



УДК 630*232.325.9

Зарубежный опыт искусственной микоризации сеянцев лесных древесных пород с закрытой корневой системой

© Д. С. Бурцев

Foreign experience of forest tree container seedlings artificial mycorrhization

D. S. Burtsev (Saint-Petersburg Forestry Research Institute)

The analysis and synthesis of foreign experience in using artificial mycorrhization container tree seedlings has been done. Various methods of artificial mycorrhization container tree seedlings grown on artificial substrates have been considered.

Key words: container seedlings, artificial mycorrhization

Зарубежный опыт искусственной микоризации сеянцев лесных древесных пород с закрытой корневой системой

Д. С. Бурцев

Проведены анализ и обобщение зарубежного опыта использования искусственной микоризации при выращивании сеянцев с закрытой корневой системой. Рассмотрены различные способы искусственной микоризации контейнеризированных сеянцев при их выращивании на питательных субстратах.

Ключевые слова: сеянцы с закрытой корневой системой, искусственная микоризация

Бурцев Даниил Сергеевич, начальник науч.-исслед. отд. воспроизводства лесов, канд. с.-х. наук

ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»
194021, Санкт-Петербург, Институтский проспект, 21
Тел. 8 (812) 294-22-46
E-mail: reforest@spb-niilh.ru

Важными задачами современного лесного хозяйства России является повышение уровня лесного семеноводства, гарантированное получение семян и выращивание посадочного материала из семян с улучшенными наследственными свойствами. Для этой цели Федеральное агентство лесного хозяйства проводит активную работу по созданию системы лесных селекционно-семеноводческих центров. На таких предприятиях выращивается посадочный материал с закрытой корневой системой.

На практике качество посадочного материала в большинстве случаев определяется биометрическими параметрами надземной части, такими как высота стволика и его диаметр у корневой шейки. Меньше всего уделяется внимание качеству корней, хотя хорошо известно, что они имеют первостепенное значение в обеспечении растения питательными веществами и водой. Для всесторонней оценки качества сеянцев, в частности, их способности приживаться и нормально расти после пересадки на лесокультурную площадь необходимо более пристальное внимание к их корневым системам [25].

Для повышения качества посадочного материала и разработки критериев их оценки необходимо хорошо знать особенности развития корневой системы у растений в естественных условиях, где они функционируют при посредничестве почвенного комплекса под воздействием ряда неконтролируемых экологических и биотических факторов. Почвенные условия на лесокультурной площади значительно отличаются от хорошо удобренного и увлажненного субстрата в питомниках.

В естественных почвах лесные деревья образуют симбиотические, взаимовыгодные связи между своими корнями и специфическими грибами. Подземный орган гриба, называемый микоризой, дает ряд преимуществ для сеянцев и взрослых деревьев по обеспечению их водой и питательными веществами; приживаемость и рост сеянцев также во многом зависят от микоризы. Например, в одном из опытов [70] было показано, что при посадке в землю, свободную от грибов, немикоризированные сеянцы растут и приживаются хуже, чем имеющие микоризу. Таким образом, наличие и обилие микоризы

должно быть основным критерием для оценки корневых систем посадочного материала.

Микориза способствует улучшению питания и роста растения, его выживаемости, она усиливает поглощение воды и минеральных элементов, особенно фосфора и азота [4]. Гифы микоризного гриба могут распространяться в объеме почвы в сотни и тысячи раз больше, чем располагаются корни. Благодаря этому увеличивается валовое количество минеральных элементов, поступающих в растение через корневую систему. Эктомикориза также уменьшает интенсивность дыхания корней, что способствует продлению срока их жизни. Микориза может усиливать скорость регенерации корней, а также повышать устойчивость к засолению и засухе, что немаловажно для успешной посадки, роста и устойчивости лесных культур.

Микориза, кроме того, может защищать растение от патогенов. Во-первых, эктомикориза является механическим барьером для различных возбудителей болезней. Во-вторых, многие грибы, вступающие в симбиоз с растениями, могут продуцировать антибиотики, действующие на некоторых возбудителей заболеваний корней. Например, *Leucopaxillus cerealis* вырабатывает антибиотик против фитотрофы *Cinnamomi* [36-38]. По исследованиям американских ученых [63-65], энтомикоризный гриб *Laccaria laccata* подавляет развитие *Fusarium oxysporum* на контейнеризированных сеянцах пихты. Однако область применения эктомикоризы в качестве биологического способа борьбы с патогенами наименее изучена и требует серьезных исследований. В-третьих, микориза оказывает косвенное влияние на устойчивость к патогенам [61]: здоровые растения, получающие сбалансированное питание, лучше сопротивляются болезням. Таким образом, чем быстрее появится микориза на молодом растении, тем больше шансов обеспечить определенную степень защиты его от патогенов.

В питомнике немикоризированные сеянцы обычно хорошо растут на искусственном субстрате, при достаточном поступлении воды и элементов минерального питания. Однако после высадки на лесокультурную площадь они не будут полностью обеспечены питательными

веществами, пока не образуют микоризы. Но не все микоризы одинаково эффективны. Отставание в росте и гибель растений могут наблюдаться не только у немикоризированных сеянцев, но и у сеянцев с микоризой, не соответствующей условиям произрастания. В этом случае период адаптации растения может быть дольше, чем для безмикоризных сеянцев. Это обусловлено необходимостью замены одной микоризы на другую.

Древесные породы семейства сосновых и буковых, включая основные виды сосен, елей и дубов, должны быть микоризированы для приживаемости и роста в естественных условиях. Это убедительно доказано при изучении опыта лесоразведения на безлесных лугах СССР и США [45].

Основные лесообразующие породы, сеянцы которых выращивают на территории европейской части России (сосна обыкновенная, ель европейская, дуб черешчатый) в естественных условиях образуют симбиоз с энтормикоризными грибами [25]. Поэтому в дальнейшем мы будем преимущественно рассматривать работы, посвященные исследованию эктомикоризных грибов.

В большинстве питомников в процессе выращивания сеянцев с закрытой корневой системой используются искусственные питательные субстраты, в которых отсутствуют эктомикоризные грибы. В дальнейшем заражение их грибами может происходить естественным или искусственным путем. Многие эктомикоризные грибы образуют споры, которые распространяются ветром, что делает возможным их попадание на стерильный питательный субстрат и образование эктомикоризы у сеянцев. В лесных питомниках по выращиванию посадочного материала с закрытой корневой системой довольно распространены грибы рода *Thelephora*, плодовые тела которых обычно похожи на кожистые прямостоячие коричневые листы, образующиеся у основания стволиков сеянцев или вокруг отверстий в боковых стенках и днище ячеек.

При выращивании контейнеризированного посадочного материала микориза образуется не во всех ячейках. Зараженные ею сеянцы располагаются в пределах питомника случайным обра-

зом. Эта неравномерность обусловлена отсутствием возможности вегетативного размножения эктомикоризных грибов из контейнера в контейнер. Таким образом, для микоризации всех выращиваемых в питомнике растений необходимо, чтобы споры попали в каждый контейнер.

Однако чем дальше находится питомник от леса, где произрастают деревья, зараженные эктомикоризными грибами, тем меньше шансов естественного переноса спор. Наиболее надежный способ микоризации посадочного материала с закрытой корневой системой – искусственная инокуляция микоризными грибами или искусственная микоризация. Инокуляция эктомикоризными грибами оказывала благоприятное влияние на рост и приживаемость сеянцев в самых разнообразных условиях: при рекультивации нарушенных земель, лесовосстановлении сплошных вырубок, гарей и посадки интродуцентов [32].

Искусственная микоризация является одним из действенных приемов повышения эффективности выращивания посадочного материала с закрытой корневой системой. Успешность этого способа зависит от способности растения-хозяина и гриба вступать друг с другом в симбиоз. Несмотря на то, что один вид гриба может вступать в симбиоз не с одним, а со многими видами лесных древесных пород, универсального инокулянта для всех питомников быть не может. Технология искусственной микоризации должна разрабатываться специально для каждого питомника.

Наиболее плодотворными в аспекте изучения научных основ искусственной микоризации следует считать 70-80-е годы XX века, когда этой проблеме уделялось серьезное внимание в Северной Америке. Большой интерес исследователей к вопросу искусственной микоризации был связан с интенсивным развитием выращивания лесного посадочного материала с закрытой корневой системой.

подавляющее большинство работ того времени имело экспериментальный характер с поисковой направленностью. Исследователи наблюдали за различными сочетаниями «растение-хозяин» и эффективностью методов искусственной микоризации. Господствовал

прагматический подход в организации научных работ. В связи с этим встречалось большое количество противоречивых фактов.

Многочисленные исследования показали эффективность искусственной микоризации грибом *Pisolithus tinctorius* для повышения устойчивости и прироста лесных культур [2, 3, 10, 12, 22, 35, 50, 52, 55, 57-59, 72], в других опытах не было выявлено воздействия этого гриба на растения [1, 16, 54, 60]. Доказано положительное влияние на рост лесных культур целого ряда грибов, включая *Cenococcum geophilum* [24, 55], *Laccaria laccata* [69], *Suillus bovinus* [13], *Suillus luteus* [13], *Rhizopogon luteolus* [13], *Rhizopogon roseolus* [55], *Rhizopogon vinicolor* [7] и *Thelephora terrestris* [55, 69]. Некоторые виды грибов не сохраняются на корнях сеянцев после высадки на лесокультурную площадь. Например, в определенных условиях местопроизрастания эктомикоризный гриб *Pisolithus tinctorius* активно вытесняется другими видами [10, 12, 19, 41, 60].

Существуют три основных источника микоризации сеянцев с закрытой корневой системой — это почва, споры и мицелий. Каждый имеет свои преимущества и недостатки [25].

Микоризация почвой. Источником служит почва, взятая в насаждениях соответствующих древесных пород. Этот способ очень широко используется в питомниках открытого грунта, микоризная почва вносится на гряды перед посевом и образует верхний слой глубиной около 10 см. При выращивании сеянцев с закрытой корневой системой для их микоризации можно использовать лесную почву в качестве мульчирующего материала. Этот способ требует ежегодно потребления большого объема почвы. Недостатком также является то, что с почвой могут быть занесены не только полезные грибы, но и патогены, а также семена и корневища сорняков. Кроме того, этот метод недостаточно эффективен из-за неоднородности микоризирующего материала.

Микоризация спорами. Споры и мацерированные плодовые тела грибов *Ascomycotina* и *Basidiomycotina* обеспечивают хорошую микоризацию, так как их плодовые тела состоят в основном из спороносной ткани и производят

очень много спор. Для того чтобы приготовить споры к инокуляции необходимо только что собранные плодовые тела промыть проточной водой с целью удаления частиц почвы и органического вещества. Затем плодовые тела нарезают на куски размером от 1 до 3 см³ и перемешивают с водопроводной водой на центрифуге в течение 2–3 мин. По виду и консистенции смесь должна стать похожей на густое шоколадное молоко. Споры не всех грибов могут длительное время сохранять всхожесть, поэтому по возможности необходимо использовать их свежими [14, 23, 29, 62].

Споры вносят через 6–12 недель после посева семян в контейнеры — либо с помощью обычной лейки, либо через автоматическую поливную систему. Большинство видов грибов *Ascomycotina* и *Basidiomycotina* имеют споры диаметром менее 50 мкм, которые свободно проходят через все фильтры поливной системы. Инокуляцию необходимо провести дважды, с интервалом 2–3 недели.

Также споры могут быть нанесены на семена до посева их в контейнеры [31, 33, 66-68]. Техника внесения спор через поливную систему состоит из трех этапов общей длительностью 5 минут. Сначала проводится предварительное увлажнение субстрата в течение 1 минуты. Второй этап представляет собой непосредственно микоризацию суспензией спор в течение 2 минут. В заключение выполняют двухминутный полив, который способствует более равномерному распределению спор по объему контейнера.

Микоризация мицелием. Мицелий производится на основе чистой культуры [48], что в отличие от использования спор из плодовых тел, произрастающих в природе, исключает вероятность попадания в субстрат спор других, в том числе и патогенных, грибов. Чистую культуру получают путем выделения грибного материала (спор или экспланта вегетативной ткани) на специальном носителе в асептических условиях. Носитель, как правило, представляет собой субстрат на основе торфа и вермикулита, обогащенный питательным раствором. Для микоризации сеянцев такой субстрат смешивается с грунтом для заполнения контейнеров перед

посевом семян. Существуют и другие виды носителей для производства мицелия на жидкой или гелевой основе [5, 6, 9, 15, 28, 40].

Инокуляция мицелием — довольно дорогостоящий и трудоемкий метод искусственной микоризации. Мицелий на питательном субстрате имеет срок хранения до 6 месяцев [20]. Как и при использовании спор, эффективность этого метода зависит от вида гриба-симбионта. Например, *Rhizopogon vinicolor* прекрасно растет на искусственных средах, но при инокуляции мицелия недостаточно активно создает микоризу на корнях растения [47].

Эксперимент по искусственной микоризации грибом *Pisolithus tinctorius* 10 различных видов сосен, псевдотсуги, тсуги и дуба [34] показал эффективность инокуляции, как спорами, так и мицелием. Наилучшая приживаемость гриба была получена при промывании субстрата водой в целях удаления избытка питательных

веществ. Другие способы не помогли увеличить эффективность микоризации.

Грибы *Hebeloma crustuliniforme* и *Laccaria laccata* легко выделяются, выращиваются в чистой культуре и эффективно микоризируют сеянцы псевдотсуги с закрытой корневой системой даже в условиях нормального полива и высокого уровня минерального питания [21]. Однако положительного влияния микоризы этих грибов на рост сеянцев в питомнике или приживаемость в лесных культурах выявлено не было [23, 49]. Кроме того, *Laccaria laccata* и в меньшей степени *Hebeloma crustuliniforme* быстро сменяются после пересадки сеянцев на лесокультурную площадь коренными грибами, в основном *Rhizopogon* spp. [19, 23].

В таблице приведены различные комбинации гриб-хозяин (всего 118), которые были получены после успешной микоризации сеянцев с закрытой корневой системой.

Таблица

Комбинации гриб-хозяин и их влияние на биометрические параметры сеянцев с закрытой корневой системой [23]

Вид гриба	Порода	Биометрический параметр		
		Высота	Диаметр	Вес
1	2	3	4	5
<i>Amanita muscaria</i>	Ель ситхинская	0	0	0
<i>Astraeus hugineticus</i>	Сосна Банкса	0	nr	0, —
<i>Cenococcum geophilum</i>	Лиственница западная	0	0	0
	Ель сизая	0	0	0
	Ель ситхинская	+	nr	nr
	Сосна Банкса	+	0	0
	Сосна Банкса	0	nr	0
	Сосна скрученная	0	0	0
	Западная белая сосна	0	—	0
	Сосна желтая	0	0	—
	Тайваньская красная сосна	0	—	—
	Псевдотсуга Мензиса	+	0	0
	Псевдотсуга Мензиса	0	0	0
	Дуб черешчатый	+	+	+
	Дуб красный	0	0	+
<i>Endogone lactiflua</i>	Сосна лучистая	+	nr	nr

1	2	3	4	5
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	Ель сизая	0	0	0
	Ель ситхинская	0	—	—
	Ель ситхинская	—	nr	nr
	Сосна Банкса	0	—	—
	Западная белая сосна	0	0,-	0
	Сосна лучистая	+	nr	nr
	Тайваньская красная сосна	—	—	—
<i>H. cylindrosporum</i>	Ель черная	nr	nr	0
<i>Hydnangium carneum</i>	Эвкалипт камальдульский	nr	nr	0
<i>Laccaria bicolor</i>	Ель чёрная	nr	nr	0
<i>Laccaria laccata</i>	Эвкалипт камальдульский	nr	nr	0
	Лиственница западная	0	0	0
	Ель ситхинская	—	—	0, —
	Ель ситхинская	0,+	nr	—, +
	Сосна Банкса	0	0	0
	Сосна скрученная	0	-	-
	Западная белая сосна	0	0, —	0
	Сосна желтая	0	—	—
	Сосна желтая	0	0	0
	Сосна лучистая	+	nr	nr
	Тайваньская красная сосна	—	—	—
<i>Laccaria proxima</i>	Сосна Банкса	nr	nr	0
	Сосна Банкса	0	nr	0
<i>Laccaria paradoxus</i>	Сосна Банкса	0	nr	0
<i>Pisolithus tinctorius</i>	Ольха черная	+	+	+
	Береза вишневая	+	+	+
	Кедр атласский	0	0	0
	Эвкалипт камальдульский	nr	nr	0
	Ель обыкновенная	+	0	nr
	Ель Энгельмана	+	+	+
	Сосна Банкса	+	0,+	0,+
	Сосна Банкса	+	0,+	0,+
	Сосна Банкса	0	nr	0
	Сосна Банкса	0	0	—
	Карибская сосна	0, —	0,+	0, —
	Карибская сосна	0, —	nr	nr
	Сосна песчаная	0,+	nr	0,+
	Сосна скрученная	0,+	nr	0,+
Сосна скрученная	0	0	0	

1	2	3	4	5
<i>Pisolithus tinctorius</i>	Сосна короткохвойная	+,–	+	+,–
	Сосна короткохвойная	0	0	0,+
	Сосна Эллиота	0, –	0	0, –
	Сосна мягкая	0	0	0
	Сосна алеппская	0	0	+
	Западная белая сосна	0	–	0,+
	Сосна чёрная	0	–	nr
	Сосна оокарпа	0	0	0
	Сосна болотная	0	0, –	+,–
	Сосна приморская	0	0	0
	Сосна желтая	+	+	nr
	Сосна желтая	0	0	0
		Сосна веймутова	nr	nr
Сосна обыкновенная		0	0	0
Сосна ладанная		0	0	0
Тайваньская красная сосна		0, –	–	0, –
Сосна виргинская		0	0	0
Тополь		0,+	nr	0,+
Псевдотсуга Мензиса		0	0	0
Псевдотсуга Мензиса		+	+	+
Дуб белый		0,+	+	0,+
Дуб черешчатый		+	+	+
Дуб красный		0	0	+
Дуб черный		+	+	+
<i>Pisolithus tinctorius</i>		Дуб черный	0, –,+	0, –
	Дуб бур	0,+	0	0,+
<i>Pisolithus luteolus</i>	Карибская сосна	0	nr	nr
	Сосна скрученная	0	nr	0
	Сосна желтая	0	nr	0
	Сосна лучистая	0,+	nr	nr
<i>Pisolithus nigrescens</i>	Карибская сосна	0, –	nr	nr
<i>Pisolithus roseolus</i>	Сосна желтая	0	0	0
<i>Pisolithus. rubescenc</i>	Сосна лучистая	+	nr	nr
<i>Pisolithus vinicolor</i>	Псевдотсуга Мензиса	0, –	0, –	0, –
<i>Scleroderma bovista</i>	Карибская сосна	0	nr	nr
<i>Scleroderma verrucosum</i>	Эвкалипт камальдульский	nr	nr	0
<i>Scleroderma paradoxum</i>	Эвкалипт камальдульский	nr	nr	0
<i>Scleroderma texence</i>	Карибская сосна	0, –	nr	nr

1	2	3	4	5
<i>Sphaerosporella brunnea</i>	Сосна Банкса	nr	nr	0, –
	Сосна Банкса	0	nr	–
<i>Suillus granulatus</i>	Сосна скрученная	0	nr	0
	Сосна желтая	0	nr	0
	Сосна желтая	0	0	0
	Сосна обыкновенная	0	0	0
	Дуб белый	0	+	0
	Дуб черешчатый	+	+	0
	Дуб черный	+	+	+
<i>Suillus luteus</i>	Дуб белый	0	+	0
	Дуб черешчатый	+	+	+
	Дуб черный	+	+	+
<i>Suillus tomentosus</i>	Сосна Банкса	+	0	0
<i>Thelephora terrestris</i>	Ель ситхинская	0	nr	0
	Ель ситхинская	0,+	nr	–,+
	Сосна Банкса	0	–	–
	Сосна Банкса	nr	nr	0
	Карибская сосна	0	nr	nr
	Сосна желтая	0	0	0
	Сосна обыкновенная	0	0	0
	Дуб белый	0	+	0
	Дуб черешчатый	+	+	0,+
	Дуб черный	+	+	0,+
<i>Tuber sp.</i>	Сосна лучистая	+	nr	nr

Примечание. Nr – данный параметр не исследовался, 0 – по данному параметру не наблюдалось достоверных отличий от контроля, (–) – биометрический параметр снизился по сравнению с контролем, (+) – биометрический параметр вырос по сравнению с контролем.

Как видим, изменения параметров посадочного материала имеют неоднозначный характер. Почти в трети случаев происходила стимуляция роста сеянцев, тогда как в четверти всех экспериментов микоризация привела к замедлению их роста. Были варианты, когда одна и та же комбинация, в зависимости от условий эксперимента приводила как к увеличению, так и снижению темпов роста сеянцев [25].

Искусственная микоризация стимулировала рост преимущественно лиственных пород, особенно дуба, тогда как на хвойные – сосну и ель этот прием чаще всего не

оказывал влияния или даже подавлял рост сеянцев. На рост посадочного материала лиственницы микоризация не подействовала ни в одном из экспериментов.

Грибы *Hebeloma crustuliniforme* и *Laccaria laccata* чаще замедляли рост сеянцев, чем увеличивали его. Хотя эти симбионты не имели практически никакого влияния на рост сеянцев в питомнике, они стимулировали их рост после посадки на лесокультурную площадь [69].

Различные виды грибов, образующих микоризу, конкурируют между собой за жизненное пространство в ризосфере посадочного материала. Некоторые микоризные грибы могут

быть антагонистами как по отношению друг к другу, так и к патогенам. Например, в чистой культуре некоторые виды *Rhizopogon* могут продуцировать химические вещества, подавляющие развитие *Cenococcum geophilum*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Laccaria laccata*, *Pisolithus tinctorius* и *Thelephora terrestris* [23].

Понимание конкурентных взаимодействий необходимо в выборе видов грибов для проведения искусственной микоризации, с учетом того, что инокуляция должна продолжать оказывать положительное влияние на рост сеянцев после посадки на лесокультурную площадь.

Даже в пределах одного вида грибов, штаммы из разных мест обитания имеют различные морфологические признаки. Однако влияние происхождения штамма гриба на его способность образовывать микоризу с тем или иным растением-хозяином практически не изучено.

В то же время доказано, что различные генотипы сосны обыкновенной [30], сосны скрученной [8], ели европейской [73], лиственницы европейской [75] и псевдотсуги [74] образуют различное количество эктомикоризы с одинаковыми штаммами грибов-симбионтов в одинаковых условиях выращивания. *Pisolithus tinctorius* [11, 39, 46], *Suillus granulatus* [11] и *Hebeloma crustuliniforme* [39] при вступлении в симбиоз с различными хозяевами сохраняют особенности структуры микоризы, а *Laccaria laccata* – нет [49]. Эволюция микоризных грибов сопряжена с эволюцией растений, поэтому применение различных географических экотипов может оказывать значительное влияние на эффективность искусственной микоризации.

В результате исследований, проведенных в рассматриваемый период, выяснилось, что выбор эктомикоризного гриба не может быть универсальным, а должен осуществляться в каждом конкретном случае по результатам специальных экспериментов. Самым эффективным способом искусственной микоризации в то время был метод инокуляции спорами, ввиду его эффективности и невысокой стоимости.

В начале 90-х годов XX века интерес исследователей к проблемам микоризации снизился.

В дальнейшем в некоторых странах, которые интенсивно развивали технологию выращивания посадочного материала с закрытой корневой системой, проводились отдельные исследования, по сути напоминавшие работы североамериканских ученых, но значительно меньшего масштаба. Работы имели практическое значение локального уровня, но ничего нового в развитие теории искусственной микоризации не вносили.

Например, в Испании [53] изучали влияние искусственного заражения энтомикоризными грибами на приживаемость сеянцев псевдотсуги с открытой (*Laccaria bicolor*) и закрытой корневой системой (*Melanogaster ambiguous*, *Rhizopogon colossus*, *Rhizopogon subareolatus*). Наблюдения показали, что искусственная микоризация увеличивала прирост сеянцев с закрытой корневой системой на второй и третий год после посадки, положительное влияние сохранялось в течение пяти лет. Другая группа [51] испанских исследователей показала, что искусственное заражение эктомикоризным грибом *Rhizopogon roselus* сеянцев сосны лучистой дает больший эффект в условиях недостаточного увлажнения.

В недавнем издании финского исследователя R. Rikala о выращивании сеянцев с закрытой корневой системой [56], которое имеет практически энциклопедический характер, сведения об искусственной микоризации крайне скудны, и автор ссылается в основном на работы североамериканских ученых. Из многочисленных публикаций финских исследователей по этой тематике наибольший интерес представляет статья, посвященная анализу влияния состава субстрата и удобрений на интенсивность микоризации посадочного материала с закрытой корневой системой [71]. Основным выводом этой работы является, что добавление в торфяной субстрат органики снижает рост сеянцев в питомнике, но увеличивает интенсивность микоризации, что в свою очередь повышает показатели роста культур в первые три года после посадки.

В Швеции группа ученых занималась проблемами микоризации, как искусственной, так и естественной. В частности была проведе-

на оценка эффективности заражения сосны и ели эктомикоризными грибами *Cenococcum geophilum*, *Piceirhiza bicolorata* и *Hebeloma crustuliniforme* [43], в результате было установлено, что уже в конце первого года выращивания в процессе естественной микоризации инокулированные грибы замещались другими видами.

Эти же исследователи проводили обследование питомников по выращиванию посадочного материала с открытой и закрытой корневой системой с целью выявить степень естественной микоризации корней сеянцев [42]. Выяснилось, что для сосны наибольшая степень микоризации – 48 % наблюдалась на сеянцах с открытой корневой системой, а для ели – 71 % – на сеянцах с закрытой корневой системой. Всего в питомниках на корнях сеянцев сосны и ели было обнаружено 27 видов эктомикоризных грибов.

И, наконец, была исследована возможность повышения качества лесных культур за счет отбора в питомнике сеянцев ели с закрытой корневой системой, имеющих эктомикоризу, образовавшуюся естественным путем [44]. В итоге было показано, что в данных условиях происхождение эктомикоризы не влияет на качество лесных культур ели, а отбор в питомнике может быть эффективным способом повышения качества культур.

Группа ученых из Латвии, Литвы, Белоруссии и Польши [27] изучила состав эктомикоризных грибов, образующих симбиоз с сосной обыкновенной в этих странах, с использованием современных ДНК-технологий и оценила эффективность микоризации сосны в условиях Литвы различными видами эктомикоризных грибов. На корнях растений были обнаружены такие виды, как *Suillus luteus*, *Suillus variegates*, *Wilcoxina mikolae*, *Tuber* sp., *Thelephora terrestris*, *Cenococcum geophilum*. При оценке эффективности микоризации ученые выяснили, что сеянцы с микоризой, образованной грибами рода *Suillus*, растут лучше, чем с *Wilcoxina mikolae*.

Таким образом, последние десятилетия европейские ученые [27, 42-44] посвятили изучению возможности замены искусственной микоризации мероприятиями по содействию

естественной колонизации корней сеянцев местными видами эктомикоризных грибов, что может быть оправдано при проведении лесовосстановления. В качестве примера можно привести изучение микоризации лесных пород, культивируемых на плантациях – сосны лучистой в Испании [51], псевдотсуги мензиса в Канаде и Испании [17, 53], секвойи и бука в Новой Зеландии [18].

В ходе коммерческого развития на рынке препаратов для искусственной микоризации в течение последних десятилетий появилось много продуктов, отличительной чертой которых является сложный состав. Как правило, они содержат довольно широкий спектр экто- и эндомикоризных грибов, а также различные виды бактерий и грибов, используемых для биологической защиты растений на ранних этапах развития, что делает такие смеси универсальными. Технологически эти препараты можно применять нанесением непосредственно на семена при засеве их в ячейки контейнера [26].

Заключение

Микоризация корневых систем сеянцев определенными видами эктомикоризных грибов повышает качество посадочного материала с закрытой корневой системой. Главная цель мероприятий по микоризации – повышение приживаемости и сохранности сеянцев после посадки их на лесокультурную площадь. При этом уже на второй-третий год после посадки наблюдается увеличение прироста. Микоризация более эффективна в условиях бедных и сухих почв. Чем более неблагоприятны условия, тем сильнее микоризация может повлиять на устойчивость лесных культур.

Искусственная микоризация является дорогостоящим мероприятием, и малейшее нарушение технологии может вызвать негативный эффект. Поэтому применение ее оправдано, прежде всего, при создании лесных культур в экстремальных условиях или при плантационном выращивании. В целях повышения эффективности лесовосстановления возможно проведение мероприятий по содействию естественной микоризации посадочного

материала и отбору сеянцев, микоризированных видами грибов, соответствующих условиям произрастания лесных культур.

Существуют три основных способа искусственной эктотрофной микоризации сеянцев с закрытой корневой системой, они основаны на использовании почвы, спор и мицелия. Оптимальными способами искусственной микоризации при промышленном выращивании и использовании в качестве источника микоризы

штаммов грибов местного происхождения является внесение спор в течение вегетационного периода или добавление мицелия в питательный субстрат перед посевом.

Применение современного автоматизированного оборудования позволяет наносить специальные препараты (производимые за рубежом, отечественные аналоги отсутствуют), непосредственно на семена перед высевом их в субстрат.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Alvarez, I.F. Dusting roots of *Abies concolor* and other conifers with *Pisolithus tinctorius* spores at outplanting time proves ineffective / I.F. Alvarez, J.M. Trappe // Canadian Journal of Forest Research. — 1983. — № 13. — P. 1021–1023.
2. Beckjord, P.R. Growth and fungal persistence by *Quercus rubra* inoculated with ectomycorrhizal fungi and planted on a clear-cutting and strip mine / M.S. McIntosh // Canadian Journal of Botany. — 1984. — № 63. — P. 1571–1574.
3. Berry, C.R. Survival and growth of pine hybrid seedlings with *Pisolithus ectomycorrhizae* on coal spoils in Alabama and Tennessee / C.R. Berry // Journal of Environmental Quality. — 1982. — № 11. — P. 709–715.
4. Bowen, G.D. Mineral nutrition of ectomycorrhizae / G.D. Bowen // Ectomycorrhizae, their ecology and physiology. — New York: Academic Press. — 1973. — P. 151–205.
5. Boyle, C.D. Development of methods for the production of mycelial slurry inoculum / C.D. Boyle // 6th North American Conference on Mycorrhizae. — Bend, OR. Corvallis, OR: Forest Research Laboratory. — 1984. — P. 225.
6. Boyle, C.D. Mycelial suspensions as ectomycorrhizal inoculum / C.D. Boyle, W.J. Robertson, H.L. Brown // 7th North American Conference on Mycorrhizae. — Gainesville, FL: University of Florida. — 1987. — P. 85.
7. Castellano, M.A. Ectomycorrhizal formation and plantation performance of Douglas-fir nursery stock inoculated with *Rhizopogon* spores / M.A. Castellano, J.M. Trappe // Canadian Journal of Forest Research. — 1985. — № 15. — P. 613–617.
8. Cline, M.L. Seed source and mycorrhizal fungus effects on growth of containerized *Pinus contorta* and *Pinus ponderosa* seedlings / M.L. Cline, C.P.P. Reid // Forest Science. — 1982. — № 28. — P. 237–250.
9. Danielson, R.M. The effectiveness of mycelial slurries of mycorrhizal fungi for the inoculation of container-grown jack pine seedlings / R.M. Danielson, S. Visser, D. Parkinson // Canadian Journal of Forest Research. — 1984. — № 14. — P. 140–142.
10. Dixon, R.K. Growth, ectomycorrhizal development, and root soluble carbohydrates of black oak seedlings fertilized by two methods / R.K. Dixon, H.E. Garrett, J.A. Bixby, G.S. Cox, J.G. Thompson // Forest Science. — 1981. — № 27. — P. 617–624.
11. Dixon, R.K. Inoculation of three *Quercus* species with eleven isolates of ectomycorrhizal fungi. I. Inoculation success and seedling growth relationships / R.K. Dixon, H.E. Garrett, G.S. Cox, D.H. Marx, I.L. Sander // Forest Science. — 1984. — № 30. — P. 364–372.
12. Dixon, R.K. Mycorrhizae and reforestation success in the oak-hickory Region / R.K. Dixon, H.E. Garrett, G.S. Cox, S.G. Pallardy // Seedling physiology and reforestation success. — Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff. — 1984. — P. 301–319.
13. Ekwebelam, S.A. Field response of *Pinus* species inoculated with ectomycorrhizal fungi in Nigeria / S.A. Ekwebelam, M.A. Odeyinde // 6th North American Conference on Mycorrhizae. — Bend, OR. Corvallis, OR: Forest Research Laboratory. — 1984. — P. 220.

14. Garbaye, J. Effect of mycorrhizospheric microorganism on ectomycorrhizal infection of *Pinus radiata* / J. Garbaye, G.D. Bowen // 7th North American Conference on Mycorrhizae. – Gainesville, FL: University of Florida. – 1987. – P. 196.
15. Grenville, D.J. Mycelium derived from sclerotia as a source of inoculum for ectomycorrhizae / D.J. Grenville, Y. Piche, R.L. Peterson // 6th North American Conference on Mycorrhizae. – Bend, OR. – Corvallis, OR: Forest Research Laboratory. – 1984. – P. 223.
16. Grossnickle, S.C. The use of ectomycorrhizal conifer seedlings in the revegetation of a high-elevation mine site / S.C. Grossnickle, C.P.P. Reid // Canadian Journal of Forest Research. – 1982. – № 12. – P. 354–361.
17. Hagerman, S. Ectomycorrhizal colonization of greenhouse-grown Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings by inoculum associated with the roots of refuge plants sampled from a Douglas-fir forest in the southern interior of British Columbia / S. Hagerman, D.M. Durall // Canadian journal of botany – 2004 – № 82 (6) – P. 742–751.
18. Hall, I.R. Afforestation of abandoned farmland with conifer seedlings inoculated with three ectomycorrhizal fungi – impact on plant performance and ectomycorrhizal community / I.R. Hall, C. Perley – Symbiotic Systems NZ Ltd, 2008. – 69 p.
19. Hung, L.L. Ectomycorrhizal inoculation of Douglas-fir transplanted container seedlings with commercially produced inoculum / L.L. Hung, J.M. Trappe // New Forests. – 1987. – № 1. – P. 141–152.
20. Hung, L.L. Temperature and time in storage influence the efficacy of selected isolates of fungi in commercially produced ectomycorrhizal inoculum / L.L. Hung, R. Molina // Forest Science. – 1986a. – № 32. – P. 534–545.
21. Hung, L.L. Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry. III. Effects of commercially produced inoculum on container grown Douglas-fir and ponderosa pine seedlings / L.L. Hung, R. Molina // Canadian Journal of Forest Research. – 1986b. – № 16. – P. 802–806.
22. Kais, A.G. The effects of benomyl and *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae on survival and growth of longleaf pine seedlings / A.G. Kais, G.A. Snow, D.H. Marx // Southern Journal of Applied Forestry. – 1981. – № 5. – P. 189–194.
23. Kormanik, P.P. Influence of endomycorrhizae on growth of sweetgum seedlings from eight mother trees / P.P. Kormanik, W.C. Bryan, R.C. Schultz // Forest Science. – 1977. – № 23. – P. 500–506.
24. Kropp, B.R. Performance of outplanted western hemlock (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) seedlings inoculated with *Cenococcum geophilum* / B.R. Kropp, M.A. Castellano, J.M. Trappe // Tree Planters' Notes. – 1985. – № 36. – P. 13–16.
25. Landis, T.D. The container tree nursery manual. The biological component: nursery pests and mycorrhizae / T.D. Landis – USA, Washington, DC: US department of agriculture, forest service, 1989. – 171 p.
26. Landis, T.D. Inoculate with mycorrhizae, rebuild your soil, and help stop global warming / T.D. Landis, M.A. Amaranthus // Forest nursery notes. – 2009. – № 29 (1). – P. 13–16.
27. Leski, T. Ectomycorrhizal community structure of different genotypes of Scots pine under forest nursery conditions / T. Leski, A. Aučina, A. Skridaila // Mycorrhiza. – 2010. – № 20. – P. 473–481.
28. LeTacon, F. Efficacite en pepiniere forestiere d'un inoculum de champignon ectomycorhizien produit en fermenteur et inclus dans une matrice de polymers / F. LeTacon, G. Jung, P. Michelot, M. Mugnier // Annales des Sciences Forestieres. – 1983. – № 40. – P. 165–176.
29. Linderman, R.G. Mycorrhizal interactions with rhizosphere microflora: The mycorrhizosphere effect / R.G. Linderman // Phytopathology. – 1988. – № 78. – P. 366–371.
30. Lundeberg, G. The formation of mycorrhizae in different provenances of pine (*Pinus sylvestris* L.) / G. Lundeberg // Svensk Botanisk Tidskrift. – 1968. – № 62. – P. 269.
31. Marx, D.H. Development of *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae on pine seedlings using basidiospore-encapsulated seeds / D.H. Marx, K. Jarl, J.L. Ruehle, W. Bell // Forest Science. – 1984. – № 30. – P. 897–907.
32. Marx, D.H. Ectomycorrhizal fungus inoculations: a tool for improving forestation practices / D.H. Marx // Tropical mycorrhiza research. – New York: Oxford University Press. – 1980. – P. 13–71.

33. Marx, D.H. Formation of *Pisolithus ectomycorrhizae* on loblolly pine seedlings with spore pellet inoculum applied at different times / D.H. Marx, W. Bell // Res. Note SE-249. Asheville, NC: USDA Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. – 1985. – P. 6.
34. Marx, D.H. Production of ectomycorrhizal inoculum / D.H. Marx, D.S. Kenney // Methods and principles of mycorrhizal research. – St. Paul, MN: American Phytopathological Society. – 1982. – P. 131–129.
35. Marx, D.H. Root stripping of ectomycorrhizae decreases field performance of loblolly and longleaf pine seedlings / D.H. Marx, G.E. Hatchell // Southern Journal of Applied Forestry. – 1986. – № 16. – P. 173–179.
36. Marx, D.H. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria / D.H. Marx // Phytopathology. – 1969. – № 59. – P. 159–163.
37. Marx, D.H. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. II. Production, identification, and biological activity of antibiotics produced by *Leucopaxillus ceralis* var. *piceina* / D.H. Marx // Phytopathology. – 1969. – № 59. – P. 411–417.
38. Marx, D.H. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. V. Resistance of mycorrhizae to infection by vegetative mycelium of *Phytophthora cinnamomi* / D.H. Marx // Phytopathology. – 1970. – № 60. – P. 1472–1473.
39. Marx, D.H. Variability in ectomycorrhizal development and growth among isolates of *Pisolithus tinctorius* as affected by source, age, and reisolation / D.H. Marx // Canadian Journal of Forest Research. – 1981. – № 11. – P. 168–174.
40. Mauperin, C. Viability of an ectomycorrhizal inoculum produced in a liquid medium and entrapped in a calcium alginate gel / C. Mauperin, F. Mortier, J. Garbaye, F. LeTacon, G. Carr // Canadian Journal of Botany. – 1987. – № 65. – P. 2326–2329.
41. McAfee, B.J. Competitive interactions of ectomycorrhizal mycobionts under field conditions / B.J. McAfee, J.A. Fortin // Canadian Journal of Botany. – 1986. – № 64. – P. 848–852.
42. Menkis, A. Fungal communities in mycorrhizal roots of conifer seedlings in forest nurseries under different cultivation systems, assessed by morphotyping, direct sequencing and mycelia isolation / A. Menkis, R. Vasiliauskas, A.F.S. Taylor // Mycorrhiza – 2005 – № 16 – P. 33–41.
43. Menkis, A. Afforestation of abandoned farmland with conifer seedlings inoculated with three ectomycorrhizal fungi – impact on plant performance and ectomycorrhizal community / A. Menkis, R. Vasiliauskas, A.F.S. Taylor // Mycorrhiza – 2007 – № 17 – P. 337–348.
44. Menkis, A. Mycorrhization, establishment and growth of outplanted *Picea abies* seedlings produced under different cultivation systems / A. Menkis, R. Bakys, V. Lygis, R. Vasaitis // Silva Fennica – 2011 – № 45 (2) – P. 283–289.
45. Mikola, P. Mycorrhizal inoculation in afforestation / P. Mikola // International Review of Forest Research. – 1970. – № 3. – P. 123–196.
46. Molina, R. Ectomycorrhizal inoculation of containerized Douglas-fir and lodgepole pine seedlings with six isolates of *Pisolithus tinctorius* / R. Molina // Forest Science. – 1979. – № 25. – P. 585–590.
47. Molina, R. Ectomycorrhizal inoculation of containerized western conifer seedlings / R. Molina // Res. Note PNW-357. Portland, OR: USDA Forest Service, Pacific Northwest Experiment Station. – 1980. – P. 10.
48. Molina, R. Isolation, maintenance and pure culture manipulation of ectomycorrhizal fungi / R. Molina, J.G. Palmer // Methods and principles of mycorrhizal research. – St. Paul, MN: American Phytopathological Society. – 1982. – P. 115–129.
49. Molina, R. Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry. I. Consistency between isolates in effective colonization of containerized conifer seedlings / R. Molina // Canadian Journal of Forest Research. – 1982. – № 12. – P. 469–473.
50. Navratil, S. Jack pine seedling performance improved by *Pisolithus tinctorius* / S. Navratil, N.J. Phillips, A. Wynia // Forestry Chronicles. – 1981. – № 57. – P. 212–217.

51. Ortega, U. Effectiveness of mycorrhizal inoculation in the nursery on growth and water relations of *Pinus radiata* in different water regimes / U. Ortega, M. Dunabeitia, S. Menendez // *Tree Physiology*. – 2004. – № 24 – P. 65–73.
52. Parker, W.C. Six-year field performance of container-grown bareroot black oak seedlings inoculated with *Pisolithus tinctorius* and outplanted on two Ozark clear-cuts / W.C. Parker, D.J. Moorhead, S.G. Pallardy, H.E. Garrett, R.X. Dixon, I.L. Sander // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1986. – № 16. – P. 1339–1344.
53. Pera, J. Field performance in northern Spain of Douglas-fir seedlings inoculated with ectomycorrhizal fungi / J. Pera, I.F. Alvarez, A. Rincon // *Mycorrhiza* – 1999. – № 9. – P. 77–84.
54. Pilz, D. Comparison of survival enhancement techniques for outplanting on a harsh site in the Western Oregon Cascades / D. Pilz, R.M. Znerold // *Tree Planters' Notes*. – 1986. – № 37. – P. 24–28.
55. Riffle, J.W. Ectomycorrhizal characteristics, growth, and survival of artificially inoculated ponderosa and Scots pine in a greenhouse and plantation / J.W. Riffle, R.W. Tinus // *Forest Science*. – 1982. – № 28. – P. 646–660.
56. Rikala, R. Metsapuiden paakkutaimien kasvatusopas / R. Rikala – Suonenjoki, Vammalan Kirjapaino. – 2012. – 247 p.
57. Ruehle, J.L. Field performance of containergrown loblolly pine seedlings with specific ectomycorrhizae on a reforestation site in South Carolina / J.L. Ruehle // *Southern Journal of Applied Forestry*. – 1982. – № 6. – P. 30–33.
58. Ruehle, J.L. Mycorrhizal inoculation improves performance of container-grown pines planted on adverse sites / J.L. Ruehle // *Proceedings of the Southern Container Forest Tree Seedling Conference*. – Savannah, GA. – 1981. – P. 133–135.
59. Ruehle, J.L. Survival and growth of container-grown and bare-root shortleaf pine seedlings with *Pisolithus* and *Thelephora* ectomycorrhizae / J.L. Ruehle, D.H. Marx, J.P. Barnett, W.H. Pawuk // *Southern Journal of Applied Forestry*. – 1981. – № 5. – P. 20–24.
60. Ruehle, J.L. The relationship between lateral root development and spread of *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae after planting of container-grown loblolly pine seedlings / J.L. Ruehle // *Forest Science*. – 1983. – № 29. – P. 519–526.
61. Schenck, N.C. Can mycorrhizae control root disease / N.C. Schenck // *Plant Disease*. – 1981. – № 65. – P. 230–234.
62. Schroth, M.N. Root-colonizing bacteria and plant health / M.N. Schroth, A.R. Weinhold // *HortScience*. – 1986. – № 21. – P. 1295–1298.
63. Sylvania, D.M. Phenolic compounds and resistance to fungal pathogens induced in primary roots of Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* / D.M. Sylvania, W.A. Sinclair // *Phytopathology*. – 1983. – № 73. – P. 390–397.
64. Sylvania, D.M. Role of *Laccaria laccata* in protecting primary roots of Douglas-fir from root rot / D.M. Sylvania // *Plant and Soil*. – 1983. – № 71. – P. 299–302.
65. Sylvania, D.M. Suppressiveness of *Laccaria laccata* on *Fusarium oxysporum* and on Douglas-fir seedlings / D.M. Sylvania, W.A. Sinclair // *Phytopathology*. – 1983. – № 73. – P. 384–389.
66. Theodorou, C. Inoculation of seeds and soil with basidiospores of mycorrhizal fungi / C. Theodorou, G.D. Bowen // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1973. – № 5. – P. 765–771.
67. Theodorou, C. Mycorrhizal inoculation of pine nurseries by spraying basidiospores onto soil prior to sowing / C. Theodorou // *Australian Forestry*. – 1984. – № 47. – P. 76–78.
68. Theodorou, C. Mycorrhizal inoculation of pine nurseries by spraying basidiospores onto soil prior to sowing / C. Theodorou // *Australian Forestry*. – 1984. – № 47. – P. 76–78.
69. Thomas, G.W. Growth responses of Sitka spruce seedlings to mycorrhizal inoculation / G.W. Thomas, R.M. Jackson // *New Phytologist*. – 1983. – № 95. – P. 223–229.
70. Trappe, J.M. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries / J.M. Trappe // *Annual Review of Phytopathology*. – 1977. – № 15. – P. 203–222.

71. Vaario, L.M. The effect of nursery substrate and fertilization on the growth and ectomycorrhizal status of containerized and outplanted seedlings of *Picea abies* / L.M. Vaario, A. Tervonen, K. Haukioja // Canadian Journal of Forest Research – 2009. – № 39. – P. 64–75.
72. Valdes, M. Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site / M. Valdes // Canadian Journal of Botany. – 1986. – № 64. – P. 885–888.
73. Walker, C. Differences in mycorrhizal status among clones of Sitka spruce / C. Walker, P. Biggin, D.C. Jardine // Forest Ecology and Management. – 1986. – № 14. – P. 275–283.
74. Wright, E. Effect of seed source on mycorrhizal formation of Douglas-fir seedlings / E. Wright, K.K. Ching // Northwest Science. – 1962. – № 36. – P. 1–6.
75. Zhu, H. Effect of seed source on growth and ectomycorrhizal formation of tamarack seedlings / H. Zhu, S. Navratil – Gainesville, FL: University of Florida. – 1987. – P. 113.