ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

DOI 10.21178/2079-6080.2026.2.54
УДК 582.475:581.446.2:581.81

Закономерности формирования анатомических структур в микоризных корневых окончаниях *Picea abies* (L.) H. Karst.

© П.Ю. Колмаков[1], Д.Д. Жерносеков[2], Д.А. Шабунин[3]

Patterns of formation of anatomical structures in mycorrhizal root terminations of *Picea abies* (L.) H. Karst.

P.Yu. Kolmakov, D.D. Zhernosekov, D.A. Shabunin (The Belarusian State University; Vitebsk State University named after P.M. Masherov; Saint Petersburg Forestry Research Institute)

This article examines patterns of suberization of tissues with protective, storage, and barrier functions that influence the radial transport of substances in the fine roots of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. Suberin deposition in tissues can be considered as a measure of the functionality of Norway spruce fine roots, as it acts as a permeability barrier blocking the transport of substances. Tissue suberization was studied on cross-sections of mycorrhizal endings. The degree of tissue suberization was assessed through computer analysis of digital photographs and the determination of precise digital color indices (HEX codes). A statistically reliable sample of more than 1,000 microphotographs was compiled in various light interpretations: Binary, Clear Noise, Equalize, Gray, Negative, and Sharpness. Fine regulation of processes is realized in the "*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi" model system through functional units of interaction. Low asynchronous tissue suberization was observed in July. Features of tissue confinement of functional units of interaction (pelotons, hyphal tangles, and vesicular elements) were identified. Most of the studied samples had weak suberization of tissues with protective (exoderm), storage (mesoderm), and barrier (endoderm) functions, which ensured the functioning of radial transport of substances at a sufficiently high level during the studied period of the plant component's life cycle. It is concluded that suberization processes in the primary cortex of mycorrhizal root terminals are mostly asynchronous and likely depend on the homeostasis of substances in fine roots. The obtained data can be used to create highly productive spruce plantations, as well as to preserve existing ones in Belarus area.

Key words: *Picea abies*, mycorrhizal root endings, exoderm, mesoderm, endoderm, tissue suberination

Закономерности формирования анатомических структур в микоризных корневых окончаниях *Picea abies* (L.) H. Karst.

П.Ю. Колмаков, Д.Д. Жерносеков, Д.А. Шабунин

В статье рассмотрены закономерности суберинизации тканей с защитными, запасающими и барьерными функциями, влияющие на радиальный транспорт веществ в тонких корнях ели европейской *Picea abies* (L.) H. Karst. Отложение суберина в тканях можно считать мерой, определяющей степень функциональности тонких корней ели европейской, поскольку он действует как барьер проницаемости, блокирующий транспорт веществ.

Суберинизация тканей изучалась на поперечных срезах микоризных окончаний. Степень суберинизации оценивалась путем компьютерного анализа цифровых фотографий с определением точных цифровых индексов цветов (HEX-коды). Выполнена статистически достоверная выборка более чем из 1000 микрофотографий в различной световой интерпретации: Binary, Clear noise, Equalise, Gray, Negative, Sharpness.

Тонкая регуляция процессов осуществляется в модельной системе «*Picea abies*–эктомикоризные грибы» через функциональные единицы взаимодействия. Отмечена низкая асинхронная суберинизация тканей в июле. Выявлены особенности тканевой приуроченности функциональных единиц взаимодействия (пелотоны, гифальные клубки и пузыревидные элементы). Большинство изученных образцов имело слабую суберинизацию тканей с защитными (экзодерма), запасающими (мезодерма) и барьерными (эндодерма) функциями, что обеспечивало радиальный транспорт веществ в изучаемый период времени жизненного цикла растительного компонента на достаточно высоком уровне. Сделан вывод, что процессы суберинизации тканей первичной коры микоризных корневых окончаний в большинстве своем асинхронны и, вероятно, зависят от гомеостаза веществ в тонких корнях.

Полученные данные могут быть использованы для сохранения существующих и создания новых высокопродуктивных еловых насаждений на территории Беларуси.

Ключевые слова: *Picea abies*, микоризные корневые окончания, экзодерма, мезодерма, эндодерма, суберинизация тканей.

Колмаков Павел Юрьевич – докторант кафедры общей экологии и методики преподавания биологии, канд. биол. наук, доцент

E-mail: pavel_kolmakov@list.ru

Жерносеков Дмитрий Данилович – профессор кафедры фундаментальной и прикладной биологии факультета химико-биологических и географических наук, д-р биол. наук, доцент

E-mail: chemikdd@mail.ru

Шабунин Дмитрий Александрович – ведущий научный сотрудник научно-исследовательского отдела селекции, воспроизводства и химического ухода за лесом, канд. биол. наук

E-mail: ds1512@mail.ru

[1]Учреждение образования «Белорусский государственный университет»
220030, Республика Беларусь, Минск, пр. Независимости, д. 4
Телефон:+375–17–209–50–44

[2]Учреждение образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова»
210038, Республика Беларусь, г. Витебск, Московский проспект, д. 33
Телефон: +375–212–37–49–59

[3]Федеральное бюджетное учреждение «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»
194021, Россия, Санкт-Петербург, Институтский пр., д. 21
Телефон: +7 812–552–80–21

Введение

Ель европейская является одной из главных лесообразующих пород лесных экосистем Северного полушария. Биологические особенности позволяют ей проявлять максимальную энергию роста в течение всего своего жизненного цикла, а биопродуктивный потенциал способен реализовываться при любых погодных условиях (исключая экстремальные), не имея при этом одновременной годичной привязки [8]. Ель европейская характеризуется адаптацией к широкому диапазону температурных и световых условий с преобладанием эктомикориз на корнях в верхних слоях почвы, что позволяет ей занимать широкий ареал распространения в бореальной области [17, 26]. Особенности формирования еловых лесов обусловлены биологическими, почвенно-грунтовыми, климатическими условиями [8]. Флуктуации основных показателей климата (атмосферные осадки, температура и влажность воздуха) и их амплитуда отклонения от среднемноголетних показателей вегетационного периода определяют специфику формирования ельников в южной части лесорастительной подзоны хвойно-широколиственных лесов [17]. В умеренном климатическом поясе на распространение *Picea abies* (L.) H. Karst. влияют региональные и локальные условия среды [15].

Особенность бореальных лесов заключается в том, что большая часть годового баланса питательных веществ и потока CO_2 в почве возникает в результате деятельности микоризных грибов в корневых системах деревьев. У *P. abies* эти процессы в основном сосредоточены в верхнем 10-сантиметровом профиле почвы [26]. Наблюдаемый гомеостаз между растительным и грибным компонентами осуществляется в тонких корнях, которые почти полностью состоят из эктомикориз [27]. Структура микоризных корневых окончаний адаптирована к поглощению воды и минеральных веществ и функционально отличается от остальной корневой системы. Их морфология контролируется генетически, но также зависит от условий окружающей среды. Большое количество биотических и абиотических факторов, включая влажность почвы и питательные вещества, а также грибы, бактерии и другие почвенные организмы влияют на формирование морфологических характеристик тонких корней [22]. Количественная оценка морфологических индексов тонкой корневой системы ели европейской отражает функциональные аспекты системы взаимодействия разнородных организмов [25].

В ключевых научных трудах у основных видов хвойных описано морфологическое и анатомическое строение эктомикориз [6, 18, 21]. Были проведены исследования изменений параметрических характеристик первичной коры тонких корней в зависимости от экологических условий [19]. В последнее время получены данные об особенностях регуляции процессов суберинизации тканей с защитными, запасными и барьерными функциями в микоризных корневых окончаниях *P. abies* [11, 13]. Однако возможные изменения в строении тонких корней хвойных в зависимости от происходящих физиологических и биохимических процессов, связанных с экологическими условиями, еще недостаточно исследованы.

Цель работы – изучить особенности формирования тканей с защитными, запасающими и барьерными функциями в тонких корнях *P. abies* при внедрении грибного симбиотического компонента.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

– проанализировать происходящие анатомические изменения в корневых окончаниях ели европейской при внедрении грибного компонента в условиях, благоприятных для роста и развития *P. abies*;

– оценить значимость происходящих изменений в тканях первичной коры тонких корней для адаптации ели европейской к меняющимся условиям ее современного ареала.

Актуальность работы заключается в том, что полученные результаты могут служить ос-

новой для дальнейших исследований синхронизирующих факторов формирования современного ареала ели европейской.

Объекты и методы исследования

Объектом проведенных исследований являлась система «*P. abies* – эктомикоризные грибы». Модель рассматривается в виде популяционной и видовой консорции, как это было предложено в работах В.Н. Беклемишева. Модельная система выбрана по критериям, необходимым для характеристики её компонентов: это хорошая изученность биологических, экологических параметров и ареала распространения растительного компонента, его хозяйственная и экологическая значимость [7, 17], а также способность образовывать эктомикоризы [26]. Анатомически, характерная черта изучаемой системы: гистотропная специализация и адаптация мицелия к определенным типам клеток и тканей корня. Эта особенность исследуемой консолидации отличает её от случаев инфицирования паразитическими грибами растительного компонента системы [9].

В работе применялись следующие методы исследований: закладка пробных площадей в естественных границах сообществ [4]; инструментальные методы для определения цвета пикселя на изображениях, представленных в цифровом формате [16]; методы микроскопии для изучения морфологии и анатомического строения поперечных срезов тонких корней (стереоскопический микроскоп «Альтами ПС» с камерой Toup Cam U3CMOS08500KPA, биологический микроскоп модели № 126 «АкваЛабГруп» с камерой HDCE-X5N) [1, 24]; методы статистического анализа (программный пакет Microsoft Excel) [23]; сравнительно-сопоставительный метод.

Анализу не подвергались ранее известные из литературных источников морфологические и анатомические изменения в эктомикоризных тонких корнях [6, 10, 14, 18, 20].

Пробная площадь заложена в Беларуси, в междуречье Западной Двины и Днепра, вдали от промышленных и сельскохозяйственных предприятий в Осиновском лесничестве Витебского лесхоза (квартал 79, выдел 5). Тип участка соответствует ельнику кисличнику второго класса возраста с дерново-подзолистой почвой и составом древостоя 6Е2С1Б1Ос. Эдификатор *P. abies* с естественным возобновлением. Живой напочвенный покров: *Dicranum rugosum* Sw., *Fragaria vesca* L., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Oxalis acetosella* L., *Pleurosium schreberi* (Brid.) Mitt., *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.

Грибной компонент из эколого-трофической группы «микоризообразователи» определялся классическим инструментальным способом [2] и представлен родами *Amanita* Pers., *Cortinarius* (Pers.) Gray, *Inocybe* (Fr.) Fr., *Lactarius* Pers., *Leccinum* Gray, *Paxillus* Fr., *Russula* Pers.

Сбор эктомикориз осуществлялся 04.07.2025 в одном сообществе в середине вегетационного периода, благоприятного для растительного компонента. Это позволяло учитывать константность почвенно-грунтовых условий при применении статистических методов анализа. Отбор почвенных проб проводился пробоотборником (стальным цилиндром) на глубину не более 20 см в проекции крон модельной системы согласно методике концентрического отбора [28]. Почвенные профили разбирались по горизонтам (A_d, A_1, A_2B). Тонкие корни отмывали проточной водой, а затем дистиллированной, чтобы удалить остатки грунта. Анатомическому анализу подвергся A_d горизонт почвенной пробы № 146–04–07–2025 одной выбранной индивидуальной еловой консорции.

Выбранный для исследований A_d почвенный горизонт содержит наибольшую биомассу тонких корней и может служить мерой оценки состояния условий окружающей среды в континууме «атмосфера–растение–почва», в котором находятся еловые насаждения [12, 25].

Анатомические срезы тонких корней из морфологической группы *Simple* A_d почвенного горизонта были изготовлены на замораживающем микротоме МЗ (Россия) и изучались

под микроскопом в глицерине без окрашивания в различных вариантах освещения (*Binary*, *Clear noise*, *Equalise*, *Gray*, *Negative*, *Sharpness*) [5, 19]. Толщина срезов составляла 20–60 мкм. Константные настройки программного обеспечения ScopeImage 9 биологического микроскопа модели № 126 «АкваЛабГруп» с камерой HDCE-X5N позволили учесть степень изменений в цветовой гамме процессов суберинизации при одинаковой ошибке цветопередачи камеры микроскопа.

Для поиска кода цвета на изображении использовался программный сервис «Пипетка онлайн» [16], что обеспечило более достоверную интерпретацию степени суберинизации тканей первичной коры. Были выделены HEX-коды, точные цифровые индексы цветов, которые представляют собой комбинацию из цифр и букв, обозначающие конкретный цвет. Помимо кода используемый сервис выдает также и стандартное название визуализируемого оттенка на русском языке. Точные цифровые индексы были сгруппированы с учетом шаблона HEX-кодов цветов и интервального типа шкалы с постоянной единицей измерения, при которой различия между значениями могут быть сравнимы между собой. Настройки программных пакетов Altami videokit 3.5 и ScopeImage 9 имели константные настройки, и ошибка цветового восприятия при этом принимала стандартную величину. В экспериментах важное значение имела амплитуда изменения признака, которая в этом случае может принимать конкретные анализируемые значения.

Полученные в ходе анализа результатов исследований диаграммы рассеивания группировки данных по изучаемым параметрам указывают на количество образцов с одинаковой степенью проявления признака. Чем более насыщенный цвет точек на диаграммах, тем большее количество отобранных образцов имеют одинаковое проявление изучаемого показателя. Формат осей диаграмм показывает степень проявления изучаемого признака в процентах по отношению к выявленным крайним показателям его экспрессии.

Выполнена статистически достоверная выборка более чем из 1000 микрофотографий в различной световой интерпретации (Binary, Clear noise, Equalise, Gray, Negative, Sharpness).

Результаты исследования и их обсуждение

Процессы суберинизации и десуберинизации влияют на плотность тканей первичной коры микоризных корневых окончаний и связаны с физиологической деятельностью грибного компонента. Отложение суберина в тканях можно считать мерой, определяющей степень функциональности тонких корней ели европейской, поскольку он действует как барьер проницаемости, блокирующий транспорт веществ [25].

Мантия в образцах из всей совокупности выборки в изучаемый период времени в 56 % случаях развита слабо и представлена чехлами различной консистенции: от плотно переплетенных и упакованных гиф до их рыхлого состояния. Результат статистического анализа в виде круговой диаграммы распределения значений представлен на рисунке 1а. Только 3 % образцов из выборки имеют хорошо развитый чехол грибного компонента.

Консистенция мантии зависит от видовой принадлежности грибного компонента. Характеристики внешнего мицелия определяются понятием exploration type (трофической специализации), под которым подразумевается определенная стратегия доставки растительному компоненту питательных веществ грибным компонентом [5].

Экзодерма в 48 % случаев минимально суберинизирована (рис. 1б). В анатомических исследованиях образцов тонких корней ели европейской, отобранных ранней

весной (29.03) 2019 года, степень суберинизации тканей с защитными функциями обратно пропорциональна размерам мантии грибного компонента. Коэффициент Пирсона (R) равен –0,67 [13]. В летних образцах, отобранных 04.07.2025, взаимосвязь (R) между степенью суберинизации экзодермы и размерами мантии также обратно пропорциональная, но численно мала (R = –0,17). Неравномерность суберинизации нескольких рядов клеток слабо выражена и не влияет на проницаемость экзодермы.

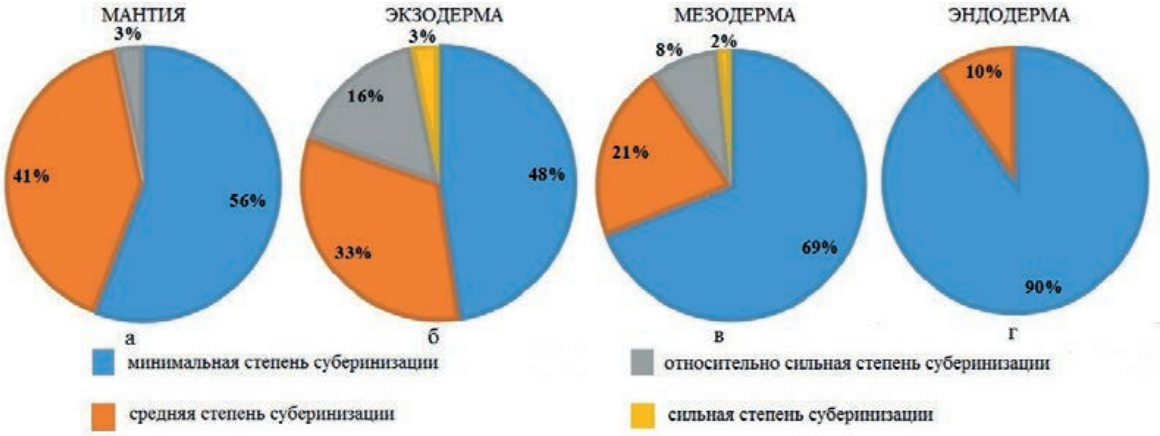


Рис. 1. Степень суберинизации тканей первичной коры микоризных корневых окончаний *P. abies*

Мезодерма минимально суберинизирована в 69 % случаев, с относительно сильной и сильной степенью суберинизации – только 8 и 2 % соответственно (рис. 1в). Запасающая ткань микоризных корневых окончаний ели европейской в летний период обладает значительной проницаемостью для всех видов радиального транспорта веществ.

Эндодерма практически не суберинизирована в 90 % случаев и проницаема для всех видов радиального транспорта. Пелотоны встречаются только в пропускных клетках, а пузыревидные функциональные элементы не найдены в ее однорядных клетках и поэтому не влияют на степень суберинизации (рис. 1г).

Интервальная группировка данных по степени суберинизации тканей с защитными, запасающими и барьерными функциями не выявила достоверной корреляционной связи между следующими показателями: степень суберинизации экзодермы и мантии ($R^2 = 0,03$); степень суберинизации эндодермы и экзодермы ($R^2 = 0,13$); степень суберинизации эндодермы и мезодермы ($R^2 = 0,12$). Статистически значимой является корреляция степени суберинизации экзодермы и мезодермы на уровне $R^2 = 0,56$. Возможно, что суберинизация мезодермы в летних образцах микоризных корневых окончаний ели европейской функционально связана с суберинизацией экзодермы, так как корреляция этих процессов значима на уровне 0,01 ($P < 0,01$) (рис. 2). Функциональные единицы взаимодействия – пелотоны, гифальные клубки и пузыревидные элементы – обеспечивают молекулярное взаимодействие грибного и растительного компонентов и поэтому являются структурами, функционально причастными к процессам суберинизации тканей.

Пелотон – функциональный элемент из клубка гиф грибного компонента, окруженный общей системой структур взаимодействия: экстромембраной, как продолжение плазмалеммы растительной клетки с внешней стороны, клеточной стенкой с внутренней стороны, и расположенным между

ними матриксом. Скорее всего, устройство пелотона по своему строению подобно грибному гаусторию [3] (рис. 3).

Пузыревидный элемент функционального взаимодействия – мелкое выпячивание структуры комплекса мембран внутрь клетки первичной коры. Отличительная особенность структуры заключается в том, что она может встречаться в клетках эндодермы (как в пропускных, так и в однорядных), вызывая их локальную суберинизацию (рис. 5).

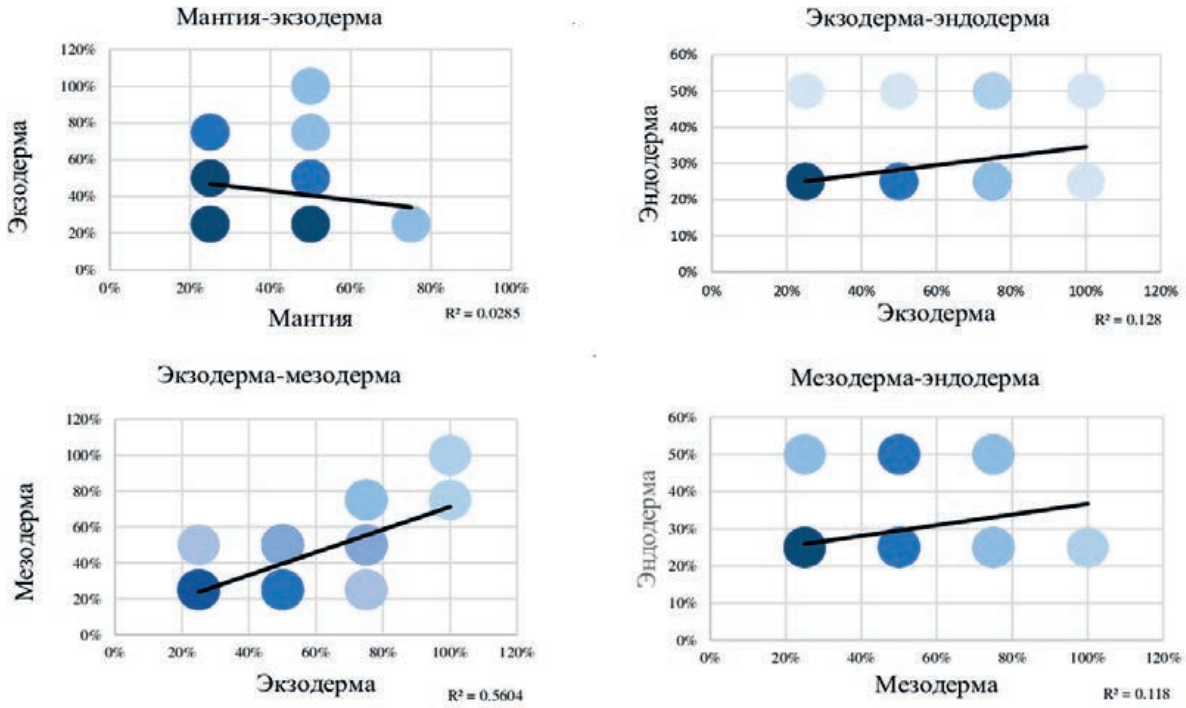


Рис. 2. Диаграммы рассеивания с интервальной группировкой по показателю «степень суберинизации» тканей первичной коры микоризных корневых окончаний *P. abies*

В экзодерме расположены гифальные клубки, пузыревидные элементы и пелотоны в пропускных клетках в различных своих вариациях. Это является подтверждением того, что защитная ткань является живой, и процессы неравномерной суберинизации нескольких рядов из клеток, отдельных их сегментов контролируются различным набором специфических генов (рис. 6).

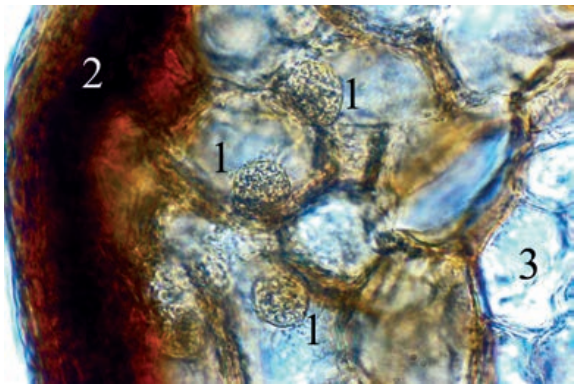
В мезодерме отмечается присутствие пелотонов, гифальных клубков (клубковидной и коралловидной формы), и на последней стадии максимальной суберинизации массово встречаются пузыревидные функциональные элементы. Локальное скопление функциональных структур сопровождается усилением фрагментарной суберинизации (рис. 7).

В слабо суберинизированных образцах пелотоны прижаты одной своей поверхностью к оболочкам клеток, что, по-видимому, является одной из промежуточных стадий их формирования (рис. 8). В то время как в средней стадии отложения суберина внешне они напоминают форму гаусторий паразитических грибов, в иной раз с отчетливо просматриваемой шейкой при максимальном увеличении микроскопа (см. рис. 3).

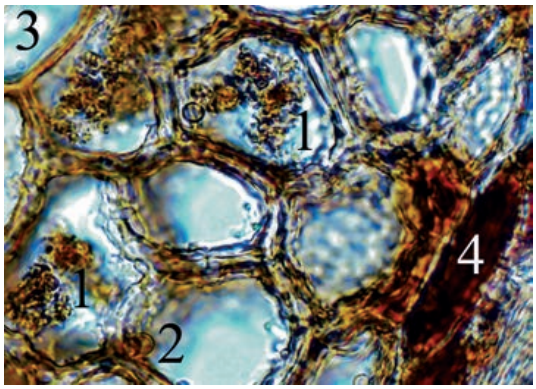
В эндодерме, в пропускных клетках, встречаются часто пелотоны, реже гифаль-

ные клубки и пузыревидные элементы. В однорядных клетках с фрагментарной суберинизацией изредка выявлены пузыревидные элементы как элемент контроля грибным компонентом радиального транспорта веществ через барьерную ткань, обычно находящуюся под физиологическим контролем растительным компонентом.

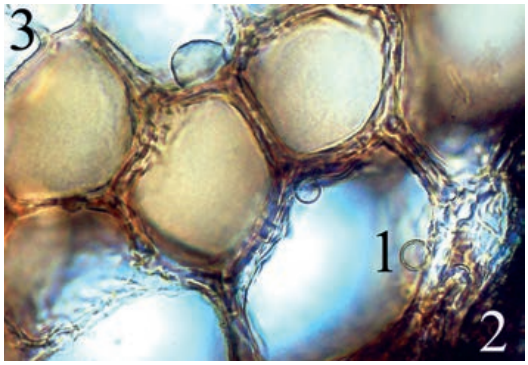
Причины возникновения различных видов структурных образований при взаимодействии с грибным компонентом в растительных тканях с защитной, запасающей и барьерной функциями до конца не ясны.



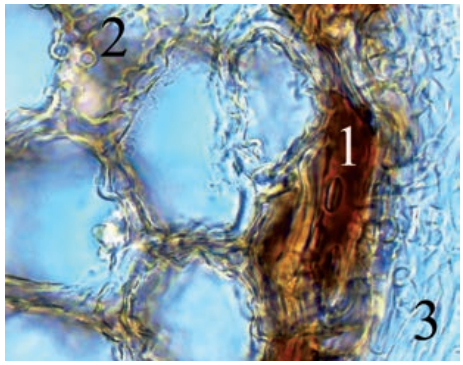
1 – пелотоны; 2 – экзодерма; 3 – эндодерма
Рис. 3. Пелотоны в мезодерме микоризных корневых окончаний *P. abies* на поперечном срезе



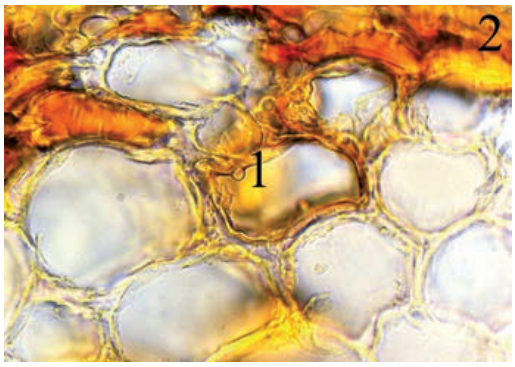
1 – гифальные клубки;
2 – пузыревидные элементы в мезодерме;
3 – эндодерма; 4 – экзодерма
Рис. 4. Гифальные клубки в мезодерме микоризных корневых окончаний *P. abies* на поперечном срезе



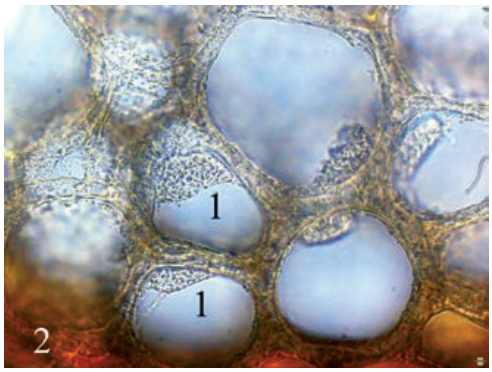
1 – пузыревидный элемент,
2 – экзодерма, 3 – эндодерма
Рис. 5. Пузыревидные элементы в мезодерме микоризных корневых окончаний *P. abies* на поперечном срезе



1 – пузыревидный элемент;
2 – мезодерма; 3 – мантия
Рис. 6. Пузыревидный элемент в клетках экзодермы микоризных корневых окончаний *P. abies* на поперечном срезе



1 – пузыревидный элемент взаимодействия; 2 – экзодерма
Рис. 7. Локальное скопление функциональных структур, вызывающее усиление степени суберинизации клеток микоризных корневых окончаний *P. abies,* на поперечном срезе



1 – пелотоны, 2 – экзодерма
Рис. 8. Пелотоны в слабо суберинизированных клетках мезодермы корня ели на поперечном срезе

Заключение

При изучении анатомического строения микоризных корневых окончаний ели европейской, развивающихся в благоприятных погодных условиях вегетационного сезона, были выявлены следующие закономерности.

– Большинство изученных образцов имеет слабую суберинизацию тканей с защитными (экзодерма), запасающими (мезодерма) и барьерными (эндодерма) функциями, что отражается на радиальном транспорте веществ в изучаемый период времени жизненного цикла растительного компонента.

– Взаимосвязь грибного и растительного компонентов осуществляется посредством специализированных структур: пелотонов, гифальных клубков и пузыревидных функциональных элементов. Их концентрация в тканях связана с процессами суберинизации клеток первичной коры микоризного корневого окончания.

– Процессы суберинизации тканей первичной коры микоризных корневых окончаний в большинстве своем асинхронны и, по-видимому, зависят от гомеостаза веществ в тонких корнях.

– Динамичность анатомического строения тканей первичной коры микоризных корневых окончаний ели европейской в модельной системе «*P. abies*–эктомикоризные грибы» позволяет тонко регулировать специфическим набором генов радиальный транспорт веществ в различных экологических условиях в разный период времени жизненного цикла растительного компонента.

– Формирование консортивных связей у ели европейской по определенному типу с особенностями гомеостаза физиологически значимых веществ в модельной системе «*P. abies*–эктомикоризные грибы» может быть тем самым фактором, который определяет региональные и локальные особенности распространения ели европейской на территории Беларуси.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Барыкина, Р.П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов [и др.]. – М : Издательство МГУ, 2004. – 312 с.

2. Бондарцев, А.С. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения / А.С. Бондарцев, Р. Зингер // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова. – 1950. – Серия 2. – Вып. 6. – С. 500–546.

3. Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т. Дьякова. – М. : МГУ, 2007. – 559 с.

4. Бурова, Л.Г. Экология грибов макромицетов / Л.Г. Бурова– М. : Наука, 1986. – 221 с.

5. Вайшля, О.Б. Особенности микотрофности *Pinus sibirica* Du Tour в кедровниках Томской области / О.Б. Вайшля, К.С. Карбышева, О.Г. Бендер // Известия Санкт-Петербургской лесной академии. – 2019. – Вып. 229. – С. 6–22.

6. Веселкин, Д.В. Морфологическая изменчивость и адаптивная значение эктомикориз хвойных (*Pinaceae* Lindl.) : дис. … д-ра биол. наук : 03.02.08 / Веселкин Денис Васильевич ; РАН ФГБУ: «Институт экологии растений и животных». – Екатеринбург, 2013. – 491 с.

7. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1982. – 326 с.

8. Ермохин, М.В. Современная динамика южной границы сплошного распространения ели (*Picea abies* Karst.) в Беларуси / М.В. Ермохин, А.В. Пугачевский // Весці Нацыянальнай Акадэміі Навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2009. – № . – С. 51–55.

9. Каратыгин, И.В. Коэволюция грибов и растений / И.В. Каратыгин. – СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. – 119 с.

10. Киселева, Н.С. Атлас по анатомии растений / Н.С. Киселева, Н.В. Шелухин. – Минск : Выш. шк., 1969. – 287 с.

11. Колмаков, П.Ю. Обмен тяжелых металлов в микоризном корневом окончании системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П.Ю. Колмаков, Д.Д. Жерносеков // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. – 2024. – № 3 (144). – С. 39–45.

12. Колмаков, П.Ю. Особенности распределения и значение биомассы тонких корней *Picea abies* (L.) Karst. в различных экологических условиях / П.Ю. Колмаков, Д.Д. Жерносеков / Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. – 2025. – № 6 (153). – С. 47–53.

13. Колмаков, П.Ю. Оценка характера взаимодействия разнородных организмов в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П.Ю. Колмаков, Д.Д. Жерносеков // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 1, № 1. – С. 72–79.

14. Лотова, Л.И. Морфология и анатомия высших растений : учеб. пособие / Л.И. Лотова. – М. : Эдиториал УРСС, 2001. – 526 с.

15. Матюшевская, Е.В. Ель и сосна в экологически напряженных лесных ландшафтах Беларуси / Е.В. Матюшевская. – Минск : БГУ, 2021. – 191 с.

16. Пипетка онлайн – определитель цвета пикселя на картинке : удобный сервис для поиска кода цвета HEX и RGB на изображении. – URL: https://www.get-color.ru (дата обращения: 15.11.2025).

17. Сарнацкий, В.В. Ельники. Формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси / В.В. Сарнацкий. – Минск : Тэхналогія, 2009. – 333 с.

18. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И.А. Селиванов. – М. : Наука, 1981. – 232 с.

19. Сизоненко, Т.А. Сезонная динамика строения эктомикориз *Picea obovata* в средней тайге / Т.А. Сизоненко, С.В. Загирова // Экология. – 2012. – № 2. – С. 102–105.

20. Эсау, К. Анатомия растений / К. Эсау; пер. с англ. А.Е. Васильева. – М. : Мир, 1969. – 564 с.

21. Agerer, R. Colour atlas of ectomycorrhizae / R. Agerer. – Germany, Schwäbisch Gmünd : Einhorn-Verlag, 1987–1988. – 58 p.

22. Kramer, P.J. The Physiological Ecology of Woody Plants / P.J. Kramer, T.T. Kozlowski, S. Pallardy // Academic Press. – San Diego, 1991. – 657 p.

23. Microsoft.com : [сайт] – Microsoft 365 trademark guidelines, 2025. – URL: https://www.microsoft.com/ru-ru/microsoft-365/excel?market=ru (дата обращения: 25.09.2025).

24. Morphology mycorrhizal system ramification presence type. – URL: http://http://www.deemy.de/Descriptors/CharacterDefinition.cfm?CID=3&CharID=3 (дата обращения: 21.01.2026).

25. Ostonen, I. The role of soil in fine root ecomorphology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / I. Ostonen, K. Löhmus // Plant and Soil. – 1999. – Vol. 208. – P. 283–292.

26. Read, D.J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D.J. Read, J.R. Leake, J. Peres-Moreno // Canadian Journal of Botany. – 2004. – Vol. 82, N 8. – P. 1243–1263. DOI: https://doi.org/10.1139/b04–123.

27. Rosling, A. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in podzol soil profile / A. Rosling, R. Landeweert, B.D. Lindahl [et al.] // New Phytologist. – 2003. – Vol. 159. – P. 775–783.

28. 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 // Annual Review of Plant Biology. – 2011. – Vol. 62. – P. 227–250.

REFERENCES

1. Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Jalilova H.H., Ilyina G.M., Chubatova N.V. Handbook of botanical microtechnics. Fundamentals and methods. Moscow, Moscow State University Publishing House, 2004, 312 p. (In Russian).

2. Bondartsev A.S., Zinger P. Guide to collecting higher basidiomycetes for their scientific study. *Proceedings of the V.L. Komarov Bot. Inst. [Trudy Bot. in-ta im. V.L. Komarova],* 1950, ser. 2, is. 6, pp. 500–546. (In Russian).

3. Botany: Course of algology and mycology: Textbook / Ed. Yu.T. Dyakov. Moscow, Moscow State University, 2007, 559 p. (In Russian).

4. Burova L.G. Ecology of macromycete fungi. Moscow, Science, 1986, 221 p. (In Russian).

5. Vaishlya O.B., Karbysheva K.S., Bender O.G. Peculiarities of mycotrophy of *Pinus sibirica* Du Tour in cedar forests of Tomsk region. *Bulletin of the St. Petersburg Forest Technical Academy [Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotehnicheskoj akademii]*, 2019, is. 229, pp. 6–22. (In Russian).

6. Veselkin D.V. Morphological variability and adaptive value of ectomycorrhizas in conifers (Pinaceae Lindl.): dis. … Doctor of Biological Sciences: 03.02.08. Veselkin Denis Vasilievich; RAS Federal State Budgetary Institution, “Institute of Plant and Animal Ecology”. Yekaterinburg, 2013. – 491 p. (In Russian).

7. Geltman V.S. Geographical and typological analysis of forest vegetation of Belarus. Minsk, Science and Technology, 1982, 326 p. (In Russian).

8. Ermokhin M.V., Pugachevsky A.V. Modern dynamics of the southern boundary of continuous distribution of spruce (*Picea abies* Karst.) in Belarus. *News of the National Science Academy of Belarus. Biological Sciences Series [Vestsi Natsyyanal’naj Akadehmii Navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk]*, 2009, no. 1, pp. 51–55. (In Belarus).

9. Karatygin I.V. Coevolution of fungi and plants. St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, 119 p. (In Russian).

10. Kiseleva N.S., Sheloukhin N.V. Atlas of plant anatomy. Minsk, Higher. school, 1969, 287 p. (In Russian).

11. Kolmakov P.Yu., Zhernosekov D.D. Heavy metal metabolism in the mycorrhizal root terminal of the *Picea abies* – ectomycorrhizal fungi system. *Bulletin of the F. Skorina Gomel State University [Izvestiya Gomel’skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny]*, 2024, no. 3. (144), pp. 39–45. (In Russian).

12. Kolmakov P.Yu., Zhernosekov D.D. Features of distribution and significance of biomass of fine roots of *Picea abies* (L.) Karst. in different environmental conditions. *Bulletin of the F. Skorina Gomel State University [Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny]*, 2025, no. 6 (153), pp. 47–53. (In Russian).

13. Kolmakov P.Yu., Zhernosekov D.D. Evaluation of the nature of interactions between heterogeneous organisms in the *Picea abies* – ectomycorrhizal fungi system. *News of the National Science Academy of Belarus. Biological Sciences Series [Vestsi Natsyyanal'naj Akadehmii Navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk]*, 2026, vol. 1, no. 1, pp. 72–79. (In Belarus).

14. Lotova L.I. Morphology and anatomy of higher plants. A textbook. Moscow, Editorial URSS, 2001, 526 p. (In Russian).

15. Matyushevskaya E.V. Spruce and pine in ecologically stressed forest landscapes of Belarus. Minsk, BSU, 2021, 191 p. (In Russian).

16. Eyedropper Online – Pixel Color Finder: A convenient service for finding HEX and RGB color codes in an image. URL: https://www.get-color.ru (date of access 15.11.2025). (In Russian).

17. Sarnatsky V.V. Spruce forests. Formation, increasing productivity and sustainability in the conditions of Belarus. Minsk, Technology, 2009, 333 p. (In Russian).

18. Selivanov I.A. Mycosymbiotrophism as a form of consortial relationships in the vegetation cover of the Soviet Union. Moscow, Science, 1981, 232 p. (In Russian).

19. Sizonenko T.A. Seasonal dynamics of the structure of ectomycorrhizas of *Picea obovata* in the middle taiga. *Ecology [Ekologiya],* 2012, no. 2, pp. 102–105. (In Russian).

20. Esau K. Anatomy of plants. Lane from English A.E. Vasilyeva. Moscow, World, 1969, 564 p. (In Russian).

21. Agerer R. (Ed.). *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Germany, Schwäbisch Gmünd, Einhorn-Verlag, 1987–1988, 58 p. (In Germany).

22. Kramer P.J., Kozlowski T.T., Pallardy S. The Physiological Ecology of Woody Plants. *Academic Press*, *San Diego*, 1991, 657 p.

23. Microsoft.com [website] – Microsoft 365 trademark guidelines, 2025. URL: https://www.microsoft.com/ru-ru/microsoft-365/excel?market=ru (date of access: 25.09.2025).

24. Morphology mycorrhizal system ramification presence type. URL: http://http://www.deemy.de/Descriptors/CharacterDefinition.cfm?CID=3&CharID=3 (date of access: 21.01.2026).

25. Ostonen I., Löhmus K. The role of soil in fine root ecomorphology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant and Soil*, 1999, vol. 208, pp. 283–292.

26. Read D.J., Leake J.R., Peres-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany,* 2004, vol. 82, no. 8, pp. 1243–1263. DOI: https://doi.org/10.1139/b04–123.

27. Rosling A., Landeweert R., Lindahl B.D., Larsson K.-H., Kuyper T.W., Taylor A.F.S., Finlay R.D. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in podzol soil profile. *New Phytologist*, 2003, vol. 159, pp. 775–783.

28. Smith S.E., Smith F.A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, vol. 62, pp. 227–250.

Статья поступила в редакцию 26.05.2026