

УДК 582.475:581.1:504

ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ *PICEA ABIES* (L.) H.KARST. К ИЗМЕНЕНИЯМ УСЛОВИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

П. Ю. Колмаков,
кандидат биологических наук,
докторант кафедры общей экологии и методики
преподавания биологии Белорусского
государственного университета
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8979-7284>;

Д. Д. Жерносеков,
доктор биологических наук,
профессор кафедры
фундаментальной и прикладной
биологии Витебского государственного
университета имени П. М. Машерова
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8416-535X>

Поступила в редакцию 17.12.2025.

UDC 582.475:581.1:504

ENDOGENOUS FACTORS FORMING RESISTANCE OF *PICEA ABIES* (L.) H.KARST. TO CHANGES IN ENVIRONMENTAL CONDITIONS

P. Kolmakov,
Candidate of Biological Sciences,
Doctoral Candidate in the Department
of Ecology and Methods of
Teaching Biology, Belarusian State University
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8979-7284>;

D. Zhernosekov,
Doctor of Biological Sciences,
Professor in the Department
of Fundamental
and Applied Biology, P. M. Masherov
Vitebsk State University
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8416-535X>

Received on 17.12.2025.

Выполнена статистически значимая выборка из более 1000 микрофотографий анатомических срезов микоризных корневых окончаний ели европейской. Оригинальные авторские рисунки отражают функционально значимые тенденции в анатомических изменениях. В модели зависимости «мантия – экзодерма» существуют согласованные процессы суберинизации элементов анатомического строения. Суберинизация эндодермы и экзодермы происходит независимо друг от друга, что обусловлено различными выполняемыми функциями изученных тканей. Анатомические изменения в тканях с защитными, запасными и барьерными функциями влияют на функционирование различных видов радиального транспорта в микоризных корневых окончаниях в зависимости от изменяющихся условий окружающей среды. Динамичность анатомического строения тканей тонких корней ели обыкновенной формируется в результате возникновения консортивных связей в природе. Это свойство может быть использовано в создании более продуктивных еловых насаждений на территории Беларуси.

Ключевые слова: *Picea abies* (L.) H.Karst., анатомическое строение тонких корней, экзодерма, мезодерма, эндодерма, суберинизация тканей.

A statistically significant sample of more than 1000 photomicrographs of anatomical sections of mycorrhizal root endings of Norway spruce has been performed. The original author's drawings reflect functionally significant trends in anatomical changes. In the mantle-exoderm dependence model, there are consistent processes of suberination of elements of the anatomical structure. Suberination of the endoderm and exoderm occurs independently of each other, due to the different functions performed by the studied tissues. Anatomical changes in tissues with protective, storage and barrier functions affect the functioning of different types of radial transport in mycorrhizal root endings depending on changing environmental conditions. The dynamism of the anatomical structure of the tissues of the thin roots of Norway spruce is formed as a result of the emergence of consort connections in nature. This property can be used to create more productive spruce plantations in Belarus.

Keywords: *Picea abies* (L.) H.Karst., anatomical structure of thin roots, exoderm, mesoderm, endoderm, tissue suberination.

Введение. Ель европейская является одним из главных эдификаторов лесных экосистем. Через нее определяются климатические и орографические свойства лесных фитоценозов [1]. Она обладает способностью сохранять высокую потенциальную энергию роста на протяжении всего жизненного цикла.

Максимально возможная реализация биопродукционного потенциала ели осуществляется при любых метеорологических условиях (исключая экстремальные погодные), не имея при этом одновременной годичной привязки [2].

Ухудшение состояния темных лесов в мире указывает на существование синхро-

низирующего фактора, изменчивость которого проявляется в одновременной реакции древесных пород, наиболее чувствительных к внешним влияниям. Воздействие региональных и локальных условий накладывается на этот синхронизирующий фактор, усиливая или ослабляя его [2].

Облигатная микотрофность – одно из приспособлений хвойных к неблагоприятным условиям среды [3]. У основных видов хвойных описано морфологическое, анатомическое строение эктомикориз и охарактеризован состав видов микоризных грибов на территории Беларуси [4–9]. Были проведены исследования изменений параметрических характеристик тканей первичной коры тонких корней хвойных в зависимости от экологических условий [3]. Однако возможные изменения в строении тканей микоризных корневых окончаний хвойных в зависимости от происходящих физиологических и биохимических процессов, связанных с экологическими условиями, изучены еще недостаточно.

Цель настоящей работы – выявить особенности формирования тканей с защитными и барьерными функциями в микоризных корневых окончаниях ели европейской в естественных сообществах темнохвойных лесов на территории Беларуси.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- изучить происходящие анатомические изменения в микоризных корневых окончаниях ели европейской, отобранных в условиях, неблагоприятных для роста и развития растительного компонента;
- оценить значимость происходящих изменений в тканях первичной коры растительного компонента для формирования современного ареала ели европейской как хозяйственно важной древесной породы.

Актуальность работы заключается в том, что полученные данные о функциональных анатомических изменениях в строении тонких корней *Picea abies* (L.) H.Karst. могут служить основой дальнейшего изучения и анализа синхронизирующих факторов формирования ареала ели европейской на территории Беларуси.

Материал и методы исследования.

Объект исследования – модельная система «*P. abies* – эктомикоризные грибы». Система рассматривается в виде индивидуальной и популяционной консорции, как это было предложено в работах В. Н. Беклемишева [10].

В работе применялись следующие методы исследований: закладка пробных площадей,

инструментальный метод, метод микроскопии, статистические методы анализа [11; 12].

Пробная площадь закладывалась в сообществах с елью европейской естественного происхождения в своих натуральных границах в Осиновском лесничестве Витебского лесхоза (квартал 79, выдел 5). Экспериментальная площадка находится в междуречье Западной Двины и Днепра в Лучосской озерно-ледниковой равнине вдали от активной хозяйственной деятельности человека. Описание проводилось согласно опубликованной ранее методике [13]. Тип лесного участка, согласно плану лесонасаждений, второго класса возраста (средневозрастные насаждения) с дерново-подзолистой почвой соответствует ельнику кисличнику. Состав древостоя смешанного типа 6Е2С1Б1Ос (рисунок 1). 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 соответствует эколого-трофической группе «микоризообразователи» и представлен инкрустированными и не инкрустированными гифами с пряжками. Мантия по микроскопическим данным различного строения и может содержать элементы гимениального слоя пузыревидной и кеглевидной формы. Видовой состав эколого-трофической группы «микоризообразователи» определялся классическими методами исследования и представлен родами *Amanita* Pers., *Cortinarius* (Pers.) Gray, *Inocybe* (Fr.) Fr., *Lactarius* Pers., *Leccinum* Gray, *Paxillus* Fr., *Russula* Pers. [14].

В константных условиях отбор проб почвенных профилей проводился стальным цилиндром на глубину 20 см в проекции кроны модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» согласно методике концентрического отбора [15]. Корневые окончания ели европейской предварительно промывали проточной водой, а затем дистиллированной, чтобы удалить минеральную почву. Почвенные профили разбирались по горизонтам. Материал фиксировался в 70 % спирте [16]. Сбор эктомикориз проводился 29.03.2019 г. в одном сообществе в то время, когда под пологом крон ели европейской лежал не сплошной снежный покров. Это позволяло учитывать константность почвенно-грунтовых условий при применении статистических методов анализа (рисунок 2).

В константных условиях отбор проб почвенных профилей проводился стальным цилиндром на глубину 20 см в проекции крон

согласно методике концентрического отбора [15]. Корневые окончания ели европейской предварительно промывали проточной водой, а затем дистиллированной, чтобы удалить минеральную почву. Почвенный профиль разбирался по горизонтам. Материал фиксировался в 70 % спирте [16]. Сбор эктомикориз проводился 29.03.2019 г. в одном сообществе в то время, когда под пологом крон ели европейской лежал не сплошной снежный покров. Это позволяло учитывать константность почвенно-грунтовых условий при применении статистических методов анализа (рисунок 2). Анатомическому анализу подвергся A_d горизонт почвенной пробы № 140-29-03-2019 одной выбранной индивидуальной еловой консорции.

Инструментальный химический анализ почвенных профилей по горизонтам A_d , A_1 и A_2 В выполнялся по стандартным методикам в филиале «Центральная лаборатория» Республиканского унитарного предприятия «Научно-производственный центр по геологии (г. Минск, Республика Беларусь)». Аккредитация Государственным предприятием «БГЦА» на соответствие требованиям ГОСТ ISO/IEC 17025. Аттестат аккредитации № BY/112 1.1787.

При микроскопии применялся стереоскопический микроскоп «Альтами ПС» с камерой Tour Cam U3CMOS08500KPA. Анатомические срезы толщиной 30 мкм делали на замораживающем микротоме МЗ (Россия) и рассматривались в глицерине без окрашивания в различных вариантах освещения (*Binary, Clear noise, Equalise, Gray, Negative, Sharpness*) с помощью биологического микроскопа модели № 126 «АкваЛабГруп» с камерой HDCE-X5N. В комплексе была использована программа для обработки микрофотографий анатомиче-

ского строения тонких корней ScopelImage 9 с константными настройками, что необходимо для достоверности интерпретации цветовой гаммы суберинизированных тканей с различными выполняемыми функциями [3; 17]. Константные настройки позволяют учитывать степень изменений в цветовой гамме процессов суберинизации при одинаковой ошибке цветопередачи камеры микроскопа.

Микроскопическому анализу строения тканей поперечных срезов подвергались микоризные корневые окончания ели европейской группы *Simple* из A_d горизонта. Учитывался факт особенностей в морфологии тонких корней, изменения в которых влияют на поглощение физиологически важных ионов, особенно при низкой подвижности последних [18–19]. A_d почвенный горизонт, обладающий особенностями континуума «атмосфера – растение – почва», содержит наибольшую биомассу тонких корней. Содержание органического вещества достигает 80 %, а pH среды – наиболее оптимального уровня для протекания физиологически важных процессов, в частности перехода катионов металлов в водорастворимую форму. Концентрация катионов металлов, поддерживающих гомеостаз в микоризных корневых окончаниях, заметно отличается в A_d горизонте по сравнению с другими в одном почвенном профиле [20]. Тонкие корни ели европейской наиболее продуктивны в верхнем почвенном горизонте (A_d горизонт) и могут служить показателем оптимальности условий среды, в которых находятся еловые насаждения [16].

Статистическая группировка данных и построение диаграмм выполнялась с использованием программного пакета Microsoft Excel в базовой интерпретации, имеющейся в свободном доступе [21].



Рисунок 1 – Пробная площадь



Рисунок 2 – Корневые окончания *Picea abies* группы *Simple*

Для определения степени суберинизации и лигнификации тканей с барьерными, запасными и защитными функциями использовался программный сервис «Пипетка онлайн» для поиска кода цвета на изображении, что обеспечивает более достоверную интерпретацию степени суберинизации изучаемых тканей на поперечном сечении [22]. На основании программного сервиса были выделены HEX-коды (точные цифровые индексы) обозначения цветов, которые представляют собой комбинацию из цифр и букв, обозначающие конкретный цвет. Используемый сервис, помимо кода, также выдает стандартное название визуализируемого оттенка либо максимально приближенное название к нему на русском языке. Далее, точные цифровые индексы были сгруппированы с учетом шаблона HEX-кодов цветов и интервального типа шкалы, располагающей постоянной единицей измерения и при которой различия между значениями могут сравниваться между собой. Поскольку настройки программных пакетов визуализации результатов исследований Altami videokit 3.5 и Scopelimage 9 являлись стандартными и неизменными, то и ошибка цветового восприятия имеет также одинаковое значение для каждой выполняемой оценки изучаемого признака. В экспериментах в первую очередь исследовалась степень изменения признака и его оценка [22; 23].

На диаграммах рассеивания с группировкой результатов по изучаемому показателю насыщенность цвета указывает 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 (рисунок 3).

Результаты и обсуждение. Была выполнена статистически численно значимая выборка из более 1000 микрофотографий анатомических срезов микоризных корневых окончаний ели европейской. Оригинальные авторские рисунки, представленные в работе, отражают функционально значимые тенденции в анатомических изменениях.

Поскольку суберин в коре действует как барьер проницаемости, блокирующий транспорт веществ, его можно считать мерой функционального состояния корней ели европейской. Процессы суберинизации и десуберинизации определяют плотность микоризных корневых окончаний, которая связана с их

физиологической активностью и влиянием грибного компонента [16].

В изучаемый период времени наибольший процент в выборке по степени развития *мантии* занимают образцы с относительно слабо развитым чехлом различного строения: от плотно упакованных гиф до их рыхлого переплетения. Только 21 % образцов из всей выборки оказались с хорошо развитой мантией. Результат статистического анализа представлен на рисунке 3а. 41 % составляют чехлы, развитие которых занимает только до 25 % от максимального значения размеров чехла из всей выборки.

Экзодерма в 55 % случаев относительно сильно суберинизирована и только 4 % имеет суберинизацию минимальную от максимально возможной. Результат анализа представлен на рисунке 3б. При этом коэффициент корреляции Пирсона между степенью развития мантии и величиной суберинизации экзодермы равен – 0,67. То есть, чем больше развита мантия, тем меньше суберинизация экзодермы. 22 % экзодермы максимально сильно суберинизировано. Суберинизация клеток мозаичная, что имеет важное физиологическое значение для активного функционирования различных видов радиального транспорта веществ (рисунок 5).

Мезодерма в основном средней и высокой степени суберинизации (34 % и 36 % соответственно образцов из всей выборки). Максимально суберинизированная мезодерма с минимальным содержанием функциональных единиц взаимодействия (мессенджеров) составляет всего 11 % выборки. Только 19 % образцов с незначительной степенью суберинизации. Анализ представлен на рисунке 3в. Как запасаящая ткань, мезодерма является отражением степени накопления и запаса ионов металлов в своей паренхиме. Нарушение активного транспорта в ткани мезодермы отражается на степени ее суберинизации [20].

Эндодерма в 30 % случаев слабо суберинизирована, что говорит о значительном проценте образцов с высокой функциональной активностью барьерной ткани в экстремальных экологических условиях. Только 4 % образцов с фактически непроницаемой эндодермой. Диаграмма распределения представлена на рисунке 3г. Ткань эндодермы редко бывает с функциональными единицами (мессенджерами). Если они визуализируются, то это либо пелотоны в пропускных клетках, либо везикулы на крайней степени суберинизации ее однорядных клеток.

Диаграммы рассеивания с интервальной группировкой данных по показателю «степень суберинизации» тканей первичной коры мико-

ризных корневых окончаний ели европейской не показывают достоверной сильной корреляционной связи между показателями: мантия – экзодерма ($R^2 = 0,45$); эндодерма – экзодерма ($R^2 = 0,25$); экзодерма – мезодерма ($R^2 = 0,25$); эндодерма – мезодерма ($R^2 = 0,36$). Корреляция значима на уровне 0,01 ($P < 0,01$). Доля дисперсии показателей довольно велика во всех описанных случаях. Диаграммы рассеивания представлены на рисунке 4.

Наиболее сильная зависимость просматривается между процессами суберинизации экзодермы и размерами мантии грибного компонента. Но сам множественный коэффициент корреляции Пирсона (R), в отличие от коэффициента детерминации (R^2) в данном

случае принимает отрицательное значение – 0,67 (коэффициент Пирсона по модулю превышает коэффициент детерминации примерно на 70 %), что указывает на отрицательную корреляцию сравниваемых параметров. При увеличении степени суберинизации экзодермы растительного компонента уменьшаются видимые размеры мантии грибного.

Характеристика мицелия мантии (чехла) грибного компонента определяет «трофическую специализацию» – exploration type. Считается, что «трофическая специализация» зависит от видовой принадлежности грибного компонента и подразумевает под собой стратегию получения и доставки питательных веществ [17; 24].

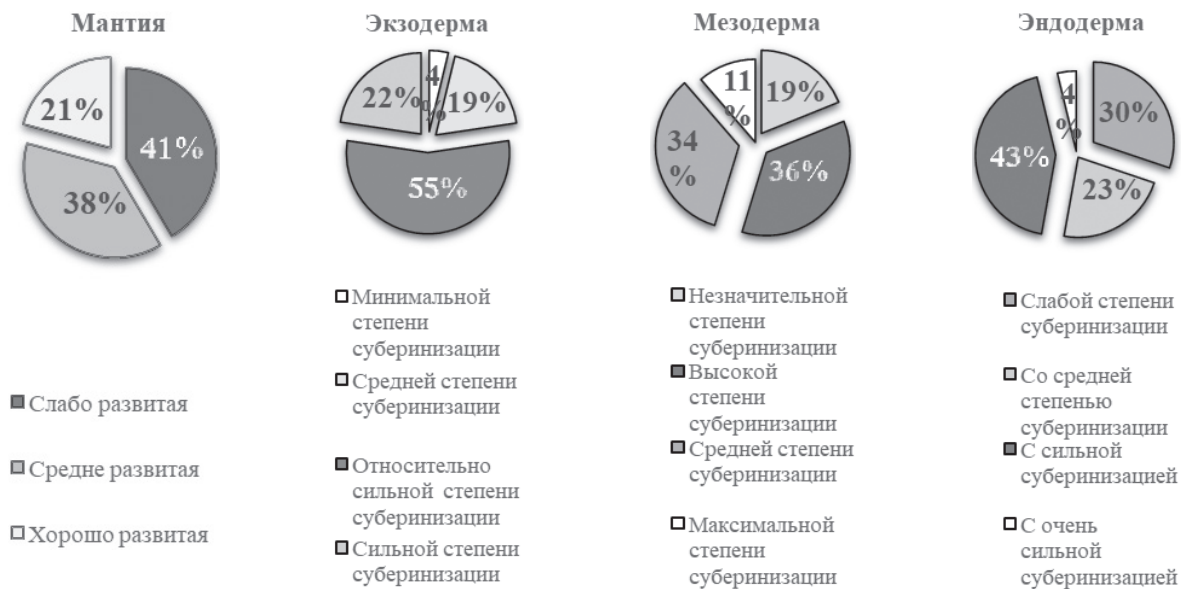


Рисунок 3 – Различия по показателю «степень суберинизации» тканей первичной коры совокупности выборки микоризных корневых окончаний *P. abies*

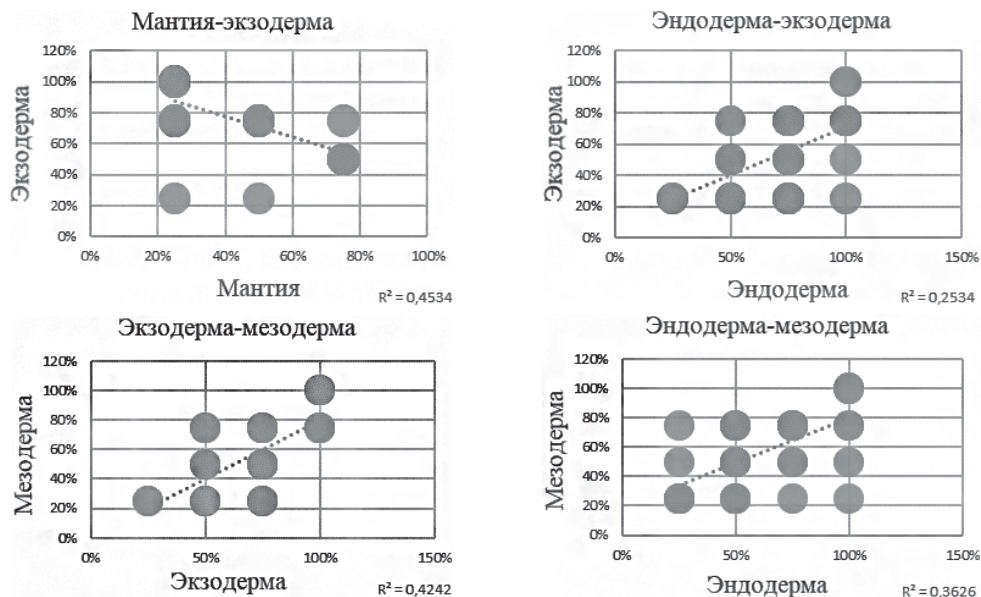


Рисунок 4 – Диаграммы рассеивания с интервальной группировкой по показателю «степень суберинизации» тканей первичной коры микоризных корневых окончаний *P. abies*

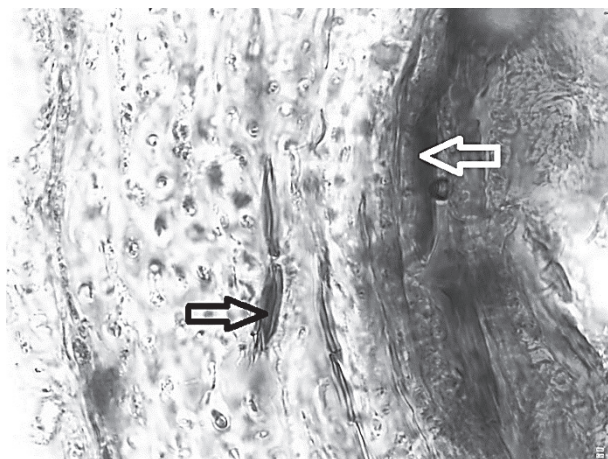
Из вышесказанного можно сделать вывод о том, что в модели зависимости «мантия – экзодерма» существуют некоторые согласованные химические процессы синтеза и распада веществ, а также регуляция концентрации ионов и воды. В пользу этого утверждения говорят анатомические наблюдения согласованной суберинизации самой экзодермы и элементов гифальных структур на хорошо развитой мантии. Данные процессы можно наблюдать на рисунке 5.

Модель зависимости «эндодерма – экзодерма» имеет самый низкий показатель коэффициента детерминации ($R^2 = 0,25$). Фактически процессы суберинизации и лигнификации двух тканей растительного компонента с барьерными и защитными функциями соот-

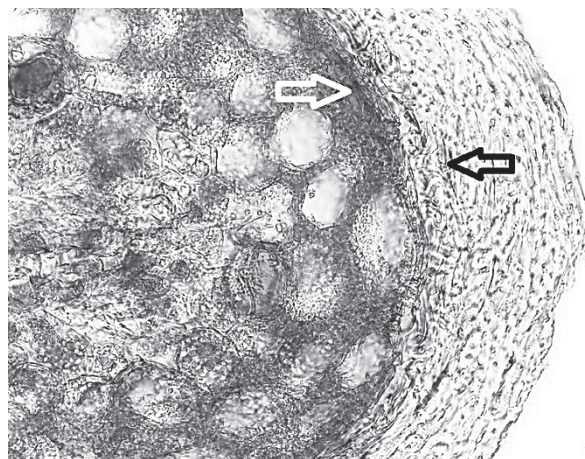
ветственно идут независимо друг от друга и, скорее всего, контролируются различными генами. Процесс несогласованной суберинизации представлен на рисунке 6.

Несколько слоев экзодермы содержат функциональные единицы и гифы грибного компонента в межклеточных пространствах. В свою очередь эндодерма зачастую без функциональных единиц, кроме пропускных клеток. Скорее всего, суберинизация эндодермы больше контролируется растительным компонентом, а экзодерма грибным.

Фактически можно сделать вывод, что между процессами лигнификации и суберинизации тканей первичной коры тонких корней ели европейской нет сильной функциональной зависимости.

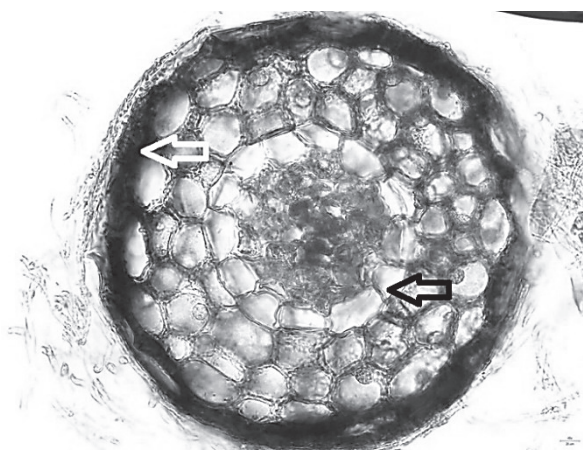


а

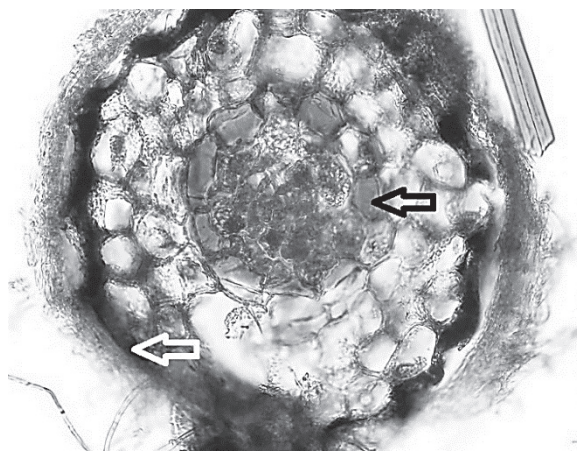


б

Рисунок 5 – Синхронная суберинизация экзодермы и гифальных элементов мантии грибного компонента у образцов № 140-29-03-2019/13.05.2025 (а), №140-29-03-2019/17.12.2024 (б)
Примечание – белой и черной стрелкой соответственно показаны элементы синхронной суберинизации экзодермы и элементов мантии (грибного чехла) грибного компонента



а



б

Рисунок 6 – Асинхронная суберинизация экзодермы и эндодермы у образцов № 140-29-03-2019/27.03.2025 (а), №140-29-03-2019/12.03.2025 (б)
Примечание – белой и черной стрелкой соответственно показаны элементы асинхронной суберинизации экзодермы и эндодермы

Авторами работы об особенностях микотрофности в кедровниках Томской области был выполнен статистический анализ параметрических данных (ширина мезодермы, радиус центрального проводящего цилиндра, ширина грибной мантии) образцов тонких корней возрастных деревьев *Pinus sibirica*, который показал аналогичный результат: отсутствие взаимосвязи по изучаемым показателям [17].

Заклучение. При изучении анатомического строения микоризных корневых окончаний ели европейской, отобранных в условиях неблагоприятных для роста и развития растительного компонента, были выявлены следующие закономерности.

1. Большинство изученных образцов имеют сильно суберинизированную экзодерму при неблагоприятных почвенных условиях A_0 горизонта. Это говорит о том, что ткань выполняет защитную функцию и физиологически тесно связана с мантией грибного компонента. Данная взаимосвязь является обратно пропорциональной: чем больше суберинизация экзодермы – тем меньше по объему мантия. Суберинизация мозаичная, неравномерная с переплетением гиф грибного компонента по межклетникам слоев.

2. Треть исследованных образцов с небольшой суберинизацией эндодермы, что делает ткань проницаемой для различных видов радиального транспорта. Усиленная суберинизация наблюдается у образцов с везикулярными гифальными элементами.

3. Не существует корреляционной взаимосвязи в процессах суберинизации эндо-

дермы и экзодермы, что обусловлено различными выполняемыми функциями изучаемых тканей.

4. Суберинизация мезодермы взаимосвязана с количеством функциональных единиц (мессенджеров) в паренхимных клетках. Запасающая функция ткани важна в обмене ионов металлов между внешней почвенной средой и тонкими корнями ели европейской [20].

Асинхронность процессов суберинизации и лигнификации тканей с барьерными, защитными и запасными функциями позволяет тонко регулировать определенным набором специфических генов различные виды радиального транспорта в зависимости от изменяющихся условий окружающей среды. Данное утверждение подкреплено непостоянным сложным составом суберина как функционально важного вещества и различными механизмами его обмена в микоризных корневых окончаниях хвойных [25]. Это может быть тем самым «синхронизирующим фактором» в формировании современного ареала распространения ели европейской на территории Беларуси.

Динамичность анатомического строения защитных, запасных и барьерных тканей микоризных корневых окончаний позволяет понять особенности формирования, изменения с течением времени и под воздействием внешних условий гомеостаза веществ в корневой системе ели европейской. Это свойство может быть использовано в создании более продуктивных еловых насаждений на территории Беларуси.

ЛИТЕРАТУРА

1. 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. – № 1. – С. 51–55.
2. Матюшевская, Е. В. Ель и сосна в экологически напряженных лесных ландшафтах Беларуси / Е. В. Матюшевская. – Мн. : БГУ, 2021. – 191 с.
3. Сизоненко, Т. А. Сезонная динамика строения эктомикориз *Picea obovata* в средней тайге / Т. А. Сизоненко, С. В. Загирова // Экология. – 2012. – № 2. – С. 102–105.
4. Селиванов, И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов. – М. : Наука, 1981. – 232 с.
5. Agerer, R. Colour atlas of ectomycorrhizae / R. Agerer. – Germany: Einhorn Verlag, Schwabisch Gmund. – 1986–1988.
6. Сяржайна, Г. І. Базідыяльныя грыбы Беларусі: бале-тальныя, агарыкальныя, руссуляльныя / Г. І. Сяржайна. – Мн. : Навука і тэхніка, 1994. – 558 с.

REFERENCES

1. Ermohin, M. V. Sovremennaya dinamika yuzhnoy granicy sploshnogo rasprostraneniya eli (*Picea abies* Karst.) v Belarusi / M. V. Ermohin, A. V. Pugachevskij // Vesci Nacyanal'naj akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnyh navuk. – 2009. – № 1. – S. 51–55.
2. Matyushevskaya, E. V. El' i sosna v ekologicheski napryazhennyh lesnyh landshaftah Belarusi / E. V. Matyushevskaya. – Mn. : BGU, 2021. – 191 s.
3. Sizonenko, T. A. Sezonnaya dinamika stroeniya ektomikoriz *Picea obovata* v srednej tajge / T. A. Sizonenko, S. V. Zagirova // Ekologiya. – 2012. – № 2. – S. 102–105.
4. Selivanov, I. A. Mikosimbiofizizm kak forma konsortivnyh svyazej v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuz / I. A. Selivanov. – M. : Nauka, 1981. – 232 s.
5. Agerer, R. Colour atlas of ectomycorrhizae / R. Agerer. – Germany: Einhorn Verlag, Schwabisch Gmund. – 1986–1988.
6. Syarzhaina, G. I. Bazidyial'nyya gryby Belarusi: baletal'nyya, agarykal'nyya, russulyal'nyya / G. I. Syarzhaina. – Mn. : Navuka i tekhnika, 1994. – 558 s.

7. Макромицеты, микромицеты и лишенизированные грибы Беларуси. Гербарий Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича (MSK-F, MSK-L) / О. С. Гапиенко, Д. Б. Беломесяцева, Н. Н. Кобзарь [и др.]. – Мн.: ИВЦ Минфина, 2006. – 501 с.
8. Веселкин, Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивная значимость эктомикориз хвойных (Pinaceae Lindl.): дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / Денис Васильевич Веселкин; РАН ФГБУ: «Институт экологии растений и животных». – Екатеринбург, 2013. – 491 с.
9. Видовая структура микобиомов корней самосева и сеянцев сосны обыкновенной и ели европейской / В. А. Ярмолович, С. В. Пантелеев, И. А. Хархасова [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2024. – Т. 69. – № 3. – С. 183–197.
10. Беклемишев, В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол. – 1951. – Т. 56, № 5. – С. 3–30.
11. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромицетов / Л. Г. Бурова – М.: Наука, 1986. – 221 с.
12. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков [и др.]. – М.: Издательство МГУ, 2004. – 312 с.
13. Колмаков, П. Ю. Разнообразие и распределение тонких корней *Picea abies* (L.) Karst. по почвенному профилю в природных и антропогенных экосистемах Белорусского Поозерья / П. Ю. Колмаков, А. С. Кисова // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2018. – № 2 (99). – С. 41–49.
14. 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.
15. 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.
16. Ostonen, I. The role of soil in fine root ecomorphology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / I. Ostonen, K. Lohmus // Plant and Soil. – 1999. – Vol. 208. – P. 283–292.
17. 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.
18. Nye, P. H. The relation between radius of a root and its nutrient absorbing power (α) / P. H. Nye // Journal of Experimental Botany. – 1973. – Vol. 24. – P. 783–786.
19. Robinson, D. Relationships between root morphology and nitrogen availability in a recent theoretical model describing nitrogen uptake from soil / D. Robinson, I. H. Rorison // Plant Cell Environment. – 1983. – Vol. 6. – P. 641–647.
7. Makromicety, mikromicety i lihenizirovannye griby Belarusi. Gerbarij Instituta eksperimental'noj botaniki im. V. F. Kuprevicha (MSK-F, MSK-L) / O. S. Gapienko, D. B. Belomesyaceva, N. N. Kobzar' [i dr.]. – Mn.: IVC Minfina, 2006. – 501 s.
8. Veselkin, D. V. Morfologicheskaya izmenchivost' i adaptivnaya znachenie ektomikoriz hvojnyh (Pinaceae Lindl.): dis. ... d-ra biol. nauk: 03.02.08 / Denis Vasil'evich Veselkin; RAN FGBU: «Institut ekologii rastenij i zhivotnyh». – Ekaterinburg, 2013. – 491 s.
9. Vidovaya struktura mikobiomov kornej samoseva i seyancev sosny obyknovennoj i eli evropejskoj / V. A. Yarmolovich, S. V. Panteleev, I. A. Harhasova [i dr.] // Vesci Nacyyanal'naj akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnyh navuk. – 2024. – T. 69. – № 3. – S. 183–197.
10. Beklemishev, V. N. O klassifikacii biocenologicheskikh (simfiziologicheskikh) svyazey / V. N. Beklemishev // Byull. Mosk. obshch. ispyt. prirody, otd. biol. – 1951. – T. 56, № 5. – S. 3–30.
11. Burova, L. G. Ekologiya gribov makromicetov / L. G. Burova – M.: Nauka, 1986. – 221s.
12. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody / R. P. Barykina, T. D. Veselova, A. G. Devyatov [i dr.]. – M.: Izdatel'stvo MGU, 2004. – 312 s.
13. Kolmakov, P. Yu. Raznoobrazie i raspredelenie tonkih kornej *Picea abies* (L.) Karst. po pochvennomu profilu v prirodnyh i antropogennyh ekosistemah Belorusskogo Poozer'ya / P. Yu. Kolmakov, A. S. Kisova // Vesnik Vicebskaga dzyarzhaj'naga y'niversiteta. – 2018. – № 2 (99). – S. 41–49.
14. Bondarcev, A. S. Rukovodstvo po sboru vysshih bazidial'nyh gribov dlya nauchnogo ih izucheniya / A. S. Bondarcev, R. Zinger // Trudy Bot. in-ta im. V. L. Komarova. – 1950. – Seriya 2. – Vyp. 6. – S. 500–546.
15. 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.
16. Ostonen, I. The role of soil in fine root ecomorphology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / I. Ostonen, K. Lohmus // Plant and Soil. – 1999. – Vol. 208. – P. 283–292.
17. Vajshlya, O. B. Osobennosti mikotrofnosti *Pinus sibirica* Du Tour v kedrovnikah Tomskoj oblasti / O. B. Vajshlya, K. S. Karbysheva, O. G. Bender // Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesnoj akademii. – 2019. – Vyp. 229. – S. 6–22.
18. Nye, P. H. The relation between radius of a root and its nutrient absorbing power (α) / P. H. Nye // Journal of Experimental Botany. – 1973. – Vol. 24. – P. 783–786.
19. Robinson, D. Relationships between root morphology and nitrogen availability in a recent theoretical model describing nitrogen uptake from soil / D. Robinson, I. H. Rorison // Plant Cell Environment. – 1983. – Vol. 6. – P. 641–647.

20. 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. – Гомель, 2024. – № 3 (144). – С. 39–45.
21. 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.)
22. 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.)
23. Jongman, R. H. G. Data analysis in community and landscape ecology. 2nd Edition / R. H. G. Jongman, C. J. F. Braak, O. H. R. Tongeren. – New York : Cambridge University Press, 1995. – 299 p.
24. Agerer, R. Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance / R. Agerer // Mycorrhiza. – 2001. – Vol. 11. – P. 7–11.
25. Woolfson, K. N. Suberin Biosynthesis, Assembly, and Regulation / K. N. Woolfson, M. Esfandiari, M. A. Bernards // Plants. – 2022. – Vol. 11 (555). – P. 1–32.
20. Kolmakov, P. Yu. Obmen tyazhelyh metallov v mikoriznom kornevom okonchanii sistemy «*Picea abies* – ektomikoriznye griby» / P. Yu. Kolmakov, D. D. Zhernosekov // Izvestiya Gomeľ'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny. – Gomeľ, 2024. – № 3 (144). – S. 39–45.
21. Microsoft.com : [sajt] – Microsoft 365 trademark guidelines, 2025. – URL: <https://www.microsoft.com/ru-ru/microsoft-365/excel?market=ru> (data obrashcheniya: 25.09.2025.)
22. Pipetka onlajn – opredelitel' cveta pikselya na kartinke : udobnyj servis dlya poiska koda cveta HEX i RGB na izobrazhenii. – URL: <https://www.get-color.ru> (data obrashcheniya 15.11.2025.)
23. Jongman, R. H. G. Data analysis in community and landscape ecology. 2nd Edition / R. H. G. Jongman, C. J. F. Braak, O. H. R. Tongeren. – New York : Cambridge University Press, 1995. – 299 p.
24. Agerer, R. Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance / R. Agerer // Mycorrhiza. – 2001. – Vol. 11. – P. 7–11.
25. Woolfson, K. N. Suberin Biosynthesis, Assembly, and Regulation / K. N. Woolfson, M. Esfandiari, M. A. Bernards // Plants. – 2022. – Vol. 11 (555). – P. 1–32.