

УДК 630\*181.351:582.475

## ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ НЕСИМБИОТИЧЕСКИХ И СИМБИОТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НА РАЗВИТИЕ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ВСХОДОВ *PINUS SYLVESTRIS*

© 2010 г. Д. В. Веселкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: denis\_v@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.01.2010 г.

Описан способ сопоставления силы влияния несимбиотических (формируемых собственно растением) и симбиотических (формируемых растением совместно с эктомикоризными грибами) параметров подземных органов растений на развитие их надземных органов. У 4–12-месячных всходов сосны обыкновенной в 26 местообитаниях с особенностями строения корней и эктомикориз сопряжено от 24 до 88% (в среднем – 54%) общей изменчивости массы надземных органов. С несимбиотическими параметрами строения подземных органов сопряжено от 5 до 73% (в среднем – 36%), с симбиотическими – от 3 до 45% (в среднем – 18%) общей изменчивости массы надземных органов.

*Ключевые слова:* эктомикоризный симбиоз, значение симбиоза, множественная регрессия, сосна обыкновенная.

Свидетельства положительного значения микотрофного способа почвенного питания для деревьев и их продуктивности получены преимущественно в лабораторных экспериментах (Шемаханова, 1962; Cudlín et al., 1983; Sudhakara, Natarajan, 1997; Wallander, 2000; Ahonen-Jonnarth, Finlay, 2001; Niemi et al., 2005; Chen et al., 2006; и др.) и в меньшей степени – в полевых опытах (Marx, Bryan, 1975; Valdes, 1986; Khasa et al., 2001; и др.). Иногда образование эктомикориз сопровождается снижением массы растительного симбионта (Colpaert et al., 1992; Roldán, Albaladejo, 1994; Wallander et al., 1997; Heijden, Kuiper, 2001; Rincon et al., 2001), но в большинстве случаев масса инокулированных эктомикоризными грибами семян на 10–50% больше массы безмикоризных растений. Оценки значения эктомикоризных грибов для создания продукции отдельных растений в естественных условиях отсутствуют в связи с неразработанностью способов их получения. В настоящей работе описан способ количественного сопоставления вкладов несимбиотических и симбиотических параметров строения подземных органов всходов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в изменчивость развития их надземных органов, что позволяет приблизиться к решению задачи оценки функционального значения микотрофии растений *in situ*.

В экспериментах с искусственной микоризацией влияние эктомикоризных грибов на состояние растений оценивается при сопоставлении

значений параметров состояния безмикоризных и микоризных растений. В сложных многофакторных экспериментах (например: Heijden, Kuiper, 2001) принцип сравнения микоризного “опыта” с безмикоризным “контролем” неукоснительно соблюдается, и для оценки эффекта инокуляции достаточен статистический аппарат дискретных сравнений. В естественных условиях, при отсутствии безмикоризного “контроля”, данный способ оценки значения вступления в эктомикоризный симбиоз неприемлем. В рамках описываемого далее подхода двусторонняя функциональная взаимосвязь между надземными и подземными органами растений редуцируется до анализа одностороннего влияния, при котором состояние надземной части рассматривается как функция состояния подземных органов. С учетом континуальной изменчивости параметров состояния растений характер и сила влияния одних параметров на другие оцениваются с использованием множественного регрессионного анализа. Близкие подходы ранее использовались для оценки значения эктомикориз (расчет корреляционной связи: Brunner, 1987; Last et al., 1989; Verman, Bledsoe, 1998; отдельный учет морфологических характеристик растений с разным уровнем развития эктомикориз: Шубин, 1965; Лобанов, 1971; Семенова, 1985).

Таблица 1. Характеристика анализируемых выборок всходов *Pinus sylvestris*

| №<br>выборки | Географическое<br>положение |        | Местообитание* | Возраст<br>всходов,<br>мес. | Объем<br>выборки,<br>экз. | Признаки строения всходов<br>( $m \pm SE$ ) |                                   |                              |
|--------------|-----------------------------|--------|----------------|-----------------------------|---------------------------|---|-----------------------------------|------------------------------|
|              | с.ш.                        | в.д.   |                |                             |                           | Масса<br>надземной<br>части, мг             | Длина<br>проводящих<br>корней, мм | Интенсивность микоризации, % |
| 1            | 55°36'                      | 65°02' | Лес 1          | 12                          | 30                        | 18 ± 1                                      | 97 ± 7                            | 84 ± 4                       |
| 2            | 55°36'                      | 65°02' | »              | 12                          | 37                        | 35 ± 4                                      | 181 ± 15                          | 86 ± 1                       |
| 3            | 55°36'                      | 65°02' | »              | 12                          | 65                        | 32 ± 2                                      | 195 ± 14                          | 86 ± 2                       |
| 4            | 55°36'                      | 65°02' | Лес 2          | 12                          | 33                        | 26 ± 3                                      | 171 ± 14                          | 53 ± 6                       |
| 5            | 55°36'                      | 65°02' | »              | 12                          | 32                        | 22 ± 3                                      | 153 ± 13                          | 43 ± 5                       |
| 6            | 55°36'                      | 65°02' | Гарь 1         | 12                          | 45                        | 30 ± 3                                      | 219 ± 15                          | 63 ± 4                       |
| 7            | 55°36'                      | 65°02' | »              | 12                          | 44                        | 38 ± 4                                      | 253 ± 15                          | 55 ± 4                       |
| 8            | 55°36'                      | 65°02' | »              | 12                          | 46                        | 40 ± 4                                      | 226 ± 14                          | 59 ± 4                       |
| 9            | 55°36'                      | 65°02' | Гарь 2         | 12                          | 30                        | 32 ± 3                                      | 226 ± 19                          | 63 ± 4                       |
| 10           | 55°36'                      | 65°02' | »              | 12                          | 30                        | 43 ± 5                                      | 248 ± 22                          | 61 ± 4                       |
| 11           | 56°57'                      | 60°21' | Лес 3          | 5                           | 60                        | 11 ± 0                                      | 109 ± 5                           | 76 ± 2                       |
| 12           | 56°57'                      | 60°21' | »              | 5                           | 31                        | 12 ± 1                                      | 152 ± 10                          | 78 ± 4                       |
| 13           | 56°55'                      | 60°34' | Карьер         | 5                           | 30                        | 29 ± 2                                      | 516 ± 31                          | 34 ± 4                       |
| 14           | 56°55'                      | 60°34' | »              | 5                           | 32                        | 20 ± 1                                      | 400 ± 19                          | 33 ± 4                       |
| 15           | 56°55'                      | 60°34' | »              | 5                           | 30                        | 22 ± 2                                      | 510 ± 40                          | 21 ± 3                       |
| 16           | 57°01'                      | 60°18' | Торфяник       | 5                           | 30                        | 49 ± 2                                      | 423 ± 21                          | 6 ± 1                        |
| 17           | 57°01'                      | 60°18' | »              | 5                           | 30                        | 52 ± 2                                      | 590 ± 28                          | 6 ± 1                        |
| 18           | 57°01'                      | 60°18' | »              | 5                           | 31                        | 46 ± 3                                      | 612 ± 38                          | 6 ± 2                        |
| 19           | 56°57'                      | 60°46' | Питомник 1     | 6                           | 39                        | 50 ± 5                                      | 440 ± 30                          | 11 ± 1                       |
| 20           | 56°41'                      | 60°32' | Питомник 2     | 6                           | 32                        | 124 ± 11                                    | 752 ± 49                          | 6 ± 1                        |
| 21           | 56°25'                      | 60°34' | Питомник 3     | 4                           | 65                        | 129 ± 11                                    | 525 ± 24                          | 9 ± 1                        |
| 22           | 56°25'                      | 60°18' | Питомник 4     | 6                           | 30                        | 39 ± 3                                      | 336 ± 23                          | 32 ± 2                       |
| 23           | 56°46'                      | 59°58' | Питомник 5     | 6                           | 50                        | 43 ± 4                                      | 244 ± 13                          | 28 ± 2                       |
| 24           | 55°36'                      | 65°02' | Питомник 6     | 6                           | 40                        | 92 ± 9                                      | 501 ± 34                          | 12 ± 2                       |
| 25           | 56°29'                      | 60°47' | Питомник 7     | 6                           | 40                        | 35 ± 2                                      | 333 ± 16                          | 43 ± 1                       |
| 26           | 56°57'                      | 59°55' | Питомник 8     | 6                           | 40                        | 45 ± 4                                      | 477 ± 21                          | 28 ± 2                       |

\* Лес 1 – сосняк бруснично-мелкотравно-зеленомошный негорелый; лес 2 – то же, пройденный низовым пожаром (гарь-редина); гарь 1 – то же, пройденный тотальным пожаром (гарь-сухостой); гарь 2 – то же, пройденный тотальным пожаром, древостой вырублен (гарь-вырубка); лес 3 – сосняк наскальный мертвопокровный; карьер – склоны глиняного карьера; торфяник – осушенный низинный торфяник; питомники 1–8: лесные питомники лесхозов Свердловской (1 – Березовского, 2 – Свердловского, 3 – Сысертского межрайонного, 4 – Полевского, 5 – Ревдинского, 7 – Сысертского, 8 – Билимбаевского) и Курганской (6 – Просветский) областей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описываемый подход верифицирован на материале 26 выборок 4–12-месячных всходов сосны обыкновенной, произраставших в сосновых лесах, на лесных гарях, в естественных открытых местообитаниях и в лесных питомниках (табл. 1). Растения выкапывали, стараясь не повредить подземные органы; на этапе камерального анализа особи с поврежденными корневыми системами выбраковывались.

Особенности строения всходов определяли после фиксации в 4%-ном растворе формалина. У каждой особи определяли массу (мг) надземной части (выше корневой шейки; сушка 24 ч, 105°C). Измеряли или рассчитывали параметры строения подземных органов: 1, 2) длину главного и боковых недетерминированных корней I порядка, которые обозначали термином “проводящие корни” (мм); 3) сумму длин проводящих корней (мм); 4–6) количество безмикоризных поглощающих корней, микориз и микоризных окончаний

**Таблица 2.** Усредненные характеристики уравнений, описывающих зависимость массы побега всходов *Pinus sylvestris* от оценок трех ГФ, характеризующих развитие эктомикориз ( $\beta_1$ ), проводящих корней ( $\beta_2$ ) и безмикоризных поглощающих корней ( $\beta_3$ )

| № группы | Критерии формирования группы                        | Количество местообитаний | Регрессионные коэффициенты |           |           | Доли объясняемой дисперсии |           |        |
|----------|---|--------------------------|----------------------------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|--------|
|          |   |                          | $\beta_1$                  | $\beta_2$ | $\beta_3$ | $SS_s$                     | $SS_{ns}$ | $SS_u$ |
| 0        | Все случаи  | 26                       | +0.36                      | +0.54     | +0.09     | 0.18                       | 0.36      | 0.54   |
| 1        | Значимы $\beta_1$ и $\beta_2$ ; в том числе случаи: | 17                       | +0.48                      | +0.53     | +0.06     | 0.24                       | 0.34      | 0.58   |
| 1a       | $\beta_1 > \beta_2$                                 | 7                        | +0.57                      | +0.34     | +0.01     | 0.36                       | 0.20      | 0.56   |
| 1б       | $\beta_1 < \beta_2$                                 | 10                       | +0.42                      | +0.65     | +0.09     | 0.15                       | 0.44      | 0.59   |
| 2        | Значимы $\beta_2$ и $\beta_3$                       | 3                        | +0.07                      | +0.52     | +0.43     | 0.04                       | 0.54      | 0.58   |
| 3        | Значимы только $\beta_2$                            | 6                        | +0.16                      | +0.56     | -0.01     | 0.07                       | 0.35      | 0.42   |

(экз.); 7) интенсивность микоризации корневой системы – отношение количества микориз к количеству поглощающих корней (%); 8–10) плотность безмикоризных корней, микориз и микоризных окончаний – количество соответствующих структур на 100 мм длины проводящих корней (Селиванов, 1981). Термином “безмикоризный поглощающий корень” обозначали не заселенный эктомикоризным грибом боковой детерминированный корень последнего порядка, термином “микориза” – орган, возникший из бокового детерминированного корня в результате заселения эктомикоризным грибом, термином “микоризное окончание” – отдельные ответвления сложных микориз. Безмикоризные и микоризованные корни (эктомикоризы) различали под бинокулярной лупой ( $\times 10$ – $20$ ), принимая во внимание характер ветвления и формы поглощающих органов, наличие поверхностных гифальных образований. Разделение параметров на “несимбиотические” и “симбиотические” осуществлено на основании того, участвуют ли в их формировании эктомикоризные грибы: несимбиотические (“ns”) – параметры № 1–4, 8; симбиотические (“s”) – № 5–7, 9, 10.

Одним из требований к массиву предикторов множественной регрессии является их независимость друг от друга. Этому условию используемый набор параметров подземных органов не удовлетворяет, поскольку многие параметры сильно коррелируют друг с другом. Кроме того, количество потенциальных предикторов (10 параметров) избыточно для построения регрессии на основании 30–60 наблюдений. Для сокращения количества предикторов использовали факторный анализ (Веселкин, 2008), в ходе которого было установлено, что все параметры устойчиво группируются в три легко интерпретируемые группы главных факторов (ГФ): ГФ $_s$  – симбиотические параметры, описывающие развитие эктомикориз; ГФ $_{ns}$  – параметры, описывающие развитие проводящих корней; ГФ $_{ns}$  – количе-

ство безмикоризных поглощающих корней. Ключевыми параметрами подземных органов, слабо коррелирующими между собой и преимущественно связанными только с одним ГФ, являются: плотность микоризных окончаний (связан с ГФ $_s$ ), длина всех проводящих корней (связан с ГФ $_{ns}$ ), плотность безмикоризных корней (связан с ГФ $_{ns}$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

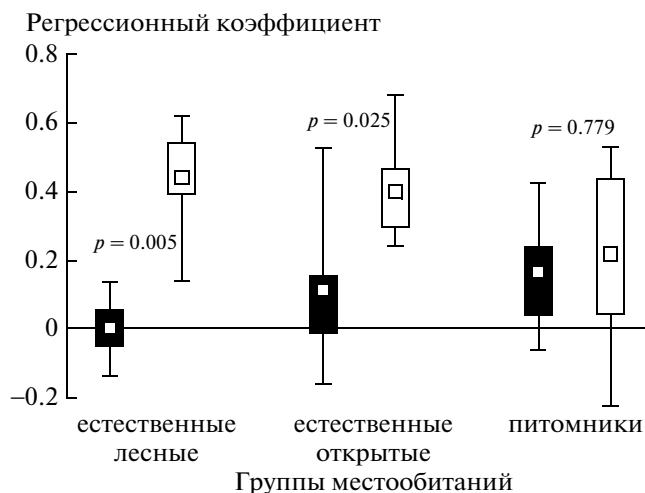
Уравнение зависимости массы надземных органов всходов от развития их подземных органов имеет следующий вид:

$$m' = \beta_1 x'_1 + \beta_2 x'_2 + \beta_3 x'_3,$$

где  $m'$  – стандартизированное значение массы надземных органов;  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  – стандартизированные частные регрессионные коэффициенты;  $x'_1$ ,  $x'_2$ ,  $x'_3$  – стандартизированные оценки ГФ, описывающие развитие эктомикориз ( $x_1$ ), проводящих корней ( $x_2$ ), безмикоризных поглощающих корней ( $x_3$ ).

Во всех местообитаниях на развитие надземной части всходов положительно влияет развитие проводящих корней (табл. 2). Значимое влияние симбиотических параметров на массу побега установлено в 17 местообитаниях (65%), а в 7 местообитаниях масса побега сильнее зависит от развития эктомикориз, чем от развития проводящих корней. Значимое влияние переменной, описывающей развитие безмикоризных поглощающих корней, установлено в 3 местообитаниях (12%). Не зарегистрировано случаев одновременного значимого влияния на массу побега переменных, описывающих развитие симбиотических и несимбиотических поглощающих органов.

В 26 выборках средние значения бета-коэффициентов составляют 0.36 ( $\beta_1$ ), 0.54 ( $\beta_2$ ) и 0.09 ( $\beta_3$ ), а медианы распределений 0.42, 0.52 и 0.06 соответственно. Таким образом, в среднем в 26 исследованных местообитаниях рост побега всхо-

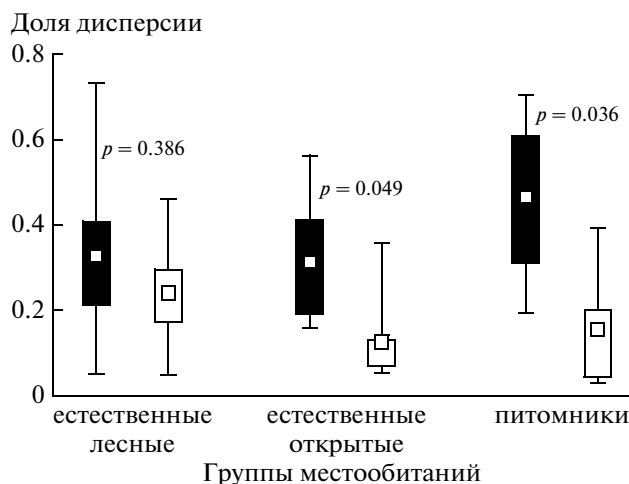


**Рис. 1.** Значения регрессионных коэффициентов, характеризующих влияние на массу побега всходов *Pinus sylvestris* развития безмикоризных поглощающих корней ( $\beta_{\beta_3}$ , залитые фигуры) и эктомикориз ( $\beta_{\beta_1}$ , незалитые фигуры) в разных местообитаниях.

Здесь и на рис. 2: квадраты — среднее значение, прямоугольники — интерквартильный размах, линии — минимум и максимум. Указана значимость различий значений  $\beta_{\beta_1}$  и  $\beta_{\beta_3}$  в каждой группе местообитаний по парному критерию Уилкоксона.

дов в наибольшей мере связан с развитием проводящих корней, влияние которых характеризует значение  $\beta_{\beta_2}$ . Однако тотальное усреднение значений регрессионных коэффициентов мало информативно в связи с их высокой вариабельностью. Могут быть выделены три типа (группы) сочетаний статистически значимых регрессионных коэффициентов (см. табл. 2), анализ которых свидетельствует о том, что влияние на массу побега переменных, характеризующих развитие эктомикориз или безмикоризных корней, в ряде случаев сравнимо с влиянием переменной, характеризующей развитие проводящих корней.

Функции, преимущественно выполняемые недетерминированными (проводящие, скелетные) и детерминированными (безмикоризные поглощающие, эктомикоризы) корнями, различны. Развитие первых направлено на захват и освоение пространства, вторых — на возможно полную эксплуатацию ресурсов в ближайшем объеме почвы. Учитывая это, мы сравнили силу влияния на рост надземной части всходов несимбиотических и симбиотических поглощающих органов, отделив их влияние от влияния проводящих корней (рис. 1). В естественных лесных и открытых местообитаниях для всходов выгодно наращивание количества эктомикориз, а эффекты от изменения количества и(или) плотности безмикоризных корней фактически не регистрируются. В лесных питомниках средние эффекты от возрастания оснащенности корневых систем сим-



**Рис. 2.** Компоненты дисперсии массы побега, связанные с несимбиотическими ( $SS_{ns}$ , залитые фигуры) и симбиотическими ( $SS_s$ , незалитые фигуры) параметрами подземных органов всходов *Pinus sylvestris* в разных местообитаниях. Указана значимость различий значений  $SS_{ns}$  и  $SS_s$  в каждой группе местообитаний по парному критерию Уилкоксона.

биотическими и несимбиотическими поглощающими органами сопоставимы.

Вклады несимбиотических и симбиотических параметров в изменчивость массы побега всходов характеризовали долями дисперсий массы надземных органов, обусловленных несимбиотическими ( $SS_{ns}$ ) и симбиотическими ( $SS_s$ ) параметрами подземных органов:

$$SS_u = SS_{ns} + SS_s,$$

где  $SS_u$  — компонента полной дисперсии массы надземных органов всходов, обусловленная особенностями строения подземных органов.

С особенностями строения подземных органов в разных местообитаниях сопряжено от 24 до 88% общей изменчивости массы побегов всходов, интерквартильный размах значений  $SS_u$  составляет 45–70%, медиана — 53%. С несимбиотическими параметрами связано от 5 до 73% изменчивости массы побега, квартили — 20–51%, медиана — 33%. Симбиотические параметры обуславливают от 3 до 45% общей изменчивости, квартили — 7–27%, медиана — 15%. Наименьший разрыв оценок значения симбиотических и несимбиотических параметров наблюдается в лесных местообитаниях (рис. 2), в которых корни всходов взаимодействуют с устойчиво функционирующими, контролирующими все почвенные локусы группировками эктомикоризных грибов. При поселении сосны на безлесных участках (открытые естественные местообитания и лесные питомники), в почве которых отсутствуют сложившиеся комплексы эктомикоризных грибов, отчетливо просматривается доминирующий вклад в общую из-

менчивость успешности роста побега несимбиотических параметров подземных органов.

Изменения подземных органов, сопровождающиеся улучшением развития надземных органов, считаются модификационными адаптациями. Эти адаптивные реакции могут осуществляться разными способами: во-первых, растениями самостоятельно — путем наращивания длины проводящих корней и(или) количества безмикоризных поглощающих корней; во-вторых, растениями в симбиозе с этомикоризными грибами — путем трансформации безмикоризных корней в эктомикоризы и дальнейшего ветвления эктомикориз. Из 26 проанализированных местообитаний в 9 практически в чистом виде реализуется первый — автономный — способ, но в большей части местообитаний масса побега всходов зависит и от протяженности главного и боковых недетерминированных корней, и от успешности образования эктомикориз. Необходимо отметить наличие соответствия, хотя и не абсолютного, между значением симбиотических и несимбиотических поглощающих органов для развития особи и их относительным обилием. В питомниках в микоризы трансформирована 1/5 часть поглощающих корней (от 6 до 43%, в среднем 20%), в открытых естественных местообитаниях — 1/3 (6–63%, в среднем 30–40%), а в лесах — большая часть (43–86%, в среднем — 70%). Таким образом, с одной стороны, при изменении соотношения безмикоризных корней и эктомикориз однонаправленно изменяется сила их влияния на побег, но с другой — даже при низких уровнях микоризации корневых систем влияние эктомикориз на рост побега, как правило, больше, чем влияние безмикоризных корней. По нашему мнению, эта закономерность служит доказательством выгоды симбиотической стратегии почвенного питания для всходов сосны в большей части проанализированных местообитаний.

## ВЫВОДЫ

1. Описанный способ дифференциальной оценки влияния разных составляющих структурной организации корневых систем на развитие надземных органов растений работоспособен. Этот способ позволяет численно сопоставить симбиотический и несимбиотический вклады в развитие эктомикоризных растений в отсутствие чистого безмикоризного “контроля”, т.е. в условиях реальных биогеоценозов.

2. В разных условиях (местообитаниях) набор и ранговый порядок существенных для развития растений параметров строения подземных органов широко варьируют. В соответствии с данными, полученными нами к настоящему времени, значение микотрофного способа почвенного питания для всходов *P. sylvestris* возрастает при переходе от не-

полноценных пионерных или искусственно поддерживаемых сообществ (биогеоценозов) к естественным, сформированным, относительно полноценным сообществам (биогеоценозам).

Выражаю благодарность сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН к.б.н. И.А. Кшняеву за консультации по вопросам проведения статистического анализа, д.б.н. В.А. Мухину и д.б.н. Е.Л. Воробейчику — за критическое обсуждение рукописи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 07-04-96121) и программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веселкин Д.В.* Физиологическая и экологическая сопряженность между морфологическими признаками и уровнем микоризации корневых систем всходов сосны обыкновенной // *Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология.* Петрозаводск, 2008. С. 168–171.
- Лобанов Н.В.* Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 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.
- Шемаханова Н.М.* Микотрофия древесных пород. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 374 с.
- Шубин В.И.* Влияние удобрений на микоризность однолетних семян сосны в питомниках на песчаных почвах // *Плодородие почв Карелии.* М.; Л.: Наука, 1965. С. 171–182.
- Ahonen-Jonnarh U., Finlay R.D.* Effects of elevated nickel and cadmium concentrations on growth and nutrient uptake of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings // *Plant and Soil.* 2001. V. 236. № 2. P. 129–138.
- Berman J.T., Bledsoe C.S.* Soil transfers from valley oak (*Quercus lobata* Nee) stands increase ectomycorrhizal diversity and alter root and shoot growth on valley oak seedlings // *Mycorrhiza.* 1998. V. 7. № 5. P. 223–235.
- Brunner I.* Pilzökologische Untersuchungen in Wiesen und Brachland in der Nordschweiz (Schaffhauser Jura) // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zürich: Stiftung Rübel,* 1987. H. 92. 241 s.
- Chen Y.L., Kang L.H., Malajczuk N., Dell B.* Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China: effect of *Scleroderma* on colonization and growth of exotic *Eucalyptus globulus*, *E. urophylla*, *Pinus elliotii* and *P. radiata* // *Mycorrhiza.* 2006. V. 16. № 4. P. 251–259.
- Colpaert J.V., Assche van J.A., Luijckens K.* The growth of the extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi and the growth response of *Pinus sylvestris* L. // *New Phytol.* 1992. V. 120. № 1. P. 127–135.

- Cudlín P., Mejstřík V., Skoupy J.* Effect of pesticides on ectomycorrhizae of *Pinus sylvestris* seedlings // *Plant and Soil*. 1983. V. 71. № 1–3. P. 353–361.
- Heijden van der E.W., Kuyper T.W.* Does origin of mycorrhizal fungus or mycorrhizal plant influence effectiveness of the mycorrhizal symbiosis? // *Plant and Soil*. 2001. V. 230. № 2. P. 161–174.
- Khasa P.D., Sidger L., Chakravarty P., Dancik B.P., Erickson L., Mc Curdy D.* Effect of fertilization on growth and ectomycorrhizal development of container-grown and bare-root nursery conifer seedlings // *New Forests*. 2001. V. 22. № 3. P. 179–197.
- Last F.T., Wilson J., Mason P.A.* Numbers of mycorrhizas and the growth of *Picea sitchensis* – what is the relationship? // *Ecological and applied aspects of ecto- and endomycorrhizal associations*. Praha: Academia, 1989. Pt. 1. P. 293–298.
- Marx D.H., Bryan W.C.* Growth and ectomycorrhizal development of loblolly pine seedlings in fumigated soil infected with fungal symbiont *Pisolithus tinctorius* // *For. Sc.* 1975. V. 21. № 3. P. 245–254.
- Rincon A., Alvarez I.F., Pera J.* Inoculation of containerized *Pinus pinea* L. seedlings with seven ectomycorrhizal fungi // *Mycorrhiza*. 2001. V. 11. № 6. P. 265–271.
- Niemi K., Kevers C., Haggman H.* Lignosulfonate promotes the interaction between Scots pine and an ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* in vitro // *Plant and Soil*. 2005. V. 271. № 1–2. P. 243–249.
- Roldán A., Albaladejo J.* Effect of mycorrhizal inoculation and soil restoration on the growth of *Pinus halepensis* seedlings in a semiarid soil // *Biol. Fertil. Soils*. 1994. V. 18. № 2. P. 143–149.
- Sudhakara R.M., Natarajan K.* Coinoculation efficacy of ectomycorrhizal fungi on *Pinus patula* seedlings in a nursery // *Mycorrhiza*. 1997. V. 7. № 3. P. 133–138.
- Valdes M.* Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site // *Can. J. Bot.* 1986. V. 64. № 4. P. 885–888.
- Wallander H.* Uptake of P from apatite by *Pinus sylvestris* seedlings colonised by different ectomycorrhizal fungi // *Plant and Soil*. 2000. V. 218. № 1–2. P. 249–256.
- Wallander H., Wickman T., Jacks G.* Apatite as a P source in mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings // *Plant and Soil*. 1997. V. 196. № 1. P. 123–131.