

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 57.02:631.446.12:582.475

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-72-79>

Поступила в редакцию 28.05.2025

Received 28.05.2025

П. Ю. Колмаков<sup>1</sup>, Д. Д. Жерносеков<sup>2</sup><sup>1</sup>Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь<sup>2</sup>Витебский государственный университет имени П. М. Машерова, Витебск, Республика Беларусь**ОЦЕНКА ХАРАКТЕРА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАЗНОРОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
В СИСТЕМЕ «*PICEA ABIES* – ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ»**

**Аннотация.** Работа дает представление о происходящих анатомических изменениях в корневых окончаниях ели обыкновенной при внедрении грибного компонента. Лигнификация и суберинизация тканей первичной коры с барьерными и защитными функциями асинхронна. Основные функциональные мессенджеры молекулярной консолидации системы содержатся в эктодерме, мезодерме, но отсутствуют в барьерных клетках эндодермы. Пелотоны встречаются в пропускных клетках эндодермы, в паренхиме осевого цилиндра и являются визуальными показателями функциональной активности микоризного корневого окончания. На основе использования методов микроскопии, инструментального химического анализа, моделирования и сравнительно-сопоставительного метода представлена возможная модель консолидации разнородных организмов в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы». Тонкие молекулярные настройки различного вида радиального транспорта веществ, обмена биополимеров группы азотсодержащих полисахаридов создают движущую силу изменения свойств верхнего почвенного профиля в проекции кроны *Picea abies*. Проведенные исследования могут быть использованы для дальнейшего изучения причин формирования современного ареала распространения ели обыкновенной на территории Беларуси.

**Ключевые слова:** *Picea abies*, эктомикоризные грибы, консолидация разнородных организмов, корневые окончания, суберинизация

**Для цитирования:** 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. 71, № 1. – С. 72–79. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-72-79>

Pavel Yu. Kolmakov<sup>1</sup>, Dmitry D. Zhernosekov<sup>2</sup><sup>1</sup>Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus<sup>2</sup>Vitebsk State University named after P. M. Masharov, Vitebsk, Republic of Belarus**ASSESSMENT OF THE NATURE OF THE INTERACTION OF HETEROGENEOUS ORGANISMS  
IN THE *PICEA ABIES* – ECTOMYCORRHIZAL FUNGI SYSTEM**

**Abstract.** The work gives an idea of the anatomical changes taking place in the root endings of *Picea abies* during the introduction of the mushroom component. The lignification and suberization of primary cortical tissues with barrier and protective functions are asynchronous. The main functional messengers of the molecular consolidation system are contained in the ectoderm and mesoderm, but are absent in the barrier cells of the endoderm. Pelotons are found in the passage cells of the endoderm, in the parenchyma of the axial cylinder, and are visual indicators of the functional activity of the mycorrhizal root end. Based on the use of microscopy, instrumental chemical analysis, modeling, and the comparative method, a possible model for the consolidation of heterogeneous organisms in the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi” has been presented. Fine molecular adjustments of various types of radial transport of substances, exchange of biopolymers of the group of nitrogen-containing polysaccharides, create the driving force for changing the properties of the upper soil profile in the projection of the crown of *Picea abies*. The carried research can be used to further study the reasons for the formation of the modern distribution area of the *Picea abies* in Belarus.

**Keywords:** *Picea abies*, ectomycorrhizal fungi, consolidation of heterogeneous organisms, root endings, suberization

**For citation:** Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Assessment of the nature of the interaction of heterogeneous organisms in the *Picea abies* – ectomycorrhizal fungi system. *Vesti Natsyynal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyolagichnykh nauk* = *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 72–79 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-72-79>

**Введение.** В разнородных конгломератах, расширяющих жизненные амплитуды живых организмов, ведущими и определяющими являются трофические связи. Консолидация живых организмов имеет экологические последствия, которые прослеживаются как в исторической ретроспективе, так и при анализе синфизиологических связей этих организмов в современных

экосистемах. Взаимосвязи характеризуются не только энерготрофическими отношениями, но и общностью становления и коэволюции в рамках биосферы [1]. Предполагается, что ключевые моменты взаимодействий в конгломератах одного типа могут быть общими [2]. Консолидации как движущие силы экосистемных процессов отображаются в приуроченности определенных типов ассоциации организмов к определенным участкам земной поверхности [3].

Границы геоботанических подзон характеризуют общие хорологические закономерности флоры Беларуси [4]. Сопряженность рубежей ареалов бореальных, неморальных, европейско-малоазийских элементов флоры делает Беларусь уникальным объектом для изучения эндогенных биологических факторов, влияющих на распространение видов с зональными чертами. Причины, по которым территория Беларуси подходит для проведения исследований, следующие:

активное взаимопроникновение неморальной и бореальной растительности и наличие трансгенеза (селектоценогенеза) как процесса [5];

расположение на стыке основных растительных зон Европы [4, 5];

географическая зональность природных условий, значительно более выраженная, чем на таких же и даже больших пространствах к западу или востоку [5];

аномальный для своей широты более теплый и мягкий климат с влиянием близости степи на юго-востоке и влажных воздушных масс Балтики на северо-западе [5];

наличие большого количества сопряженных границ ареалов распространения различных видов растений [5];

постоянно возрастающая роль экотонных участков в сохранении биоразнообразия по мере усиления антропогенного воздействия на природные экосистемы [6];

расположение в бореальной зоне Земли с преобладанием эктомикоризных растений [3].

Значительный научный потенциал для дальнейших современных исследований в изучении формирования, повышения продуктивности и устойчивости еловых лесов в условиях Беларуси был заложен белорусскими учеными. Результаты их многолетней работы изложены в ряде ключевых научных трудов и монографий [4–12]. Однако экологическая и биологическая роль еловых лесов Беларуси изучена еще недостаточно, как и хозяйственный потенциал ельников в будущем. В научной литературе не существует единого мнения относительно определения устойчивости тех или иных форм ели обыкновенной (*Picea abies*) к воздействию антропогенных, природных абиотических и биотических факторов. Известно, что *P. abies* обладает чувствительностью к изменчивости климатических условий [7, 12]. С преобладанием эктомикориз на своих корнях в верхних слоях почвы ель обыкновенная характеризуется значительным диапазоном температурных, световых условий, широким ареалом своего распространения в бореальной области и зональностью распространения на территории Беларуси [3, 6]. Существует эндогенный синхронизирующий фактор, влияющий на расширение жизненной амплитуды *P. abies* в умеренном климатическом поясе Северного полушария, на который накладывается воздействие региональных и локальных условий.

Цель работы – исследовать функциональные эндогенные изменения в микоризных корневых окончаниях модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы», влияющие на расширение жизненной амплитуды ели обыкновенной на территории Беларуси.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

изучить происходящие анатомические изменения в корневых окончаниях ели обыкновенной при внедрении грибного компонента;

представить примерную модель формирования молекулярной консолидации разнородных организмов в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы».

**Материалы и методы исследования.** Объектом изучения функциональных анатомических изменений является модельная система «*Picea abies* – эктомикоризные грибы», которая рассматривается в форме индивидуальной и популяционной консорции, как это было предложено в работах В. Н. Беклемишева [13]. Гистотропная специализация и адаптация мицелия к определенным типам клеток и тканей корня отличает изучаемую консолидацию от случаев паразитического инфицирования грибным компонентом растительного [1].

В работе применялись следующие методы исследований: закладка пробных площадей; инструментальный; микроскопии; моделирования, а также сравнительно-сопоставительный [14].

Пробная площадь закладывалась в еловых сообществах естественного происхождения в своих натуральных границах в Осиновском лесничестве Витебского лесхоза (квартал 79, выдел 5). Описание проводилось согласно опубликованной ранее методике [15]. Тип лесного участка II класса возраста с дерново-подзолистой почвой соответствует ельнику кисличнику. Состав древостоя – смешанного типа 6Е2С1Б1Ос. Эдификатор *P. abies* – с естественным возобновлением. Живой напочвенный покров: *Dicranum rugosum*, *Fragaria vesca*, *Hylocomium splendens*, *Moehringia trinervia*, *Oxalis acetosella*, *Pleurosium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*.

Грибной компонент соответствует эколого-трофической группе «микоризообразователи» и представлен инкрустированными и неинкрустированными 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» представлен родами *Amanita*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Leccinum*, *Paxillus*, *Russula*.

Отбор проб почвенных профилей проводился стальным цилиндром на глубину 20 см в проекции кроны модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы». Корневые окончания ели обыкновенной предварительно промывали водопроводной водой, а затем дистиллированной, чтобы удалить минеральную почву. Почвенные профили разбирались по горизонтам с параметрическим замером изучаемых характеристик. Материал фиксировался в 70%-м спирте.

Инструментальный химический анализ почвенных профилей по горизонтам  $A_d$ ,  $A_1$  и  $A_2B$  выполнялся по стандартным методикам в химико-экологической лаборатории Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. Полученные данные были опубликованы ранее [16–18].

При микроскопии применялся стереоскопический микроскоп «Альтами ПС» с камерой Tour Cam U3CMOS08500KPA. Анатомические срезы без окрашивания (режим освещения *Clear noise*) рассматривались в глицерине для предотвращения быстрого высыхания препаратов с помощью биологического микроскопа модели № 126 «АкваЛабГруп» с камерой HDCE-X5N. Выборка из более 1 000 микрофотографий является численно статистически значимой и представлена в виде базы данных. Оригинальные авторские рисунки, продемонстрированные в работе, отражают функционально значимые тенденции в анатомических изменениях.

Аналізу не подвергались ранее известные из литературных источников анатомические изменения в эктомикоризных тонких корнях [19–23].

Построение примерной модели молекулярной консолидации разнородных организмов «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» основывалось на сравнительно-сопоставительном методе и методе моделирования. На сегодняшний день многие механизмы молекулярной регуляции демонстрируют свою полифункциональность в различных растительных системах и часто актуальны и применимы к другим видам растений [24]. Передача сигнала в молекулярной регуляции у растительных организмов еще недостаточно изучена [25], а у растений с продолжительным жизненным циклом это связано еще и с методическими сложностями, возникающими в настоящее время.

**Результаты и их обсуждение.** Классическое анатомическое строение корня хорошо описано в научной литературе, где также указаны основные признаки и общие внутренние структуры микоризы [19, 20, 23].

Нами впервые были подробно изучены особенности происходящих функционально-структурных анатомических преобразований консолидированных органов и тканей микоризных корневых окончаний ели обыкновенной в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы», связанных с формированием молекулярных механизмов консолидации.

Функциональными структурно значимыми анатомическими преобразованиями в модельной системе являются асинхронные процессы лигнификации и суберинизации эндодермы и экзодермы. Данные выводы сделаны после анатомического изучения количественно статистически достоверной выборки микроскопического материала.

Ранее считалось, что «в гистохимическом и структурном отношении экзодерма напоминает эндодерму, и факторы, которые обуславливают развитие этих тканей (причинные факторы), по-видимому, сходны» [19, с. 427]. Асинхронность образования клеточных структур экзодермы и эндодермы отвечает за выполняемые этими тканями различные функции – защитную и барьерную



соответственно. Эта особенность кардинальным образом влияет на регуляцию различных видов радиального транспорта веществ [18]. Механизмы, отвечающие за процессы лигнификации, суберинизации и десуберинизации, по-видимому, также будут различными.

Экзодерма представлена несколькими слоями клеток, образующими защитную ткань, оплетенную гифами грибного компонента. Данная особенность не характерна для двудольных [23]. Наличие функциональных мессенджеров подтверждает данные литературы о том, что «в клетках экзодермы, по-видимому, сохраняется протопласт» [19, с. 427]. Есть клеточные структуры более светлые, менее суберинизированные, без гифальных элементов (рис. 1, *b*). Суберинизация экзодермы неравномерная (рис. 1, *a*; рис. 3, *b*). Примыкающие уплощенные темные танниновые клетки наблюдаются при формировании эктомикоризы (рис. 1, *g*) [18]. Проникновение грибного компонента сквозь экзодерму происходит по межклеточному пространству и через пропускные клетки. Мантия грибного компонента является гифальной структурой различной консистенции и может содержать суберинизированные элементы и, исходя из анатомического анализа всей выборки микрофотографий радиального анатомического строения тонких корней, структурно и функционально связана с экзодермой.

Экзодерма как защитная ткань неплотного строения состоит из клеток разного типа с функциональными мессенджерами и с различной степенью суберинизации и пронизана элементами гиф по межклетникам.

Эндодерма как барьерная ткань состоит из одного ряда плотно сомкнутых клеток без функциональных мессенджеров пелотонов [19] (рис. 1, *d*; рис. 3, *a*). В начале происходит ее лигнификация, а затем – суберинизация. Эндодерма имеет важное значение при регуляции радиального транспорта веществ [25]. Процесс лигнификации, по-видимому, контролируется растительным компонентом. Экспериментальные анатомические данные показывают, что суберинизация клеток эндодермы не всегда происходит синхронно. В однорядном слое эндодермы гистологически обнаружены клетки, в которых суберинизация либо не выявлялась, либо проявлялась не в полной мере по сравнению с соседними клетками (рис. 2, *a*, *b*). Эти клеточные структуры расположены напротив пропускных клеток экзодермы.

В пропускных клетках эндодермы наблюдаются пелотоны с гифами грибного компонента в межклеточном пространстве (рис. 1, *e*; рис. 3, *c*). Как правило, данные функциональные структуры ткани с барьерными функциями расположены напротив аналогичных клеток экзодермы.

Клетки мезодермы многорядные паренхимные и у «многих голосеменных имеют лентовидные или сетчатые утолщения, которые могут одревесневать» [19, с. 423]. Мицелий грибного компонента сосредоточен в апопластном пространстве [1] (рис. 1, *c*; рис. 4, *a*). Функциональные мессенджеры различного строения сгруппированы преимущественно в зонах

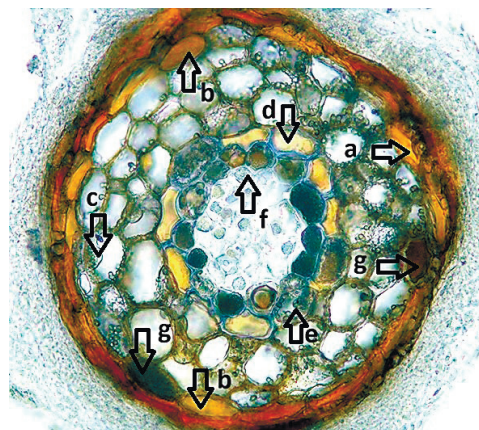


Рис. 1. Радиальный срез микоризного корневого окончания в активном состоянии модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы»

Fig. 1. Radial section of the mycorrhizal root end in the active state of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”

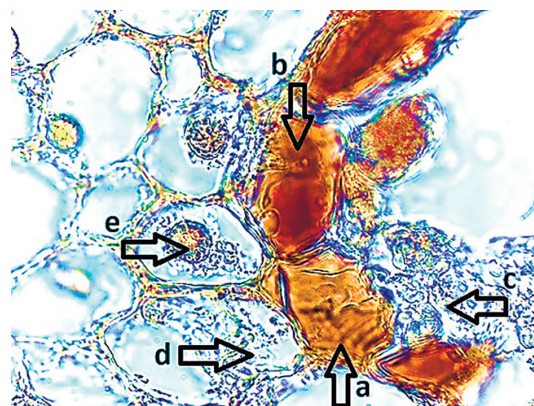


Рис. 2. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» (эндодерма)

Fig. 2. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi” (endoderm)

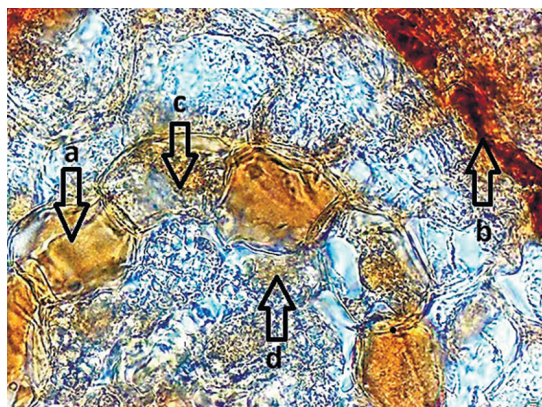


Рис. 3. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы»

Fig. 3. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”

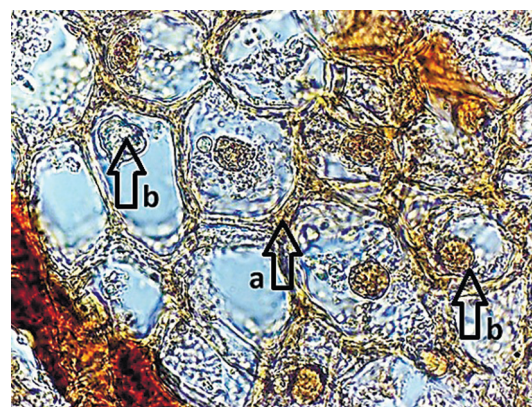


Рис. 4. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» (мезодерма), № образца 140-29-03-2019

Fig. 4. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi” (mesoderm), Sample No. 140-29-03-2019

с наибольшей степенью суберинизации паренхимы (рис. 2, *d*; рис. 4, *b*). Сосредоточение пелотонов возможно в мезодерме по линии расположения пропускных клеток экзодермы и мезодермы.

В наших исследованиях показано, что содержание функциональных мессенджеров и гифальных элементов в первичной коре может варьировать и зависит от уровня физиологического функционального состояния микоризного корневого окончания ели обыкновенной. Чем больше суберинизация тканей с различными физиологическими функциями, тем меньшее количество пелотонов просматривается в поле видимости микроскопа (рис. 5, *a*).

На гистологических срезах в паренхимных элементах осевого цилиндра содержатся пелотоны и гифальные элементы грибного компонента (рис. 1, *f*; рис. 2, *c*; рис. 3, *d*). Гифы проникают в стелу через апопластное пространство в районе пропускных клеток эндодермы. Формируется гифальная система «стела–пропускные клетки эндодермы–мезодерма–экзодерма с пропускными клетками–мантия грибного компонента». У хвойных растений трахеиды являются единственным проводящим элементом в ксилеме. Растворы в трахеидах передвигаются не только в продольном направлении, но и в горизонтальном – в лежащие рядом проводящие и паренхимные элементы с функциональными мессенджерами грибного компонента.

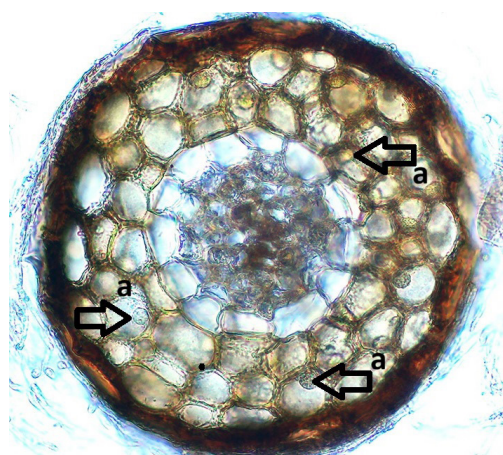


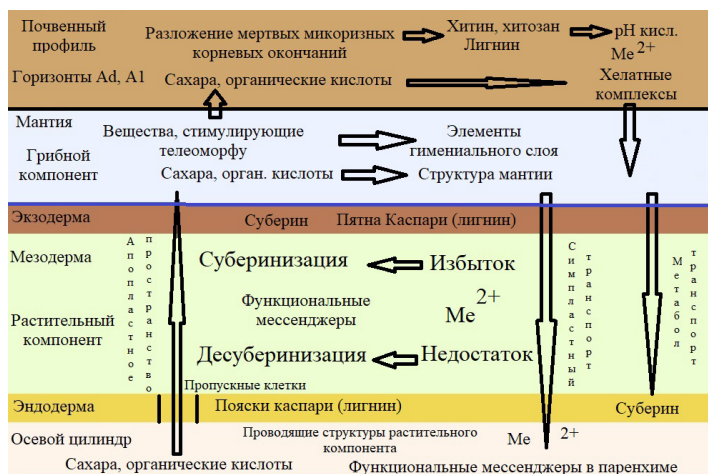
Рис. 5. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» (высокая степень суберинизации экзодермы)

Fig. 5. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi” (high degree of suberization of the exoderm)

Лигнификация и суберинизация тканей с барьерными и защитными функциями контролируются рядом специфических генов, механизмы экспрессии которых разнообразны и мало изучены [25]. Структура суберина, состоящая из алифатических и фенольных соединений, является высокопластичной и зависит от широкого спектра пищевых и инвазивных стрессов. Проникновение грибного компонента в растительный ведет к изменениям в процессах суберинизации первичной коры и, как следствие, – в обмене веществ.

В общем, анатомические особенности микоризных корневых окончаний формируются в результате происходящего гомеостаза в модельной системе «*Picea abies* –



Рис. 6. Модель консолидации разнородных организмов «*Picea abies* – эктомикоризные грибы»Fig. 6. Model of consolidation of heterogeneous organisms “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”

эктомикоризные грибы» (рис. 6). Обменом N-ацетилглюкозамина (мономера хитина) и металлов обеспечивается суберинизация и десуберинизация первичной коры. Формирование анатомического строения экзодермы и эндодермы как тканей с защитными и барьерными функциями влияет на функционирование различных типов радиального транспорта веществ – апопластного, симпластного, метаболического. Формирующееся грибным компонентом поступление сахаров и органических кислот из трахеид осевого цилиндра в мантию влияет на ее структуру и физические свойства верхнего почвенного профиля [18]. В верхние почвенные горизонты  $A_d$  и  $A_1$  с наибольшей концентрацией микоризных корневых окончаний ели обыкновенной попадают хитин, хитозан и лигнин, которые вместе с органическими кислотами подкисляют pH почвы. В кислой среде образование соединений (комплексов) ионов металлов с веществами фенольной природы в области концентрации корневых окончаний становится наиболее вероятным событием. Хелатирование ионов металлов стимулирует активный метаболический транспорт. В хелатных комплексах ионы металлов находятся в водорастворимой форме до момента проникновения в первичную кору микоризных корней. Если в паренхиме первичной коры растительного компонента возникает избыток ионов металлов, то происходит активная суберинизация клеток, а при недостатке – обратный процесс [18]. Химический анализ почвенных горизонтов с содержанием микоризных корневых окончаний ели обыкновенной показал значительное превышение концентраций физиологически значимых ионов металлов (например, свинца). Суммарно описанные выше изменения можно представить в виде схемы (рис. 6).

Значимым для гомеостаза веществ в микоризном корневом окончании является анатомически выявленная асинхронная лигнификация и суберинизация эндодермы и мезодермы. Предполагаемая обобщенная модель гомеостаза процессов обмена веществ, связанных с тонкой настройкой радиального транспорта веществ через ткани, выполняющие барьерные и защитные функции, основана на химическом анализе почвенных горизонтов отобранных профилей, анатомическом исследовании значительной выборки микрофотографий и особенностях поступления веществ через мембраны, которые являются сходными для многих видов растительных организмов [24].

**Заключение.** Под воздействием грибного компонента в корневых окончаниях ели обыкновенной в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» происходят такие анатомические изменения, как процессы асинхронной лигнификации и суберинизации экзодермы и эндодермы. Функциональными мессенджерами молекулярной консолидации системы являются пелотоны, которые содержатся в экзодерме, мезодерме, но отсутствуют в барьерных клетках эндодермы. Пелотоны и гифальные элементы встречаются в пропускных клетках эндодермы и в паренхиме осевого цилиндра. Формируется гифальная система «стела– пропускные клетки эндодермы–мезодерма–экзодерма с пропускными клетками–мантия грибного компонента».

Механизмы молекулярной асинхронной лигнификации и суберинизации тканей первичной коры, по-видимому, также различны и выражаются в регуляции транспорта веществ через ткани с барьерными и защитными функциями. Продукты распада лигнина, хитина и хитозана влияют на формирование свойств верхнего почвенного горизонта, делая образование доступных для проникновения в клетки первичной коры форм металлов наиболее вероятным событием. Тонкие молекулярные настройки радиального транспорта создают функционально значимую систему гомеостаза веществ в корневых окончаниях *P. abies*.

Проведенные исследования могут служить основой для дальнейшего изучения эндогенных синхронизирующих причин, влияющих на распространение ели обыкновенной на территории Беларуси.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Список использованных источников

1. Каратыгин, И. В. Козволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 115 с.
2. Koide, R. T. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis / R. T. Koide, R. P. Schreiner // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1992. – Vol. 43. – P. 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003013>
3. 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. <https://doi.org/10.1139/b04-123>
4. Парфенов, В. И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов / В. И. Парфенов. – Мн.: Наука и техника, 1980. – 208 с.
5. Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. – Мн.: Наука и техника, 1982. – 326 с.
6. Сарнацкий, В. В. Ельники. Формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси / В. В. Сарнацкий. – Мн.: Тэхналогія, 2009. – 333 с.
7. Юркевич, И. Д. Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР) / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов. – Мн.: Наука и техника, 1971. – 352 с.
8. Юркевич, И. Д. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. С. Адериho. – Мн.: Наука и техника, 1979. – 248 с.
9. Парфенов, В. И. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. – Мн.: Наука и техника, 1985. – 292 с.
10. Пугачевский, А. В. Ценопопуляции ели: Структура, динамика, факторы регуляции / А. В. Пугачевский. – Мн.: Наука и техника, 1995. – 204 с.
11. Ловчий, Н. Ф. Напряженность абиотических факторов в засушливые периоды и их роль в усыхании еловых лесов Беларуси / Н. Ф. Ловчий, Н. И. Федоров, В. Д. Гудевич // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2000. – № 4. – С. 14–20.
12. Матюшевская, Е. В. Ель и сосна в экологически напряженных лесных ландшафтах Беларуси / Е. В. Матюшевская. – Мн.: БГУ, 2021. – 191 с.
13. Беклемишев, В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1951. – Т. 56, № 5. – С. 3–30.
14. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромицетов / Л. Г. Бурова. – М.: Наука, 1986. – 221 с.
15. 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.
16. Колмаков, П. Ю. Возможные молекулярные механизмы регуляции консортивных связей в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Веснік Магілёўскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя А. А. Куляшова. Серыя В. Прыродазнаўчыя навукі: матэматыка, фізіка, біялогія. – 2023. – № 1. – С. 70–77.
17. Колмаков, П. Ю. Процесс суберинизации и обмен N-ацетилглюкозамина в консортивных взаимоотношениях «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Веснік Магілёўскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя А. А. Куляшова. Серыя В. Прыродазнаўчыя навукі: матэматыка, фізіка, біялогія. – 2024. – № 2. – С. 49–56.
18. 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. – С. 39–45.
19. Эсау, К. Анатомия растений / К. Эсау; пер. с англ. А. Е. Васильева. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
20. Киселева, Н. С. Атлас по анатомии растений / Н. С. Киселева, Н. В. Шелухин. – Мн.: Выш. шк., 1969. – 287 с.
21. Селиванов, И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
22. Веселкин, Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивная значимость эктомикориз хвойных (Pinaceae Lindl.): дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08, 03.02.01 / Веселкин Денис Васильевич; Ин-т экологии растений и животных РАН. – Екатеринбург, 2013. – 491 л.
23. Лотова, Л. И. Морфология и анатомия высших растений: учеб. пособие / Л. И. Лотова. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 526 с.
24. Woolfson, K. N. Suberin Biosynthesis, Assembly, and Regulation / K. N. Woolfson, M. Esfandiari, M. A. Bernards // Plants. – 2022. – Vol. 11, N 4. – Art. 555. <https://doi.org/10.3390/plants11040555>
25. Shukla, M. Building and breaking of barrier: Suberin plasticity and function in the endoderms / V. Snukla, M. Barberon // Current Opinion in Plant Biology. – 2021. – Vol. 64. – Art. 102153. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102153>

## References

1. Karatygin I. V. *Coevolution of Fungi and Plants*. St. Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1993. 115 p. (in Russian).
2. Koide R. T., Schreiner R. P. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, vol. 43, pp. 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003013>
3. 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. <https://doi.org/10.1139/b04-123>
4. Parfenov V. I. *Conditionality of distribution and adaptation of plant species at the boundaries of ranges*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1980. 208 p. (in Russian).
5. Gel'tman V. S. *Geographical and typological analysis of forest vegetation of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1982. 26 p. (in Russian).
6. Sarnatskii V. V. *Spruce forests. Formation, increase of productivity and sustainability in the conditions of Belarus*. Minsk, Tekhnologiya Publ., 2009. 333 p. (in Russian).
7. Yurkevich I. D., Golod D. S., Parfenov V. I. *Types and associations of spruce forests (based on research in the BSSR)*. Minsk, Science and Technology Publ., 1971. 352 p. (in Russian).
8. Yurkevich I. D., Golod D. S., Aderikho V. S. *Vegetation of Belarus, its mapping, protection and use*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1979. 248 p. (in Russian).
9. Parfenov V. I., Kim G. A., Rykovskii G. F. *Anthropogenic changes in flora and vegetation of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1985. 292 p. (in Russian).
10. Pugachevskii A. V. *Spruce Cenopopulations: Structure, Dynamics, Regulatory Factors*. Nauka i tekhnika Publ., 1995. 204 p. (in Russian).
11. Lovchii N. F., Fedorov N. I., Gutsevich V. D. Tension of abiotic factors during dry periods and their role in drying out of spruce forests in Belarus. *Vestsi Natsyonal'noi akademii navuk Belarusi. Seriya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2000, no. 4, pp. 14–20 (in Russian).
12. Matyushevskaya E. V. *Spruce and pine in ecologically stressed forest landscapes of Belarus*. Minsk, Belarusian State University, 2021. 191 p. (in Russian).
13. Beklemishev V. N. On the classification of biocenological (symphysiological) connections. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Department], 1951, vol. 56, no. 5, pp. 3–30 (in Russian).
14. Burova L. G. *Ecology of macromycete fungi*. Moscow, Nauka Publ., 1986. 221 p. (in Russian).
15. Kolmakov P. Yu., Kisova A. S. Diversity and distribution of *Picea abies* (L.) Karst. thin roots over soil profile in nature and anthropogenic ecosystems of Belarusian lake district (poozeriye). *Vesnik Vitsebskaga dzyarzhavnaga universiteta* [Bulletin of Vitebsk State University], 2018, no. 2 (99), pp. 41–49 (in Russian).
16. Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Possible molecular mechanisms of regulation of consortial relationships in the system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”. *Vesnik Magilevskaga dzyarzhavnaga universiteta imya A. A. Kulyashova. Seriya V. Pryrodaznaychyya navuki: matematyka, fizika, biyalogiya* [Bulletin of the Magilevskaga dzyarzhavnaga university named after A. A. Kulyashov. Seriya V. Natural sciences: mathematics, physics, biology], 2023, no. 1, pp. 70–77 (in Russian).
17. Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. The process of suberinization and the exchange of N-acetylglucosamine in the consortial relationships of “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”. *Vesnik Magilevskaga dzyarzhavnaga universiteta imya A. A. Kulyashova. Seriya V. Pryrodaznaychyya navuki: matematyka, fizika, biyalogiya* [Bulletin of the Magilevskaga dzyarzhavnaga university named after A. A. Kulyashov. Seriya V. Natural sciences: mathematics, physics, biology], 2024, no. 2, pp. 49–56 (in Russian).
18. Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Heavy metal metabolism in the mycorrhizal root end of the *Picea abies* – ectomycorrhizal fungi system. *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny* [News of the Gomel State University named after F. Skorina], 2024, no. 3, pp. 39–45 (in Russian).
19. Esau K. *Plant Anatomy*. Moscow, Mir Publ., 1969. 564 p. (in Russian).
20. Kiseleva N. S., Shelukhin N. V. *Atlas of Plant Anatomy*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1969. 287 p. (in Russian).
21. Selivanov I. A. *Mycosymbiotrophism as a form of consortial relations in the vegetation cover of the Soviet Union*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p. (in Russian).
22. Veselkin D. V. *Morphological variability and adaptive significance of ectomycorrhizae of conifers (Pinaceae Lindl.)*. Ph. D. Thesis. Yekaterinburg, 2013. 491 p. (in Russian).
23. Lotova L. I. *Morphology and anatomy of higher plants*. Moscow, Editorial URSS Publ., 2001. 526 p. (in Russian).
24. Woolfson K. N., Esfandiari M., Bernards M. A. Suberin Biosynthesis. Assembly and Regulation. *Plants*, 2022, vol. 11, no. 4, art. 555. <https://doi.org/10.3390/plants11040555>
25. Snukla V., Barberon M. Building and breaking of barrier: Suberin plasticity and function in the endoderms. *Current Opinion in Plant Biology*, 2021, vol. 64, art. 102153. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102153>.

## Информация об авторах

Колмаков Павел Юрьевич – канд. биол. наук. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: pavel\_kolmakov@list.ru

Жерносеков Дмитрий Данилович – д-р биол. наук, профессор Витебский государственный университет им. П. М. Машерова (Московский пр-т, 33, 210038, г. Витебск, Республика Беларусь). E-mail: chemikdd@mail.ru

## Information about the authors

Pavel Yu. Kolmakov – Ph. D. (Biol.). Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pavel\_kolmakov@list.ru

Dmitry D. Zhernosekov – D. Sc. (Biol.), Professor. Vitebsk State University named after P. M. Masharov (33, Moskovskiy Ave., 210038, Vitebsk, Republic of Belarus). E-mail: chemikdd@mail.ru