

Веселкин Д.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ У ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ И ЕЛИ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ

Работа выполнена при совместной поддержке РФФИ и Правительства Свердловской области
(проект 04-04-96106)

Изучена связь параметров строения и микоризации корневых систем с успешностью развития однолетних сеянцев сосны обыкновенной и ели сибирской в 5 лесных питомниках Свердловской области. Установлены видовые особенности морфологии и микоризации корневых систем и видовые особенности реакции сеянцев на микоризацию. Показано, что морфология и уровень микоризации корневых систем зависят от типа грунта. Лучшее развитие надземных и подземных органов наблюдается на искусственном торфяном грунте, а лучшее микоризообразование и его высокое функциональное значение – на естественном.

Сосна обыкновенная, ель сибирская, эктомикоризы, корневые системы, лесные питомники.

Исследованию биологии и экологии эктомикоризных ассоциаций уделяется много усилий в теоретическом и в прикладном направлениях. Это обусловлено тем, что в естественных условиях минеральное и водное питание деревьев осуществляется только в симбиозе с эктомикоризными грибами [4, 24]. Одно из основных прикладных направлений – изучение эктомикоризных грибов, эктомикориз и их значения в лесных питомниках, разработка способов искусственной инокуляции растений и способов управления экологическим потенциалом эктомикоризных ассоциаций [20, 28].

Важность микотрофного способа питания лесных деревьев выражается, в первую очередь, в улучшении их роста [16, 25, 30, 32, 33 и др.]. Не менее важно, что сеянцы с успешным микоризообразованием лучше выживают после пересадки [9, 22, 29, 31, 34 и др.]. Однако специфические условия, возникающие в питомниках вследствие хозяйственных мероприятий, могут приводить к изменению состава и функциональной активности эктомикоризных грибов по сравнению с естественными местообитаниями [18, 23] и к подавлению микоризообразования [20, 27, 28]. В 50-60-х гг. XX века на территории бывшего СССР работы по изучению эктомикориз, ориентированные на решение прикладных задач, велись интенсивно, что отражено в материалах отчетных конференций [15] и монографиях [5, 16]. В 70-80-х гг. формирование и значение эктомикориз в питомниках изучалось карельской группой микологов и лесоведов под руководством В.И. Шубина [6, 7, 12, 18, 19]. За последние десятилетия сообщения об эктомикоризах в питомниках единичны [1, 9, 13, 17]. Не будет преувеличением считать, что в современной отечественной лесной теории и практике явлению микотрофности деревьев не уделя-

ется должного внимания.

Учитывая вышесказанное и принимая во внимание отсутствие оценок микоризообразования в питомниках Свердловской области (единственная публикация – А.Я. Трибунская [14]), с 2003 г. нами исследуются закономерности формирования и экологической роли эктомикориз в данных условиях. Цель настоящего сообщения – на примере двух видов древесных растений охарактеризовать особенности морфологии и микоризации корневых систем однолетних сеянцев в лесных питомниках и исследовать функциональное значение микоризообразования.

Материал и методика исследований

Материал собран 2003-2005 гг. в питомниках и теплицах 5 хозяйств Свердловской области: Сысертского межхозяйственного лесхоза (г. Сысерть; материал собран в 2003 г.), ГУ Березовский лесхоз (г. Березовский; 2004 г.), СПК ЛХ Свердловский (пос. Горный Щит; 2004 г.), ГУ Полевской лесхоз (г. Полевской; 2005 г.) и ГУ Ревдинский лесхоз (г. Ревда; 2005 г.). В Сысертском и Свердловском питомниках сеянцы выращиваются в теплицах без покрытия в искусственном грунте на торфяной основе, в Березовском, Полевском и Ревдинском питомниках – в естественном открытом грунте.

Выкопку сеянцев производили в конце вегетационного сезона (октябрь-ноябрь). Однолетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) собраны в 5, а ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) – в 4 питомниках. Сеянцы целиком фиксировали в 4%-м растворе формалина. Анализировали строение 30-50 особей в каждой выборке.

Определяли массу надземной части сеянца (предварительно фиксированный материал,

абсолютно сухая масса, сушка 24 часа при 105°C). С приближением до 1 мм определяли длину главного корня, число и длину боковых проводящих корней. Под бинокулярной лупой определяли число поглощающих корней, эктомикориз и отдельных эктомикоризных окончаний. Рассчитывали значения плотности размещения поглощающих корней, эктомикориз и эктомикоризных окончаний на проводящих корнях (число соответствующих структур на 100 мм проводящих корней; по: [11]) и значения интенсивности микоризации (отношение количества эктомикориз к общему количеству поглощающих корней, микоризованных и немикоризованных).

Использованы следующие термины. Поглощающий корень – не заселенный эктомикоризным грибом поглощающий корень. Эктомикориза (для краткости – микориза) – орган, возникший из поглощающего корня в результате заселения эктомикоризным грибом, прикрепляющийся к проводящему корню в одном месте; может быть простой (неразветвленной) или сложной (разветвленной, включающей несколько отдельных эктомикоризных (микоризных) окончаний). Эктомикоризы отличали от поглощающих корней по следующим критериям: у ели принимали во внимание изменение формы и цвета окончаний и наличие поверхностных гифальных структур; у сосны эктомикоризами считали только дихотомически ветвящиеся корни.

Связь параметров строения и микоризации корневых систем с массой надземной части исследовали, рассчитывая: 1) значения коэффициентов корреляции; 2) значения частных коэффициентов множественного линейного регрессионного уравнения с предварительным нахождением главных компонент (программа RESPONSE пакета DENDROCHRONOLOGY PROGRAM LIBRARY (Richard L. Holmes, 1994); описание алгоритма расчетов, реализованного в программе, опубликовано ранее [2]).

Результаты и обсуждение

Морфология и микоризация корневых систем. К концу первого года жизни масса надземной части семян сосны в среднем в 4 раза выше, чем ели (табл. 1). Основные видовые отличия в строении подземных органов заключаются, во-первых, в существенно лучшем развитии системы боковых проводящих корней сосны, по сравнению с елью. Общая длина боковых проводящих корней превосходит длину

главного корня у сосны в 1,6-4 раза (в среднем в 2,7 раза), а у ели длина боковых корней составляет 0,5-1,2 (в среднем 1,1) длины главного корня. Второе значительное отличие – более высокая успешность микоризообразования у ели (интенсивность микоризации 74-77, в среднем – 76%), по сравнению с сосной (6-28, в среднем 16%). У последней при произрастании в теплицах на искусственном грунте 12-22 % семян полностью безмикоризны, а в условиях естественного грунта – только 4-15 %. У ели безмикоризных семян не отмечено. Это приводит к тому, что среднее количество микориз существенно выше у ели (50-138, в среднем 105 шт.), по сравнению с сосной (13-48, в среднем 23 шт.). При этом количество поглощающих корней – органов, из которых формируются микоризы, – несколько больше у сосны. У ели выше значения плотности расположения поглощающих корней, микориз и микоризных окончаний на проводящих корнях. Другими словами, единица длины проводящего корня ели несет большее количество поглощающих структур, что обеспечивает большую площадь соприкосновения с почвой и, возможно, компенсирует малую протяженность системы проводящих корней.

Условия искусственного грунта семена обоих видов характеризуются более высокими значениями массы надземной части, протяженности боковых проводящих корней и числа поглощающих корней. Некоторые различия в успешности микоризообразования, детерминируемые условиями произрастания, удается проследить только на примере сосны, у которой интенсивность микоризации в искусственном грунте варьирует в пределах 6-9, а в естественном – 11-32%.

Связь развития надземных и подземных органов. В первую очередь рассмотрим взаимосвязи между развитием надземных и подземных органов семян, проанализировав корреляционные связи и регрессионные зависимости на уровне отдельных особей (табл. 2). У сосны во всех 5 выборках значимые значения коэффициента корреляции (r) наблюдаются между протяженностью проводящих корней и массой надземной части. Реже значима связь с числом поглощающих корней (4 выборки), еще реже (3 выборки) – с числом микориз или микоризных окончаний. В одном случае (искусственный грунт) связь интенсивности микоризации и массы надземной части семян отрицательна, в двух (ес-

Таблица 1. Параметры морфологии и микоризации корневых систем однолетних сеянцев *P. sylvestris* (числитель) и *P. obovata* (знаменатель)

Параметры	Год отбора, условия произрастания, питомник						Средние ¹				P ²		
	2003		2004		2005		вид	грунт		вид	тип грунта	взаимодействие	
	искусственный грунт		естественный грунт		Ревлинский	Полеской		Березовский	Сверловский				естественный
	Сысертский	Сверловский	Сверловский	Березовский			Полеской			Ревлинский	Р. obovata	Р. sylvestris	
Масса надземной части, г	0,13	0,12 / 0,03	0,05 / 0,02	0,04 / 0,02	0,04 / 0,01	0,08	0,02	0,03	0,08	0,08	<0,001	<0,001	0,472
Длина главного корня, мм	106	175 / 155	167 / 118	120 / 99	86 / 70	133	125	110	145	145	0,797	0,227	0,506
Число боковых проводящих корней, шт.	11	14 / 6	13 / 5	11 / 11	8 / 5	11	7	10	13	13	0,077	0,714	0,122
Длина боковых проводящих корней, мм	419	576 / 191	273 / 85	216 / 115	158 / 55	357	138	150	344	344	0,006	0,009	0,403
Длина всех проводящих корней, мм	525	752 / 346	440 / 204	336 / 214	245 / 125	489	263	261	492	492	0,027	0,025	0,677
Число поглощающих корней, шт.	150	246 / 175	153 / 116	141 / 99	122 / 63	168	133	116	186	186	0,253	0,045	0,141
Интенсивность микоризации, %	9,0	6 / 77	11 / 77	32 / 75	28 / 74	16	76	49	42	42	<0,001	0,250	0,016
Число микориз, шт.	13	14 / 138	17 / 92	48 / 74	36 / 50	23	105	53	76	76	0,001	0,116	0,073
Число микоризных окончаний, шт.	26	31 / 143	42 / 108	145 / 98	102 / 59	62	116	92	86	86	0,105	0,819	0,263
Плотность поглощающих корней, шт./100 мм корней	29	31 / 50	35 / 57	42 / 46	51 / 51	37	51	47	40	40	0,028	0,210	0,267
Плотность микориз, шт./100 мм корней	3	2 / 39	4 / 44	14 / 34	14 / 38	6	39	25	21	21	<0,001	0,318	0,344
Плотность микоризных окончаний, шт./100 мм корней	5	4 / 41	10 / 53	41 / 47	38 / 45	17	45	39	23	23	0,022	0,106	

Примечание: 1, 2 – средние значения параметров и достигнутые значения P в двухфакторном дисперсионном анализе с взаимодействием. Факторы – вид растения (df=1) и тип грунта (df=1); df_{общих} = 5; учетная единица – среднее значение для питомника. Полуужирным шрифтом выделены случаи достоверного влияния факторов.

Таблица 2. Значения коэффициентов корреляции (r) и частных коэффициентов множественной регрессии (b) между параметрами строения и микоризации корневых систем и массой надземной части однолетних сеянцев *P. sylvestris* и *P. obovata*

Параметры	Вид, год отбора, условия произрастания, питомник																	
	<i>P. sylvestris</i>										<i>P. obovata</i>							
	2003		2004				2005				2004				2005			
	искусственный грунт		естественный грунт								искусственный грунт		естественный грунт					
	Сыертский	Свердловский	Березовский		Полевской		Ревдинский		Свердловский	Березовский		Полевской		Ревдинский				
r	b	r	b	r	b	r	b	r	b	r	b	r	b	r	b	r	b	
Длина главного корня	0,07	-0,06	0,04	-0,22*	0,55*	0,08	0,32	-0,25*	0,40*	0,15	-0,09	-0,20	0,31*	0,02	0,27	0,24	0,38	-0,06
Число боковых проводящих корней	0,60*	0,19	0,70*	0,03	0,72*	-0,01	0,59*	-0,09	0,36	-0,22	0,26	-0,42*	0,44*	-0,16	0,25	-0,32	0,40	-0,25*
Длина боковых проводящих корней	0,67*	0,17*	0,86*	0,29*	0,86*	0,26*	0,73*	0,31*	0,40*	0,06	0,65*	0,29*	0,60*	0,17*	0,37	-0,03	0,68*	0,25*
Длина всех проводящих корней	0,66*	0,16*	0,84*	0,24*	0,87*	0,24*	0,71*	0,20*	0,47*	0,10	0,61*	0,24*	0,63*	0,15*	0,43	0,06	0,72*	0,19*
Число поглощающих корней	0,64*	0,20*	0,87*	0,26*	0,77*	0,16*	0,75*	0,22*	0,31	0,05	0,56*	0,17*	0,74*	0,17*	0,48*	0,14*	0,75*	0,21*
Интенсивность микоризации	-0,27*	-0,08*	-0,07	-0,07	0,24	0,02	0,52*	0,05	0,60*	0,09	0,33*	0,07	0,38*	0,02	0,39	0,31*	0,41*	-0,08
Число микориз	-0,01	0,01	0,33	0,06*	0,59*	0,15*	0,76*	0,15*	0,62*	0,16*	0,59*	0,17*	0,76*	0,18*	0,61*	0,26*	0,78*	0,26*
Число микоризных окончаний	-0,02	0,01	0,33	0,04	0,59*	0,17*	0,70*	0,12*	0,61*	0,18*	0,59*	0,16*	0,75*	0,19*	0,51*	0,03	0,75*	0,22
Плотность поглощающих корней	0,01	0,08	0,56*	0,17*	-0,05	-0,13	0,39*	0,09	-0,22	-0,16	0,19	-0,06	0,41*	0,02	0,28	0,06	0,09	0,07
Плотность микориз	-0,26*	-0,06	0,05	-0,03	0,15	-0,03	0,52*	0,07*	0,53*	0,07	0,31	-0,01	0,51*	0,04	0,51*	0,29*	0,34	-0,03
Плотность микоризных окончаний	-0,26*	-0,06	0,05	-0,05*	0,17	-0,01	0,45*	0,03	0,54*	0,10*	0,29	-0,02	0,41*	0,03	0,21	-0,14	0,28	-0,07

Примечание. Звездочками отмечены значимые значения r и b ($P < 0,05$). Полужирным шрифтом выделены наибольшие и наименьшие значения r и b в столбце.

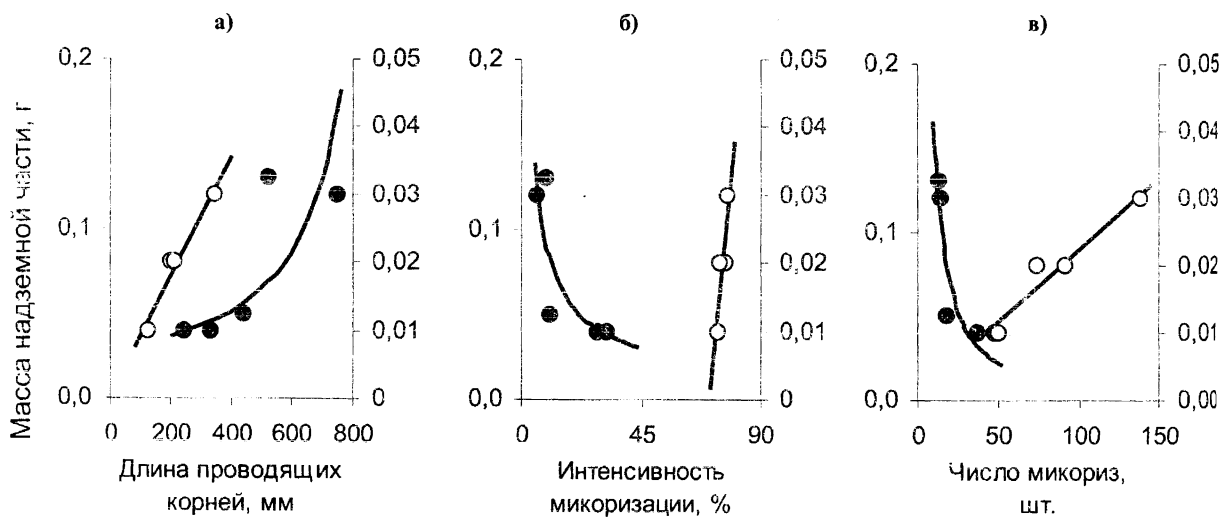
тественный грунт) – положительна. Судя по значениям частных коэффициентов множественной регрессии (b), чаще и сильнее других признаков положительно влияет на массу надземных органов сосны длина боковых проводящих корней, несколько реже и слабее – число коротких корней, микориз или микоризных окончаний. Отрицательные b наблюдаются в отношении длины главного корня, интенсивности микоризации, плотности микоризных окончаний.

Масса надземной части сеянцев ели заметно всего детерминируется числом микориз у особи (r – во всех 4 выборках (три максимальных значения, все – в условиях естественного грунта), b – также в 4 выборках (одно максимальное значение)). Реже проявляется положительная связь в отношении длины боковых проводящих корней (r и b – по три случая значимых связей и по одному максимальному значению в условиях искусственного грунта). Далее в порядке убывания тесноты связи с массой надземной части следуют признаки «число поглощающих корней», «число микоризных окончаний» и «интенсивность микоризации».

Видовые особенности характера сопряженности параметров строения и микоризации корневых систем с развитием надземных органов сеянцев можно сформулировать следующим образом. Для сосны на протяжении первого года жизни наибольшее значение имеет успеш-

ность развития системы проводящих корней, а успешность микоризообразования менее важна и в условиях искусственного грунта может иметь даже отрицательное значение. Для развития ели ведущее значение имеет активное микоризообразование (особенно в условиях естественного грунта), а признаки развития проводящих корней приобретают большое значение при росте на искусственном субстрате. Таким образом, у сеянцев обоих видов наиболее явное положительное значение микоризации обнаруживается при выращивании на естественном грунте, в то время как в теплицах в условиях искусственного торфяного грунта значение микоризации или становится менее выраженным или не фиксируется или даже становится отрицательным.

Сопоставление уровня развития подземных органов (корней и микориз) и уровня развития растений в масштабе питомников осуществлено на рисунке. Изменение массы надземной части сеянцев обоих видов положительно сопряжено с изменением параметров общей архитектуры корневой системы. В то же время сопряженность развития особи с уровнем микоризообразования и уровнем оснащённости корневой системы поглощающими органами видоспецифична: с возрастанием средней величины интенсивности микоризации и числа микориз у одной особи масса надземных органов сосны снижается, а ели – возрастает.



Изменение массы надземной части однолетних сеянцев *P. sylvestris* (черные кружки, левая шкала) и *P. obovata* (белые кружки, правая шкала) в зависимости от общей длины проводящих корней (А), интенсивности микоризации (Б) и числа микориз у сеянца (В). Каждая точка – среднее значение для питомника. Зависимости аппроксимированы уравнениями обращенной параболы (сосна, А); гиперболической функции (сосна Б, В) и прямой линии (ель, А-В). Оценки качества аппроксимаций. А: сосна – $R^2=77,25$ ($P=0,049$); ель – $R^2=96,98$ ($P=0,015$). Б: сосна – $R^2=69,96$ ($P=0,071$); ель – $R^2=74,72$ ($P=0,136$). В: сосна – $R^2=80,52$ ($P=0,037$); ель – $R^2=93,30$ ($P=0,034$).

Обсуждение. В теоретическом плане существенным выводом, вытекающим из представленных результатов, является заключение, что уровень развития микориз и востребованность микотрофного способа питания даже у облигатно микотрофных в природе растений заметно детерминируется конкретными экологическими условиями. Это подтверждает справедливость представления о наибольшей экологической значимости эктомикориз в пессимальных и субоптимальных условиях (Vjorkman, 1945; цит. по [16]), то есть об экологическом регулировании этой значимости. Наши материалы свидетельствуют, что представления о многополярности взаимоотношений растений с микоризными грибами, развиваемые исследователями эндомикоризных ассоциаций [8, 26] могут быть распространены на микоризные симбиозы (экто- и эндо-) в целом.

То, что из двух видов деревьев именно у сосны наблюдается повышенная вариабельность уровня микоризации и неоднозначность связей между развитием особи и микоризообразованием (от положительных до отрицательных), вполне соотносимо с особенностями ее экологии. Сосна, как вид с выраженными чертами пионерной стратегии [10] или высокой реактивностью [3], преадаптирована к поселению и существованию в ювенильном состоянии на субстратах, лишенных эктомикоризных грибов (например, сильно прогоревшие, молодые

аллювиальные). Ель – вид с более выраженными чертами толерантности [3], проходящая в норме ювенильные этапы развития в сформированных сообществах, – проявляет меньшую изменчивость как уровня микоризации, так и ее функциональной значимости.

В практическом плане изложенные материалы свидетельствуют, что хозяйственные мероприятия, направленные на получение положительных эффектов на уровне развития особи (в нашем случае – смена субстрата выращивания), могут негативно влиять на успешность микоризообразования. Учитывая разнообразие механизмов влияния микоризации на растения, один из которых, например, повышение устойчивости к патогенам [21], такое ослабление микоризообразования может иметь негативные последствия и приводить к снижению эффективности лесоводственных мероприятий на этапе создания культур. Выявление уровня и функционального значения микоризообразования в питомниках и оценка связи этих показателей с общей успешностью лесовосстановления после пересадки на лесокультурные площади – это процедуры, которые могут указать на рациональность проведения специальных мероприятий, направленных на оптимизацию схем выращивания посадочного материала с целью повышения общей эффективности лесовосстановления.

Список использованной литературы:

- Беденко Э. П. Результаты опытов применения агротехники и искусственной микоризации при облесении меловых склонов Среднерусской возвышенности сосной меловой // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1989. С. 3-8.
- Веселкин Д. В. Стрoение и микоризация корней семян ели и пихты при изменении почвенного субстрата // Лесоведение. 2002. № 3. С. 112-117.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. Кн. 1. Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. 479 с.
- Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 115 с.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
- Макаревский М. Ф. Влияние удобрений на содержание сахаров и микоризообразование у семян сосны обыкновенной // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 147-152.
- Мельничникова З. С. Микоризообразование и рост семян в связи с изменением глубины заделки семян на различных агрофонах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 152-162.
- Мухин В. А., Бетехтина А. А. Адаптивное значение эндомикориз травянистых растений // Экология. 2006. № 1. С. 1-6.
- Рий В. Ф. Удобрения, микоризность и приживаемость растений // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1981. С. 18-22.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 263 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Семенова Л. А. Влияние известкования почвы на микоризообразование у семян сосны и ели // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск, 1985. С. 72-82.
- Сентябова Т. А. Особенности роста и микоризообразования семян ели в лесных питомниках Пермской области // Изучение грибов в биогеоценозах. Свердловск, 1988. С. 67.
- Трибунская А. Я. Микотрофия семян и подростов сосны в Свердловской области // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып. 5. Свердловск, 1959. С. 83-89.
- Труды конференции по микотрофии растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 352 с.
- Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Шкараба Е. М., Сентябова Т. А. Особенности микоризообразования у семян ели в лесных питомниках Пермской области // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 32-37.

18. Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 264 с.
19. Шубин В. И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. (Экологическая характеристика). Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 1988. 175 с.
20. Bradley K. R., Langlois C.-G. Ectomycorrhizae in reforestation // *Can. J. For. Res.* 1990. Vol. 20. № 4. P. 438–451.
21. Hervincov H. Mycorrhizae and control of root pathogen *Heterobasidion annosum* // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha*, 1989. Pt. 1. P. 55–58.
22. Dell B., Malajczuk N. L'inoculation des Eucalyptus introduits en Asie avec des champignons ectomycorhiziens australiens en vue d'augmenter la productivite des plantations // *Rev. Forest. Fr.* 1997. Vol. 49. Num. spec. P. 174–184.
23. Flynn D., Newton A.C., Ingleby K. Ectomycorrhizal colonisation of Sitka spruce [*Picea sitchensis*(Bong.) Carr] seedlings in a Scottish plantation forest. *Mycorrhiza*. 1988. Vol. 7. P. 313–317.
24. Harley J. L., Smith S. E. *Mycorrhizal Symbiosis*. London – New-York: Academic Press, 1983. 483 p.
25. John T. V., Coleman D. C. The role of mycorrhizae in plant ecology // *Can. J. Bot.* 1983. Vol. 61. P. 1005–1014.
26. Klironomos J. N. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi // *Ecology*. 2003. V. 84. № 9. P. 2292–2301.
27. Le Tacon F., Mousain D., Garbaye J., Bouchard D., Churin J. L., Argillier C., Amirault J.-M., Genere B. Mycorrhizes, pepinieres et plantations forestieres en France // *Rev. Forest. Fr.* 1997. Vol. 49. Num. spec. P. 131–154.
28. Mikola P. The role of ectomycorrhiza in forest nurseries // *Ecol. and Appl. Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Assoc. Praha* 1989. Pt. 1. P. 343–350.
29. Pera J., Alvarez I. F., Rincon A., Parlade J. Field performance in northern Spain of Douglas-fir seedlings inoculated with ectomycorrhizal fungi // *Mycorrhiza*. 1999. Vol. 9. P. 77–84.
30. Read D. J. Plants on the web // *Nature*. 1998. Vol. 396. P. 22–23.
31. Riffle J., Tiaus R. Ectomycorrhizal characteristics, growth, and survival of artificially inoculated Pondrosa and Scots pine in a greenhouse and plantation // *For. Sci.* 1982. Vol. 28. № 3. P. 646–660.
32. Stenstrom E., Ek M. Field growth of *Pinus sylvestris* following nursery inoculated with mycorrhizal fungi // *Can. J. For. Res.* 1990. Vol. 20. № 7. P. 914–918.
33. Trappe J. M., Strand R. E. Mycorrhizal deficiency in a Douglas-fir region nursery // *For. Sci.* 1969. Vol. 15. № 4. P. 381–389.
34. Valdes M. Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site // *Can. J. Bot.* 1986. Vol. 64. P. 885–888.