and edificators involving the plants into the system with joint turnover of nutrients. Mycorrhizal fungi are a part of wide range of interactions between soil organisms of various taxonomic and trophic groups, uniting the main kingdoms of living organisms. Mycorrhizal fungi, being the absolutely dependent on plants, have an advantage over the saprotrophs in mobilizing phosphorus, nitrogen and other elements and soil organics that are rare and poor in the soil. Classification of mycorrhizas was made using traditional molecular methods. Morpho-anatomic structure and composition of mycorrhizal phyto- and mycobionts were also studied. The review is also devoted to the problem of ectomycorrhizal influence on the structure of plant communities and the vegetation dynamics that are actively developed due to the development of modern molecular approaches.

**Key words:** ectomycorrhiza, mycobiont, morpho-anatomical structure, mycorrhizal functions, mycorrhizal successions