

## Эктомикоризные симбионты и морфо-анатомическое строение корневых окончаний *Pinus sylvestris* L. на вырубках сосняка черничного средней тайги Республики Коми

© 2026. Т. А. Сизоненко, к. б. н., н. с.,

Д. М. Шадрин, к. б. н., с. н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения

Российской академии наук,

167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

e-mail: tvor.83@mail.ru

Исследованы особенности микоризообразования сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на вырубках сосняка черничного средней тайги (вырубка 2008 г., вырубка 2015 г.). Получены данные по морфологии и анатомии эктомикориз, проведена молекулярная идентификация грибных симбионтов. Методом световой микроскопии обнаружено 10 подтипов грибных чехлов, встречаемость и богатство которых менялось в зависимости от возраста вырубки. Различия в количественных показателях эктомикоризных корней, как правило, были достоверны. В контрольном сосняке показатели, характеризующие состояние растительного компонента симбиоза (диаметр эктомикориз и собственно корня, проводящего цилиндра) были достоверно выше по сравнению с вырубкой 2008 г., а показатели, характеризующие грибной компонент (толщина и объёмная доля грибного чехла, плотность эктомикориз), наоборот, ниже. Для 42 из 70 отобранных образцов удалось выделить ДНК грибов, провести амплификацию и секвенирование ITS-региона. Из всех идентифицированных таксонов, достоверно относящихся к микоризообразователям, 15 видов из пяти семейств относятся к отделу Basidiomycota и один вид *Cenococcum geophilum* принадлежит отделу Ascomycota. Два вида – *Tylospora fibrillosa* и *Cenococcum geophilum* – встречались на всех исследованных участках. Наибольшим разнообразием грибов-микоризообразователей и подтипов грибных чехлов характеризовалась вырубка 2008 г. Наибольшей встречаемостью на всех участках характеризовались виды семейства Russulaceae.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris* L., вырубки, эктомикориза, морфо-анатомическая структура, микобионты.

## Ectomycorrhizal symbionts and morpho-anatomical structure of *Pinus sylvestris* L. fine roots in clear-cuts of blueberry pine forests, middle taiga, the Komi Republic

© 2026. T. A. Sizonenko ORCID: 0000-0001-8184-4018<sup>†</sup>D. M. Shadrin ORCID: 0000-0003-4365-0145<sup>†</sup>

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch

of the Russian Academy of Sciences,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

e-mail: tvor.83@mail.ru

We studied the features of mycorrhiza formation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the 2008 and 2015 years clear-cuts of the blueberry pine forest of the middle taiga. The data on the morphology, anatomy of ectomycorrhizae, and molecular identification of fungal symbionts were obtained. Using light microscopy we detected 10 subtypes of fungal mantles, the occurrence and richness of which varied across community types and sampling years. Differences in quantitative parameters of the ectomycorrhizal roots were reliable in most cases. At the control site, the parameters characterizing the plant symbiotic component (ectomycorrhizae diameter, root diameter, and stele diameter) were significantly higher than at the nine years clear-cuts. At the same time, parameters of the fungal component (thickness and volume fraction of the fungal mantel, ectomycorrhizae density) were higher at the clear-cuts. For 42 of the 70 samples, we successfully performed fungal DNA isolation, amplification and ITS-region sequencing. Totally we identified 15 mycorrhizal fungi species from five families belonging to the Basidiomycota, and one species of *Cenococcum geophilum* belonged to the Ascomycota. Two species, *Tylospora fibrillosa* and *Cenococcum geophilum*, occurred at all study sites. A high occurrence was also found for *Suillus variegatus*, which forms tuberculated well-recognised pine ectomycorrhizae.

The greatest diversity of mycorrhizal fungi isolated from pine roots and fungal mantel subtypes was found at the 2008 clear-cut. The species most frequently encountered in all study sites were those of the *Russulaceae* family. The blueberry pine forest and the 2008 clear-cut were the most similar in species composition.

**Keywords:** *Pinus sylvestris* L., clear-cuttings, ectomycorrhiza, morpho-anatomical structure, mycobionts.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одной из главных лесообразующих пород Европейского северо-востока России и произрастает практически по всей территории Республики Коми [1]. Сосна способна формировать древостой в самых разных условиях: и на бедных песчаных почвах, и в условиях олиготрофного заболачивания, в том числе благодаря хорошо развитой многоярусной корневой системе, распространяющейся на большие расстояния в горизонтальном и вертикальном направлениях [2–4]. Способность этого вида расти в экстремальных условиях связывают с его высокой микотрофностью и связью с более чем 200 видами грибов-микоризообразователей [5–9].

Рубки леса приводят к механическим нарушениям напочвенного покрова, подстилок и верхних горизонтов почвы, их уплотнению, изменению состава и количества растительных остатков и опада, трансформации режимов света, тепла, осадков и функционирования микробных комплексов в целом [10, 14]. По некоторым данным [12], в условиях севера флористический состав нарушенного лесного сообщества не восстанавливается спустя длительное время после антропогенного воздействия. Особенно при вырубках лесов разрушаются сообщества эктомикоризных грибов [5, 13–15], поскольку они зависят от получения углерода от деревьев-симбионтов [16, 17]. В условиях северных хвойных лесов в течение как минимум 15 лет после вырубki сохраняется нарушение микробных сообществ почв [18]. Показано, что биомасса почвенного мицелия *Boletus edulis* Bull., являющегося симбионтом *P. sylvestris*, не восстанавливается и через три года после рубки деревьев сосны [19]. В послерубочных сообществах происходят различные перестройки состава и обилия грибов-микоризообразователей [5]. Например, умеренное прореживание деревьев приводит к увеличению плодовых тел некоторых видов грибов, например, *Lactarius* spp. [20, 24].

Известно, что морфо-анатомические параметры корней отражают физиологическое состояние растения, а разнообразие и структура грибных чехлов в эктомикоризах являются косвенными индикаторами разнообразия микобионтов [22–26].

Цель работы – охарактеризовать микотрофность сосны обыкновенной, включая параметры морфо-анатомической структуры микоризных корневых окончаний сосны обыкновенной и определение в них микобионтов на вырубках сосняка черничного средней тайги.

#### Объекты и методы исследования

Работа выполнена в сосняке черничном (61°35'35" с. ш., 51°02'25" в. д.) и на вырубках сосняка черничного, проведенных в 2008 г. и 2015 г. Тип рубки – сплошная. В качестве контроля выбран спелый сосняк черничный, произрастающий рядом с вырубкой. Почва – торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-железистая, песчаная, подстилаемая с глубины 60 см суглинками [27, 28].

В июле 2019 г. были отобраны образцы корней с лесной подстилкой размером 10×10 см глубиной 10 см. Отобранные образцы хранили в холодильнике в полиэтиленовых пакетах при температуре +4 °С и анализировали не более 10 суток. Участки отбора проб были приурочены к разновозрастным деревьям сосны. Всего было отобрано по 25–30 почвенных проб на одном участке в один период времени. Корни очищали и отмывали в воде. Разделение микоризных окончаний на морфотипы производили с использованием бинокля на основании характера ветвления, цвета и формы окончаний, наличия ризоморф или свободного мицелия. Всего в ходе полевых работ было отобрано 70 образцов микоризных корневых окончаний. Отдельные микоризные окончания каждого морфотипа помещали в 1,5-миллилитровые пробирки с буфером (на основе реагента 2 % СТАВ) для стабилизации материала, хранения и последующего выделения ДНК.

Тотальная ДНК грибов была выделена с помощью набора «Quiagen» (Германия) согласно инструкциям производителя. Выделенную ДНК хранили при температуре –20 °С. Амплификацию фрагмента проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 5 мкл ScreenMix («Евроген», Россия), 5 мкл каждого праймера (0,3 мкМ) («Евроген», Россия), 9,0 мкл воды без нуклеаз («Am-

bion», США) и 1,0 мкл геномной ДНК (1÷100 нг). Для амплификации фрагмента ITS1-5.8S-ITS2 использовали праймеры itsOF-T 5'-ACTTGGTCATTTAGAGGAAGT-3' в комбинации с универсальным для грибов праймером ITS-4 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3', со специфичным для базидиомицетов праймером ITS4B 5'-CAGGAGACTTGTACACGGTCCAG-3'. Амплификацию проводили в термоциклере Swift MiniPro («ESCO», Сингапур) по следующей схеме: предварительная денатурация – 5 мин при 95 °С; 35 циклов: денатурация – 30 с при 94 °С, отжиг – 30 с при 59 °С, элонгация – 40 с при 72 °С; и финальная элонгация – 2 мин при 72 °С. Продукты реакции амплификации разделяли методом электрофореза в 1,3 % агарозном геле в 1× триацетатном буферном растворе, окрашивали бромистым этидием, для визуализации использовали трансиллюминатор UVT-1 («Биоком», Москва). В качестве маркера длины фрагментов ДНК использовали 100 bp Ladder DNA marker (100 bp-1500 bp) (Евроген, Россия). Для очистки полученного продукта использовали набор QIAquick Gel Extraction Kit (Qiagen, Германия). Количество выделенной ДНК и ПЦР-продукта определяли на анализаторе жидкости «Флюорат-02-Панорама» (ООО «Люмэкс», Россия). Секвенирование проводилось с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator v. 1,1 на приборе ABI PRISM 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США) на базе ЦКП «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Идентификацию таксонов эктомикоризных грибов, выделенных из микоризных окончаний до видового уровня, проводили с использованием BlastN алгоритма сравнения гомологичных последовательностей с ресурсами доступных баз данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). При определении границ изучаемых таксонов мы опирались на установленный для ITS грибов нижний порог, равный 97–98 % [29, 30]. Полученные последовательности были депонированы в GenBank.

Микроморфологическое строение эктомикориз изучали на поперечных срезах толщиной 8–10 мкм, которые готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей [31]. Из одного случайно отобранного в пробе эктомикоризного окончания готовили один поперечный срез. Всего был просмотрен 301 анатомический срез эктомикориз. Анатомические срезы, помещённые в глицерин, просматривали при

помощи микроскопа Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Для качественного и количественного анализа морфо-анатомического строения эктомикориз использовали методику из работы [32], согласно которой у каждого окончания фиксировали толщину грибного чехла, количество таниновых клеток в коре корня, радиус эктомикоризы, наличие внутриклеточных образований. Долю грибного чехла в эктомикоризе рассчитывали по формуле:

$$d = (r_1^2 - r_2^2) / r_1^2 \cdot 100\%,$$

где d – доля грибного чехла на площади поперечного среза корня,  $r_1$  – общий радиус корневого окончания с мицелиальным чехлом,  $r_2$  – радиус собственно корня.

Подтип грибного чехла определяли, используя таблицу из работы [33]. Выделяли два основных типа грибных чехлов: плектенхиматические, где визуально можно увидеть отдельные гифы, и псевдопаренхиматические, напоминающие обычную растительную паренхиму, где гифы выглядят округлыми, укороченными и компактными [34]. В случае одновременного наличия плектенхиматических и псевдопаренхиматических участков, чехлы классифицировались как двойные. К бесструктурным относили чехлы, в которых отсутствовала чёткая структура мицелиальной ткани [33].

Статистическую обработку данных проводили, используя пакет программ Microsoft Excel 2003, STATISTICA 10. В таблицах и рисунках указаны средние арифметические значения и стандартные ошибки. Для оценки различий между сообществами применяли однофакторный ANOVA (F-критерий), t-критерий Стьюдента для независимых выборок.

## Результаты и обсуждение

**Общие закономерности микоризации корней сосны.** Изучение особенностей морфо-анатомического строения тонких корней позволяет оценивать физиологическое состояние микоризных окончаний и состояние эктомикоризного симбиоза в целом. Интенсивность микоризации поглощающих корней сосны в изучаемых сообществах варьировала от 93 до 100 % (табл. 1). Длина эктомикориз изменялась от 2 до 4,8 мм.

Контрольный сосняк отличался от вырубок более высокими показателями диаметра эктомикориз, корней, длины корней. Однако,

Таблица 1 / Table 1  
Количественные показатели строения эктомикориз сосны в исследуемых сообществах и достоверность их различий  
Quantitative indicators of pine ectomycorrhizae structure in the studied communities and the reliability of their differences

Тип место-обитания Habitat type	Плотность эктомикориз, шт/40 см Ectomycorrhizae density, pcs/40 cm	Доля немикоризных корней, % Non-mycorrhizal roots, %	Длина эктомикориз, мм Ectomycorrhizae length, mm	Доля окончаний с утерянным тургором, % Roots with lost turgor, %	Встречаемость таниновых клеток в коровой паренхиме, % Occurrence of tannin cells in cortex, %	Диаметр эктомикориз, мкм Ectomycorrhizae diameter, $\mu\text{m}$	Диаметр собствен-ного корня, мкм Root diameter, $\mu\text{m}$	Диаметр стебля, мкм Stele diameter, $\mu\text{m}$	Толщина грибоного чехла, мкм Fungal mantle thickness, $\mu\text{m}$	Доля объёма грибоного чехла, % Volume of the fungal mantle, %
Контроль Control	57,6 $\pm$ 4,1	5,0	4,8 $\pm$ 0,3	16,8	44,1 $\pm$ 2,7	413,5 $\pm$ 11,4	380,1 $\pm$ 10,4	194,4 $\pm$ 7,1	16,7 $\pm$ 0,9	15,3 $\pm$ 0,7
Вырубка 2008 г. Clear-cut of 2008	63,2 $\pm$ 7,3	7,0	2,0 $\pm$ 0,2*	26,7*	44,7 $\pm$ 2,7	381,0 $\pm$ 8,7*	334,4 $\pm$ 8,2*	176,3 $\pm$ 5,3*	23,3 $\pm$ 1,0*	23,1 $\pm$ 0,9*
Вырубка 2015 г. Clear-cut of 2015	59,4 $\pm$ 2,5	0	4,7 $\pm$ 0,2	3,0*	26,3 $\pm$ 1,3*	406,0 $\pm$ 7,3*	370,7 $\pm$ 6,9	137,4 $\pm$ 4,6*	17,7 $\pm$ 0,6	16,7 $\pm$ 0,5
Различия между сообществами** Differences between communities**	$F(2, 43) = 0,4$ $p = 0,7$	–	$F(2, 149) = 58,9$ $p < 0,001$	–	$F(2, 298) = 19,9$ $p < 0,001$	$F(2, 298) = 3,5$ $p = 0,03$	$F(2, 298) = 8,1$ $p < 0,001$	$F(2, 298) = 25,4$ $p < 0,001$	$F(2, 298) = 17,0$ $p < 0,001$	$F(2, 298) = 32,5$ $p < 0,001$

Примечание: \* различия достоверны при  $p < 0,05$  при использовании  $t$ -критерия Стьюдента между контролем и вырубкой; \*\* результаты дисперсионного анализа по однофакторной ANOVA. Прочерк обозначает отсутствие расчётов по однофакторной ANOVA.

Note: \* differences are significant at  $p < 0.05$  using Student's  $t$ -test between control and clear-cutting; \*\* results by one-way ANOVA. A dash denotes the absence of calculations by one-factor ANOVA.

толщина и объёмная доля грибного чехла в эктомикоризах сосны в данном сообществе были ниже, чем на вырубках (табл. 2).

Вырубка 2008 г. характеризовалась наибольшей плотностью микоризных корневых окончаний (табл. 1), наблюдалась тенденция снижения диаметра эктомикоризных корневых окончаний и повышения толщины и объёмной доли грибного чехла. По-видимому, все перечисленные характеристики отражают компенсаторные механизмы сосны к сложившимся в сообществе условиям, поскольку эктомикоризы достаточно чувствительны к изменениям среды [35] (табл. 1). Согласно предыдущим исследованиям [35], грибной компонент эктомикориз обычно более пластичен по сравнению с растительным, поскольку зависит от большего числа факторов.

К показателям, отражающим возрастные изменения в тонких корнях и их «жизненную активность», относятся количество таниновых клеток, а также число эктомикориз с утерянным тургором [35]. Их количество было наибольшим на вырубке 2008 г. по сравнению с другими площадками.

В целом, можно отметить, что в контрольном сосняке показатели, характеризующие состояние растительного компонента симбиоза (диаметр эктомикориз и собственно корня, проводящего цилиндра), были достоверно выше, чем на вырубках. Параметры, характеризующие грибной компонент (толщина и объёмная доля грибного чехла, плотность эктомикориз), уменьшались на вырубках (табл. 1). Данный факт интересен, поскольку подтверждает, что изучаемые сукцессионные сообщества находятся ещё в стадии своего становления и баланс обоих симбионтов, по-видимому, пока не достигнут.

**Состояние грибных чехлов корневых окончаний сосны.** Микроморфологическое и анатомическое разнообразие эктомикориз является следствием разнообразия грибов-микоризообразователей [33, 34, 26]. Следовательно, разнообразие и структура наборов типов грибных чехлов являются показателями, отражающими особенности видового разнообразия микобионтов конкретного вида растения [22, 25, 32]. Микоризы с чехлами разного сложения имеют разный уровень физиологической активности. Известно, что плектенхиматические чехлы являются наиболее молодыми, псевдопаренхиматические и двойные – более зрелые и физиологически активные, бесструктурные грибные чехлы характерны для завершающей стадии разви-

тия корневых окончаний [24, 34, 36]. Также известно, что разные виды грибов формируют грибные чехлы разной толщины. Например, наиболее тонкие чехлы формируют грибы родов *Amphinema*, *Dermocybe*, *Hebeloma* и *Tricholoma*, а толстые – *Boletus*, *Xerocomus*, *Rhizopogon*, *Suillus*, *Lactarius*, *Paxillus* и *Russula* [37].

Всего на изучаемых площадках было отмечено 10 подтипов грибных чехлов (табл. 2). В контрольном сосняке выявлено семь подтипов грибных чехлов, а наибольшим разнообразием характеризовалась вырубка 2008 г., где обнаружено десять подтипов грибных чехлов. Состав грибных чехлов сосны обыкновенной на исследуемой территории характеризовался преимущественно «молодыми» грибными чехлами плектенхиматического типа, доминирующим был подтип В. Особенно это выражено на более молодой вырубке 2015 г., где его доля достигает 80 %. Вероятно, это обусловлено стадией развития сукцессии данного сообщества с доминированием определённых видов микобионтов. В целом, грибные чехлы подтипа В являются типичными и часто встречающимися для хвойных растений Республики Коми [38]. На вырубке 2008 г. и контрольном сосняке присутствовало около 20 % грибных чехлов подтипа Г, грибным симбионтом которого является хорошо узнаваемый по морфологическим признакам, устойчивый к неблагоприятным факторам засухоустойчивый вид *Cenococcum geophilum* [25, 39–41]. Его присутствие было подтверждено результатами молекулярного анализа (табл. 3).

Количество бесструктурных чехлов, характерных для завершающей стадии развития корневых окончаний [25, 36], было невелико на всех трёх изучаемых участках и достигало максимального значения в 17 % на девятилетней вырубке.

**Состав грибов-микоризообразователей на корнях сосны.** Для 42 образцов удалось выделить ДНК грибов, провести амплификацию и секвенирование ITS-региона (табл. 3). Из всех идентифицированных таксонов, достоверно относящихся к микоризообразователям, 15 видов из пяти семейств относятся к отделу Basidiomycota и один вид *Cenococcum geophilum* принадлежит отделу Ascomycota. Два вида – *Tylospora fibrillosa* и *C. geophilum* – встречались на всех трёх исследованных участках.

Контрольный участок – сосняк черничный – характеризовался наличием 10 видов микобионтов на микоризных окончаниях сосны. Наибольшей встречаемостью харак-

Таблица 2 / Table 2

Относительное обилие (%) подтипов грибных чехлов эктомикоризных корней сосны  
Relative abundance (%) of fungal mantles subtypes in pine ectomycorrhizal roots

Тип место- обитания Habitat type	Группы подтипов и подтипы микоризных чехлов, % / Subtype groups and mycorrhizal mantles subtypes, %										Общее число корней, шт. Total root number, pcs
	Плектенхиматические Plectenchymatous						Псевдопарен- химатические Pseudoparen- chymatous	Двой- ные Double	Бесструк- турные Unstructured		
	A	B	Bч	C	D	E	F	G	J	RS	
Контроль Control	21,0	42,1	2,1	–	–	1,1	–	18,9	1,1	13,7	95
Вырубка 2008 г. Clear-cut of 2008	19,8	19,0	2,8	2,8	2,8	4,7	4,7	24,5	0,9	17,0	106
Вырубка 2015 г. Clear-cut of 2015	2,0	78,0	–	1,0	2,0	2,0	7,0	2,0	–	6,0	100

Примечание: прочерк означает, что чехлов данных подтипов не обнаружено. Подтипы грибных чехлов являются буквенными индексами, которые приведены в определителе [33].

Note: a dash means no mantles of these subtypes found. Fungal mantle subtypes are letter indices, which are given in identifier [33].

теризовались виды семейства Russulaceae. Большую долю составляла *Hebeloma velutipes* (18 %), образующая эктомикоризы с белым мицелием, тогда как на вырубке 2008 г. она встречалась не так часто (5 %). По сравнению с вырубками, возростала доля аскомицета *C. geophilum* до 10 %, а доля *T. fibrillosa*, наоборот, уменьшилась в два раза.

На вырубке 2015 г. обнаружено всего четыре таксона грибных симбионтов, тогда как на вырубке 2008 г. – 12 видов грибов. Наиболее часто встречающийся таксон в эктомикоризах сосны в сообществе – *Russula consobrina*, отмеченный в 70 % всех рассмотренных микоризных окончаний. Микоризы, образованные этим видом, характеризуются наличием псевдопаренхиматического грибного чехла коричневой окраски. Также достаточно высокая встречаемость наблюдалась у *Lactarius helvus* и *T. fibrillosa*.

Вырубка 2008 г. характеризовалась наибольшим богатством выделенных из корней грибов-микоризообразователей. Наибольшая встречаемость была отмечена для представителей семейства Russulaceae: *Russula paludosa* (23 %), *Lactarius helvus* (15 %), *Lactarius tabidus* (15 %). Также высокая встречаемость была выявлена для *Suillus variegatus* (Suillaceae, 15 %), который образует туберкулизованные хорошо узнаваемые эктомикоризы сосны с чехлами подтипа J [42]. В данном сообществе также присутствовали

четыре вида из рода *Cortinarius*, покрытые белыми гидрофобными гифами, встречаемость которых составляла от 1 до 5 %. Семейство Atheliaceae было представлено двумя видами: *Piloderma olivaceum* (образует микоризу с жёлтыми ризоморфами) и *T. fibrillosa* (формирует светло-коричневую эктомикоризу). Известно, что обильный мицелий семейства Atheliaceae с характерными разветвлёнными ризоморфами способствует адаптации его растений-хозяев к стрессовым условиям окружающей среды [43].

Наиболее сходны по видовому составу были сосняк черничный и вырубка 2008 г. (значения коэффициента Сёренсена-Чекановского 0,64).

### Заключение

Таким образом, состояние эктомикоризного симбиоза сосны на вырубках отражает состояние растительного сообщества в целом. В контрольном сосняке показатели, характеризующие состояние растительного компонента симбиоза (диаметр эктомикориз и собственная корня, проводящего цилиндра) были достоверно выше по сравнению с вырубкой девяти лет, а показатели, характеризующие грибной компонент (толщина и объёмная доля грибного чехла, плотность эктомикориз), наоборот, ниже. На вырубках происходит изменение соотношения грибных чехлов. Начальные

Эктомикоризные симбионты, идентифицированные из корневых окончаний *P. sylvestris* / Ectomycorrhizal symbionts identified from root of *P. sylvestris*  
**Таблица 3 / Table 3**

Номер образца Sample No.	Идентифицированные OTU Identified OTU	Семейство Family	Встречаемость, % Occurrence, %	Номер GenBank No.	Результаты анализа BLAST		
					Идентичность (п.н.) Identity (bp)	Сходство (%) Similarity (%)	
Контроль / Control							
9	<i>Piloderma</i> sp.		5	PP334423	565/565	100	OL436802
14	<i>Piloderma</i> sp.		5	PP334422	575/578	99	OQ410809
10	<i>Tylospora fibrillosa</i> (Burt) Donk	Atheliaceae	7	PP334427	536/538	99	JN943896
17	<i>T. fibrillosa</i> (Burt) Donk		7	PP334426	544/544	100	JN943896
8	<i>Cortinarius bififormis</i> Fr.	Cortinariaceae	1	PP334428	533/533	100	MH784746
18	<i>C. croceus</i> (Schaeff.) Gray		5	PP334407	619/620	99	FJ157108
3	<i>Cenococcum geophilum</i> Fr.	Gloniaceae	10	На основе морфологических признаков Based on morphological features			
1	<i>Hebeloma incarnatum</i> A.H. Sm.		1	PP334409	635/635	100	KT218428
6	<i>H. velutipes</i> Bruchet		18	PP334410	635/635	100	MN947346
7	<i>H. velutipes</i> Bruchet	Hymenogastraceae	18	PP334411	635/635	100	KC110672
12	<i>H. velutipes</i> Bruchet		18	PP334412	635/635	100	KC110672
15	<i>H. velutipes</i> Bruchet		18	PP334413	635/635	100	KC110672
21	<i>Russula paludosa</i> Britzelm.	Russulaceae	49	PP334396	632/632	100	JF908659
25	<i>R. vinosa</i> Lindblad		1	PP334391	632/632	100	JQ888203
13	<i>Suillus variegatus</i> (Sw.) Richon & Roze	Suillaceae	1	PP334416	619/631	98	AM084696
22	<i>S. variegatus</i> (Sw.) Richon & Roze		2	PP334417	566/621	91	AY898622
Вырубка 2015 г. / Clear-cutting 2015							
33	<i>Tylospora fibrillosa</i> (Burt) Donk	Atheliaceae	15	PP334424	541/541	100	JN943897
36	<i>Lactarius helvus</i> (Fr.) Fr.		10	PP334400	664/664	100	KT165300
26	<i>Russula consobrina</i> (Fr.) Fr.	Russulaceae	70	PP334397	623/623	100	OQ322557
27	<i>R. consobrina</i> (Fr.) Fr.		70	PP334398	623/623	100	OQ322557
30	<i>R. consobrina</i> (Fr.) Fr.		70	PP334399	623/623	100	OQ322557
31	<i>Cenococcum geophilum</i> Fr.	Gloniaceae	5	На основе морфологических признаков Based on morphological features			
Вырубка 2008 г. / Clear-cutting 2008							

49	<i>Piloderma olivaceum</i> (Parmasto) Hjortstam	Atheliaceae	2	PP334421	470/473	99	KP814448
67	<i>Tylospora fibrillosa</i> (Burt) Donk		15	PP334425	538/542	99	JN943896
45	<i>Cortinarius bififormis</i> Fr.		1	PP334429	530/533	99	MH784746
52	<i>C. bififormis</i> Fr.		1	PP334430	532/533	99	MH784746
53	<i>C. croceus</i> (Schaeff.) Gray	Cortinariaceae	2	PP334405	620/620	100	ON406286
55	<i>C. croceus</i> (Schaeff.) Gray		2	PP334406	620/620	100	ON406286
66	<i>Cortinarius semisanguineus</i> (Fr.) Gillet		1	PP334408	620/623	99	JN114090
70	<i>Cortinarius vibratilis</i> (Fr.) Fr.		5	PP334404	618/629	98	FJ717578
43	<i>Cenococcum geophilum</i> Fr.	Gloniaceae	1	PP334389	664/664	100	DQ179119
50	<i>C. geophilum</i> Fr.		1	PP334390	664/664	100	DQ179119
41	<i>Hebeloma velutipes</i> Bruchet		5	PP334414	634/635	99	KC110672
42	<i>H. velutipes</i> Bruchet	Hymenogastraceae	5	PP334415	634/635	99	KC110672
68	<i>Lactarius helvus</i> (Fr.) Fr.		15	PP334401	664/664	100	KT165300
51	<i>Lactarius tabidus</i> Fr.		15	PP334402	570/671	85	KP783447
56	<i>Russula paludosa</i> Britzelm.		23	PP334392	632/632	100	KP149057
57	<i>R. paludosa</i> Britzelm.	Russulaceae	23	PP334393	632/632	100	MH248053
58	<i>R. paludosa</i> Britzelm.		23	PP334394	632/632	100	MH248053
64	<i>R. paludosa</i> Britzelm.		23	PP334395	632/632	100	MH248053
56	<i>R. paludosa</i> Britzelm.		23	PP334392	632/632	100	JF908659
39	<i>Suillus variegatus</i> (Sw.) Richon & Roze		15	PP334418	625/628	99	JQ888210
47	<i>S. variegatus</i> (Sw.) Richon & Roze	Suillaceae	15	PP334419	607/620	98	JQ888210
63	<i>S. variegatus</i> (Sw.) Richon & Roze		15	PP334420	620/631	98	JQ888210

исследования видового состава микобионтов на корнях сосны показали преимущественно большее разнообразие грибов на более старой вырубке и сходство состава выявленных на ней грибов с контрольным сосняком. Всего на трёх исследованных участках присутствовало 15 видов грибов, типичных микоризообразователей. Общими для всех сообществ оказались два вида – *Tylospora fibrillosa* и *Cenococcium geophilum*. Наибольшей встречаемостью на всех участках характеризовались виды семейства Russulaceae.

*Работа выполнена в рамках темы НИР «Средообразующая роль и продуктивность лесных и болотных экосистем Европейского Северо-Востока России» (125020501547-8).*

### References

1. Forests of the Komi Republic / Eds. G.M. Kozubov, A.I. Taskaev. Moskva: Dizayn, 1999. 332 p. (in Russian).
2. Orlov A.Ya., Koshelkov S.P. Soil ecology of pine. Moskva: Nauka, 1971. 324 p. (in Russian).
3. Prokushkin S.G. Mineral nutrition of pine (on cold soils). Novosibirsk: Nauka, 1982. 200 p. (in Russian).
4. Sazonova T.A., Bolondinskiy V.K., Pridacha V.B. Ecological and physiological characteristics of Scots pine. Petrozavodsk: Verso, 2011. 207 p. (in Russian).
5. Shubin V.I. Mycotrophy of tree species. Importance in forest cultivation in the taiga zone. Leningrad: Nauka, 1973. 264 p. (in Russian).
6. Shubin V.I. Specific features of organization of symbiotic macromycetes in forest ecosystems // Fungal communities of forest ecosystems: materialy koordinatsionnykh soveshchaniy. V. 2. Moskva – Petrozavodsk: Karelian Research Center of RAS, 2004. P. 272–286 (in Russian).
7. Vaishlya O.B., Kudashova N.N., Gashkov S.I., Karbysheva K.S., Bakhtinskaya I.A. First list of macromycetes forming ectomycorrhizas in cedar and pine forests of Tomsk region of West Siberia // Int. J. Environ. Stud. 2017. V. 74. No. 5. P. 752–770. doi: 10.1080/00207233.2017.1294422
8. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Change of structure and productivity of the biota of agaricoid basidiomycetes according to the results of long-term monitoring in pine forests of the Perm krai (southern taiga subzone) // Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal. 2018. V. 25. No. 5. P. 559–571 (in Russian). doi: 10.15372/SEJ20180505
9. Malysheva E.F., Malysheva V.F., Shchepin O.N., Novozhilov Yu.K. Wildfire influence on structure and species composition of ectomycorrhizal fungal communities in pine forests in Northwest Russia: the results of metagenomic analysis // Mycology and phytopathology. 2018. V. 52. No. 5. P. 328–348 (in Russian). doi: 10.1134/S0026364818050057
10. Bogorodskaya A.V., Shishikin A.S. Microbiological assessment of soil state on cuttings of dark coniferous forests of Yenisei Ridge // Lesovedenie. 2014. No. 4. P. 67–75 (in Russian).
11. Dymov A.A. The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: a review // Pochvovedenie. 2017. No. 7. P. 787–798 (in Russian). doi: 10.7868/S0032180X17070024
12. Likhanova I.A., Genrikh E.A., Perminova E.M., Zheleznova G.V., Kholopov Yu.V., Lapteva E.M. The effects of clear cutting on the biodiversity of middle taiga blueberry spruce forests in the North-East of European Russia // Theoretical and Applied Ecology. 2023. No. 2. P. 56–65 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2023-2-056-065
13. Byrd K.B., Parker T.V., Vogler D.R., Cullings K.W. The influence of clear-cutting on ectomycorrhizal fungus diversity in a lodgepole pine (*Pinus contorta*) stand, Yellowstone National Park, Wyoming, and Gallatin National Forest, Montana // Can. J. Bot. 2000. V. 78. No. 2. P. 149–156. doi: 10.1139/b99-171
14. Durall D.M., Gamiet S., Simard S.W., Kudrna L., Sakakibara S.M. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi // Can. J. Bot. 2006. V. 84. P. 966–980. doi: 10.1139/B06-045
15. Predtechenskaya O.O., Ruokolainen A.V. The structure of the macrofungi biota at early stages of the post-felling succession // Transactions of KarRC RAS. 2013. No. 6. P. 27–37 (in Russian).
16. Harvey A.E., Jurgensen M.F., Larsen M.J. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana // Can. J. For. Res. 1980. V. 10. No. 3. P. 300–303. doi: 10.1139/x80-051
17. Luoma D.L., Eberhart J.L., Molina R., Amaranthus M.P. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention // For. Ecol. Manag. 2004. V. 202. No. 1–3. P. 337–354. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.041
18. Hartmann M., Howes C.G., VanInsberghe D., Yu H., Bachar D., Christen R., Henrik Nilsson R., Hallam S.J., Mohn W.W. Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests // ISME J. 2012. V. 6. No. 12. P. 2199–2248. doi: 10.1038/ismej.2012.84
19. Parladé J., Martínez-Peña F., Pera J. Effects of forest management and climatic variables on the mycelium dynamics and sporocarp production of the ectomycorrhizal fungus *Boletus edulis* // For. Ecol. Manag. 2017. V. 390. Suppl. 1. P. 73–79. doi: 10.1016/j.foreco.2017.01.025
20. Bonet J.A., De-Miguel S., Martínez de Aragón J., Pukkala T., Palahí M. Immediate effect of thinning on the yield of *Lactarius* group *deliciosus* in *Pinus pinaster* forests in Northeastern Spain // For. Ecol. Manag. 2012. V. 265. P. 211–217. doi: 10.1016/j.foreco.2011.10.039

21. Tomao A., Bonet J.A., Martínez de Aragón J., De-Miguel S. Is silviculture able to enhance wild forest mushroom resources? Current knowledge and future perspectives // *For. Ecol. Manage.* 2017. V. 402. P. 102–114. doi: 10.1016/j.foreco.2017.07.039
22. Ostonen I., Lõhmus K., Lasn R. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // *Plant Soil.* 1999. V. 208. P. 283–292. doi: 10.1023/A:1004552907597
23. Eberhardt U. Molecular kinship analyses of the agaricoid *Russulaceae*: Correspondence with mycorrhizal anatomy and sporocarp features in the genus *Russula* // *Mycol. Progress.* 2002. V. 1. No. 2. P. 201–223. doi: 10.1007/s11557-006-0019-6
24. Veselkin D.V. Reaction of ectomycorrhizae *Pinus sylvestris* L. to various types of technogenic pollution // *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal.* 2005. No. 4. P. 753–761 (in Russian).
25. Veselkin D.V. Diversity and anatomical structure of ectomycorrhizas of *Picea obovata* in the high-altitude gradient (the Denezhkin Kamen' mountain range, the Middle Urals) // *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal.* 2008. No. 3. P. 497–505 (in Russian).
26. Tedersoo L., Hansen K., Perry B.A., Kjoller R. Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza // *New Phytol.* 2006. V. 170. No. 3. P. 581–596. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01678.x
27. Osipov A.F. Clear cuttings affecting the soil respiration of the middle taiga blueberry pine forest in the Komi Republic // *Lesovedenie.* 2022. No. 4. P. 395–406 (in Russian). doi: 10.31857/S0024114822030111
28. Osipov A.F., Kuznetsov M.A. Influence of clear-cutting on ground vegetation biomass and draft shrubs increment in the Scots pine forests of the European North-East // *Cerne.* 2023. V. 29. No. 1. Article No. e-103107. doi: 10.1590/01047760202329013107
29. Smith M.E., Gryganskyi A., Bonito G., Nouhra E., Moreno-Arroyo B., Benny G. Phylogenetic analysis of the genus *Modicella* reveals an independent evolutionary origin of sporocarp-forming fungi in the Mortierellales // *Fungal Genet. Biol.* 2013. V. 61. P. 61–68. doi: 10.1016/j.fgb.2013.10.001
30. Kõljalg U., Nilsson R.H., Abarenkov K., Tedersoo L., Taylor A.F., Bahram M., Bates S.T., Bruns T.D., Bengtsson-Palme J., Callaghan T.M., Douglas B., Drenkhan T., Eberhardt U., Dueñas M., Grebenc T., Griffith G.W., Hartmann M., Kirk P.M., Kohout P., Larsson E., Lindahl B.D., Lücking R., Martín M.P., Matheny P.B., Nguyen N.H., Niskanen T., Oja J., Peay K.G., Peintner U., Peterson M., Põldmaa K., Saag L., Saar I., Schübler A., Scott J.A., Senés C., Smith M.E., Suija A., Taylor D.L., Telleria M.T., Weiss M., Larsson K.H. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi // *Molecular Ecology.* 2013. V. 22. P. 5271–5277. doi: 10.1111/mec.12481
31. Skupchenko V.B. Vibration microtomy of soft tissues. Syktyvkar: Komi filial AN SSSR, 1979. 54 p. (in Russian).
32. Veselkin D.V. Variability of anatomical parameters of ectomycorrhizal endings of different structures // *Mikologiya i fitopatologiya.* 2003. V. 37. No. 1. P. 22–29 (in Russian).
33. Selivanov I.A. Mycosymbiotrophism as a form of consortial relations in the plant covers of the Soviet Union. Moskva: Nauka, 1981. 232 p. (in Russian).
34. Agerer R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae // *Mycol. Progress.* 2006. V. 5. P. 67–107. doi: 10.1007/s11557-006-0505-x
35. Veselkin D.V. The diversity of Siberian spruce (*Picea obovata*) ectomycorrhizas in two natural environmental gradients // *Mikologiya i fitopatologiya.* 2010. V. 44. No. 4. P. 299–309 (in Russian).
36. Semenova L.A. Morphology of Scots pine in mature forests // *Mycorrhizal fungi and mycorrhizae of forest-forming species of the North.* Petrozavodsk: Institut lesa Karelskogo filiala AN SSSR, 1980. P. 103–132 (in Russian).
37. Veselkin D.V. Volumetric ratio of fungal and wood tissues of ectomycorrhizal roots of conifers // *Lesovedenie.* 2015. No. 2. P. 140–146 (in Russian).
38. Sizonenko T.A., Zagirova S.V. Structure and growth of Scots pine mycorrhiza root tips in coniferous phytocenoses of middle taiga // *Lesovedenie.* 2011. No. 4. P. 61–67 (in Russian).
39. Pigott C.D. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils // *New Phytol.* 1982. V. 92. No. 4. P. 513–517. doi: 10.1111/j.1469-8137.1982.tb03409.x
40. Matsuda Y., Noguchi Y., Ito S.-I. Ectomycorrhizal fungal community of naturally regenerated *Pinus thunbergii* seedlings in a coastal pine forest // *J. For. Res.* 2009. V. 14. P. 335–341. doi: 10.1007/s10310-009-0140-x
41. Jany J.L., Martin F., Garbaye J. Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius* sp. in relation to soil water potential in five beech forests // *Plant Soil.* 2003. V. 255. No. 2. P. 487–494. doi: 10.1023/A:1026092714340
42. Vaishlya O.B., Karbysheva K.S., Bender O.G. Characteristics of *Pinus sibirica* Du Tour mycotrophy in cedar stands of Tomsk region // *Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii.* 2019. No. 229. P. 6–22 (in Russian). doi: 10.21266/2079-4304.2019.229.6-22
43. Rudawska M., Leski T., Stasińska M. Species and functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees on three different sites // *Ann. For. Sci.* 2011. V. 68. P. 5–15. doi: 10.1007/s13595-010-0002-x