

УДК 631.466.12:631.847.3

## **Я.С. КАМЕЛЬЧУК**

Полесский государственный университет,  
г. Пинск, Республика Беларусь

Статья поступила 3 апреля 2020г.

### **МИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ: СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ЗНАЧИМОСТИ ИХ В МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ И КАК НАТУРАЛЬНЫХ БИОУДОБРЕНИЙ**

*Микоризосфера является специфической почвенной микрозоной, формирующейся вокруг микоризированных корней растений и состоит из корня, гиф микобионта (непосредственно связанного с ним), ассоциированных с ними микроорганизмов почвы. Сами же корни растений содержат большое количество микроорганизмов, которые наряду с качеством почвы и климатическими условиями являются основными факторами, влияющими на жизнеспособность растения, его рост и развитие. Микроорганизмы, такие как микоризные грибы, могут способствовать более эффективному использованию плодородия почвы, обеспечивать оптимальные условия для роста растений, выступая тем самым в роли натуральных биоудобрений. Ключевую роль для жизнеспособности растения играют необходимые мутуалистические арбускулярные микоризные грибы (АМГ), которые являются связующим звеном между корнями растения-хозяина и почвенными питательными элементами в минеральной форме, доставляют растению воду и минеральные питательные вещества в обмен на продукты фотосинтеза, обеспечивают защиту от болезнетворных микроорганизмов. Таким образом, АМГ, являясь органическими компонентами почвы, в случае их отсутствия, могут привести к менее эффективному функционированию экосистемы. Процесс микоризации может стать действительной альтернативой обычным методам внесения удобрений, при этом успех пока сложно предсказать, так как различные виды растений по-разному реагируют на одинаковые разновидности микоризных грибов. В данной статье предлагается обзор по минеральному питанию растений в симбиозе с микоризными грибами, по использованию микоризных грибов в сельском хозяйстве, в садоводстве, при адаптации растений *in vitro*; созданию инокулята на основе микоризных грибов и внесению биологических удобрений на основе микоризы, уделяя особое внимание некоторым важным факторам, которые могли бы увеличить успех процесса инокуляции.*

**Ключевые слова:** микоризные грибы, микобионты, абиотический и биотический стресс, питательные элементы, *in vitro*, биоудобрения, инокуляция.

## **KAMELCHUK Yana S.**

Polesky State University, Pinsk, Republic of Belarus

### **MYCORRHIZAL FUNGI: THEIR ROLE MODERN AND SIGNIFICANCE IN MINERAL NUTRITION OF PLANTS, AGRICULTURE, POTENTIAL FOR GARDENING AS NATURAL BIOFERTILIZERS**

*The mycorrhizosphere is a specific soil microzone that forms around mycorrhizal plant roots and consists of the root, mycobiont hyphae, and soil microorganisms associated with them. The roots of plants themselves contain a large number of microorganisms, which along with soil quality and climatic conditions, are the main factors affecting the viability of a plant, its growth and development. Microorganisms as mycorrhizal fungi can promote the use of fertile soil, provide optimal conditions for plant growth, thereby acting as natural fertilizers. The key role for plant viability is played by the necessary mutualistic arbuscular mycorrhizal fungi, which are the connecting link between the roots of the host plant and soil nutrients in mineral form, provide the plant with water and mineral nutrients in exchange for photosynthetic*

*products, and provide protection against pathogens. Thus, AMF, being organic components of the soil, if absent, can lead to less efficient functioning of the ecosystem. The mycorrhization process can be a viable alternative to conventional fertilizer application methods, and success is unpredictable since different plant species react differently to the same compounds of mycorrhizal fungi varieties. This article provides an overview of the mineral nutrition of plants in symbiosis with mycorrhizal fungi, the use of mycorrhizal fungi in agriculture, in horticulture, and in vitro adaptation of plants; the creation of an inoculum based on mycorrhizal fungi and the introduction of biological fertilizers based on mycorrhiza, paying particular attention to some important factors that could increase the chances of success of the inoculation process.*

**Keywords:** *mycorrhizal fungi, mycobionts, abiotic and biotic stress, nutrients, in vitro, biofertilizers, inoculation.*

**Введение.** Арбускулярные микоризные грибы – это микобионты, формирующие несептированный многоядерный мицелий, который присутствует и в межклетниках растения-хозяина, образуя внутриклеточные структуры – арбускулы и везикулы [1]. Арбускулярные грибы обильно растут вне корней растения и образуют гифальную сеть, которая может простираться на большие расстояния за пределами зоны истощения питательных веществ вокруг корней растений. Благодаря этим гифам растение может использовать намного больший объем почвы для поглощения воды, макро- и микроэлементов, чем при отсутствии микоризы [2].

Исследования по изучению анатомических характеристик АМГ, начатые А. Шлихтом в 1889 г. [3, 4], в настоящее время приобрели большой размах в разных странах, в том числе и в Беларуси, а за последние годы вызвали большой интерес в сельском хозяйстве, растениеводстве, основанный на частичной замене ими химических удобрений и пестицидов [5,6,7,8]. Исследования проводились с целью изучить положительное влияние инокулятов грибов на рост большого количества садово-ягодных культур, растений *in vitro* и древесных растений [7]. Отдельные исследования посвящены влиянию инокуляции АМГ на цветочные культуры [9]. Было установлено, что инокуляты микоризных грибов влияют на обмен фосфора, повышают объемы его поглощения, увеличивают активность фотосинтеза и фитогормональный статус [10]. Использование АМГ требует знания того, как микоризные грибы адаптируются и реагируют на целевую экосистему и обработку почвы, а также знания процессов, которые приводят к созданию функционального симбиоза, включая механизмы, вовлеченные в передачу питательных веществ. Отсутствие качественных методов инокуляции и крупномасштабных испытаний с анализом

рентабельности относительно применения АМГ все еще является основным препятствием для стабильного внедрения грибов в производственных условиях.

**Экологическая роль АМГ.** Взаимодействие микроорганизмов с растениями является одним из основных факторов, влияющих на жизнеспособность растения, его рост и развитие [2]. Микроорганизмы, которые улучшают плодородие почвы, способствуют росту растения, называют «биоудобрениями» [11]. Почвенные грибы, являясь ключевым компонентом в земных экосистемах из-за их многочисленного генетического и функционального разнообразия, обладают влиятельным потенциалом на некоторые области сельскохозяйственной биотехнологии. Главную роль в функционировании почвенной экосистемы играют симбионты микоризных грибов. Микоризы значительно отличаются друг от друга как относительно морфологии, так и физиологии, и их разнообразие зависит от разновидностей растений и грибов, вовлеченных в симбиоз. Ключевую роль для экологии играют арбускулярные микоризные грибы, которые образуют эндомикоризные симбиозы. Однако эффективность АМ-симбиоза зависит не только от содержания минеральных компонентов в почве, но и от вида и штамма микоризного гриба, отзывчивости растения на инокуляцию эндомикоризным грибом и плотности инокуляционного материала в субстрате [11,12].

В действительности, микоризные грибы представляют функциональный способ связи между растениями и почвой, потому что они растут и в корне, и в почве, пытаясь найти питательные вещества. Главным образом, АМГ предоставляют растению-хозяину минеральные питательные вещества и воду в обмен на продукты фотосинтеза. Обмен питательными веществами преимущественно происходит в корковых клетках корней, где

АМГ образуют арбускулы – древовидные разветвления, целью которых является максимально увеличить площадь поверхности, на которой происходит обмен питательных веществ. АМГ обильно растут вне корней растения и образуют гифальную сеть, которая может простираться на большие расстояния за пределы зоны поглощения питательных веществ вокруг корней. За счет этих выходящих из корней гиф гриба и увеличивается всасывающая поверхность и площадь питания до 10 раз. В ответ в почве, при определенных экологических условиях, образуются споры бесполого размножения, а иногда, в зависимости от разновидностей спор, и в корнях [2, 13].

Микоризные грибы предоставляют дополнительные преимущества для растения-хозяина, такие как повышенная устойчивость к засухе и засоленности, в силу своей адаптационной способности выживать в условиях нехватки воды в среде [5,14]; к болезням, так как микоризные грибы индуцируют синтез защитных фенолов-флавоноидов в растительных клетках [11, 15]. Также известно, что микоризные грибы облегчают вызванную тяжёлыми металлами токсичность [16] и увеличивают эффективность фиторемедиации [17]. Одной из самых решающих экологических ролей, которую играют АМГ, является их возможность положительно влиять на разнообразие сообществ растений, стимулировать рост растений [18]. Микоризные сети, которые простираются в почве, играют важную роль в агрегации почвы – улучшают агрегатное состояние – скрепляют почвенные частицы, образуя гликопротеин – гломатин, который обуславливает склеивание и повышение гидрофобности агрегатов почвы и их водопрочности. Эта особенность АМГ соотносится с улучшением поглощения углерода и азота в почве, признавая их значимость в процессах, связанных со смягчением последствий изменения климата [10, 13]. Таким образом, микоризные грибы – основные биотические компоненты почвы, способствуют росту и развитию растения-хозяина благодаря выработке фитогормонов, улучшению транспорта воды и питательных веществ, действию механизмов биологической защиты и индуцированной системой устойчивости к фитопатогенам [19].

**Минеральное питание в симбиозе арбускулярной микоризы.** Ранние выводы Франка (1885) и Штала (1900) о том, что растения обеспечивают микоризные грибы углевода-

ми, а гифы грибов поглощают ионы фосфора, калия, кальция и др. макро- и микроэлементов и снабжают ими растения, были подтверждены современными исследованиями. К микобионту поступает до 20% от общего количества углерода растения [20]. В пределах растения углеводы транспортируются преимущественно в виде сахарозы, однако микобионты микориз не могут поглощать углеводы в этой форме. Сахароза подвергается гидролизу до фруктозы и глюкозоинвертазами растения на цитоплазматической мембране клеток корня. Микоризные грибы менее требовательны к количеству углеводов, это одна из причин, почему этот тип микоризы доминирует среди различных групп растений. Углеводный обмен в арбускулярной микоризе менее активен, чем в эрикоидной или эктомикоризе [21].

Известно, что симбиоз арбускулярной микоризы определенно стимулирует экспрессию транспортеров фосфора. Эксперименты позволили проверить относительный объем фосфора, поступающего в растение через АМГ непосредственно через транспортную систему корня, и показали, что гриб может передавать растению до 80% фосфора и до 25% азота от общей потребности растения. В ходе исследований растений были получены доказательства значимости симбиоза арбускулярной микоризы при поглощении минеральных веществ. Усиление поглощения минеральных веществ достигается за счет увеличения зоны контакта между корнями и почвой и выведением корневой системы за пределы зоны истощения благодаря более быстрому росту гиф сравнительно с корнями, а также перевода в доступное для растения состояние недоступных для поглощения растениями нерастворимых или сложных органических соединений [22].

Поглощение и накопление азота в микоризах тесно связано с метаболизмом фосфора. В отличие от фосфора, азот подвижен и хорошо растворим, поэтому роль микориз в его поглощении не столь заметна. Однако, проведя ряд исследований с применением радиоактивных меток ( $^{15}\text{N}$ ), продемонстрировано, что нитраты могут поглощаться из почвы и транспортироваться в клетки растения гифами грибов арбускулярной микоризы [23]. В дополнение к транспортерам фосфора, непосредственно вовлеченных в процесс поглощения из арбускул, были выявлены транспортеры микоризного аммония. В целом, исследования фосфора и транспортера

аммония показали, что их симбиотические транспортеры влияют на продолжительность жизни арбускул. Высказывались предположения о том, что передача фосфора или аммония через эти транспортеры не только поставляет питательные вещества клеткам корня, но также и подает сигнал, что создает условия для сохранения арбускул. Изотопным методом показано, что неорганический азот, поглощаемый микоризным грибом из почвы, преобразуется в аминокислоты, транспортируется из свободного мицелия в интраматрикулярный в виде аргинина, но передается растению без углерода – в форме аммония [24, 25].

Избыток азота в почве может изменить характер взаимоотношений между симбионтами. В ходе экспериментов с внесением удобрений выяснилось, что при повышенных концентрациях азота развитие микориз снижается. У растений избыток азота может вызывать прекращение формирования из продуктов фотосинтеза запасных веществ, таких как крахмал или сахар, при этом происходит их перевод в форму аминокислот для синтеза белков. При ограниченной фотосинтетической фиксации углерода увеличение количества азота приводит к переходу от глюконеогенеза к гликолизу. Снижение скорости образования сахарозы влияет на транспорт углерода к микоризным окончаниям, что оказывает влияние на симбиоз. Увеличение содержания азота в почве способствует снижению образования и видового разнообразия микоризных сообществ [26].

Максимально активный транспорт веществ между симбионтами в одну и другую стороны может иметь значительный временной разрыв. В эктомикоризе максимальный транспорт фосфора происходит в короткий период, сразу после колонизации, а количество переносимого углерода повышается до максимума на несколько недель позже, т.е. баланс между выгодами и затратами каждого из симбионтов в природных условиях меняется в течение года [27].

Наряду с фосфором и азотом, сера также может транспортироваться в растения через арбускулярно-микоризные грибы. Симбиоз арбускулярной микоризы улучшает питание растения-хозяина серой, оказывая влияние на экспрессию транспортеров сульфата [28]. Новейшие технологии позволили проверить экспрессию транспортеров фосфора и аммония в арбускулярных клетках, а позже обнаружить транспортер сульфата [29].

Несмотря на значимость калия для структуры растительной клетки, роль симбиоза арбускулярной микоризы в поглощении растением калия редко была объектом изучения [30]. В почве этого элемента более чем достаточно, но полезность его незначительна из-за сильной адсорбции минеральных веществ. Согласно данным, этот элемент есть в спорах арбускулярно-микоризных грибов [31], а также в гифах [32] и в везикулах [33]. Интересен тот факт, что полученный из симбиоза арбускулярной микоризы калий может быть связан с повышенной устойчивостью растения к абиотическому стрессу, такому как например, соленость и засуха. АМ грибы могут быть использованы в качестве надежного средства для повышения концентрации питательных микроэлементов в зерновых культурах. Помимо продуктивности культур, симбиоз АМ, ввиду его роли в усвоении питательных веществ растениями, способен также оказать положительное влияние на качество урожая благодаря накоплению макро- и микроэлементов [34]. Структура почвы, pH и концентрации питательных веществ в почве (их недостаток) на самом деле влияют на содержание цинка в различных растительных тканях [35].

Регулирование колонизации АМ в отношении питательных веществ, предоставляет растению важный механизм обратной связи, с целью увеличить или ограничить колонизацию грибов согласно их потребностям [36]. Тогда как наличие фосфора является экологическим фактором, который может нарушить симбиотическое взаимодействие арбускулярной микоризы, то с целью выявить какие питательные вещества и вещества, содержащие фосфор, оказывают влияние на развитие арбускулярной микоризы, были исследованы некоторые элементы, чтобы определить ингибирующий эффект на колонизацию арбускулярной микоризы [37]. Результаты показали, что фосфаты и нитраты могут негативно воздействовать на функционирование арбускулярной микоризы, в то время как сульфаты магния, кальция и железа на данный процесс не влияют. Более того, недостаточное количество некоторых питательных веществ, особенно нитрата, как выяснилось, коренным образом изменяет ингибирующий эффект фосфора на микоризные грибы, свидетельствуя о том, что недостаток питательных веществ дает импульс, который нейтрализует последствия высокого уровня фосфора [38]. Однако сотрудничество в про-

цессе взаимодействия арбускулярной микоризы связано с вовлечёнными в симбиоз растениями, и зависит от нескольких факторов, включая условия окружающей среды, получение избыточных ресурсов и других [36,37,38,39].

**Микоризные грибы при адаптации растений *in vitro*.** Первые обзоры по применению эндофитов к растениям *in vitro* опубликовали Novak J. [40] и Jansa J. [41], чуть позже Rai M. [42], Mucciarelli M. [43], Kappog R. [44] и недавно Дунаева С.Е. [45]. В исследованиях этих авторов обобщаются положительные примеры применения микоризации культивируемых растений *in vitro*, рассматриваются проблемы поиска штаммов и получения чистой культуры, возможности применения смешанных грибных культур, метаанализ влияния грибных корневых эндофитов. Показано, что растения отзывчивы на инокуляцию, приводятся примеры увеличения свежей и сухой массы побегов и корней, высоты растений, улучшенному укоренению *in vitro* (число и длина корней), лучшей адаптации (процент акклиматизации, внешний вид растения), повышению устойчивости к стрессу [46]. Чешскими учеными [41] из корней нескольких растений-хозяев, принадлежащих к порядку Ericales, выделено более 200 штаммов эндофитных грибов. Только малая часть из них оказались эффективными и положительно влияли на рост растений *in vitro* при акклиматизации *ex vitro* в торфяном субстрате. Негативного действия на рост растений-хозяев ни у одного из изолятов не наблюдали. Отмечено, что эндофиты повышали устойчивость растений к биотическим и абиотическим стрессам [47]. Так, микоризные грибы улучшают нейтрализацию натрия при солевом стрессе, что может служить механизмом повышения толерантности растений в условиях засоления [48]. Подобный прием используют и в культуре тканей, чтобы усилить адаптивность растений к абиотическому стрессу, и некоторые эндофиты рассматриваются при этом как полезные и эффективные инструменты [45]. Исследования также показали, что выработка защитных ферментов и белков была больше, а морфологические и физиологические характеристики оказались лучшими у растений, обработанных эндофитами [49]. В связи с этим, микоризные грибы и продукты их метаболизма рассматриваются как ресурс при разработке инокулята или биоудобрений и применения их для эффективной адаптации и

укоренения, а также защите растений, размноженных *in vitro* [44,47,49].

**Микоризные грибы в сельскохозяйственных системах.** За последние годы в области сельского хозяйства процесс восстановления разнообразия микоризных грибов на пахотных землях вызвал большой интерес [50]. Большинство традиционных методов в сельском хозяйстве, включая глубокую и частую вспашку, использование большого количества неорганических удобрений и применение пестицидов могут в значительной мере повлиять на микоризные грибы, преобразуя структуру сообщества и сокращая разнообразие видов [40]. С другой стороны, активность и разнообразие арбускулярно-микоризных грибов, положительно реагируют на переход к органическому земледелию. Потеря разнообразия микоризных грибов является очевидным недостатком для сельского хозяйства, ибо в следствие этого сокращаются выгодные условия симбиозного существования из которых растение-хозяин может извлечь пользу [41].

Достигнуть восстановления естественного уровня изобилия микоризных грибов в измененных почвах можно было бы прямой инокуляцией и правильным использованием видового разнообразия этих грибов в почве. Этот процесс представляет многообещающую потенциально стабильную альтернативу минеральным удобрениям, использованию пестицидов и возможности производителям удовлетворить растущий интерес к экологически чистым продуктам. Использование микоризных грибов в сельском хозяйстве требует осведомленности того, как эти грибы адаптируются в экосистеме и как обработка почвы влияет на образование функционального симбиоза. Успех инокуляции с точки зрения продуктивности растений пока мало предсказуем, потому что различные виды растений варьируют в реакции на одни и те же виды микоризных грибов и наоборот [51]. Существуют факторы, такие как совместимость с окружающей средой (включая растение-хозяина), конкуренция с другими почвенными организмами и сроки инокуляции, которые могут повлиять на успех инокуляции, поэтому рекомендуется всегда адаптировать инокулят микоризных грибов к окружающей среде, чтобы максимизировать успех процесса инокуляции [50, 51, 52].

Исследователи приложили большие усилия в попытке представить стабильную систему для выращивания сельскохозяйствен-

ных культур с помощью инокуляции арбускулярно-микоризными грибами. Недавние метаанализы показали, что инокуляция микоризными грибами в условиях открытого поля или теплицы очень позитивна для растениеводства [53] и питания [41, 43, 54]. Чтобы гарантировать успех процесса инокуляции, важно уметь контролировать выживание, постоянство и устойчивость инокулированных видов микоризных грибов и оценивать их влияние на естественную местную микробиоту в почве [44]. Методы секвенирования в настоящее время успешно применяются с целью проследить инокулированы ли микоризными грибами корни и описать разнообразие микоризных сообществ [55]. Важные шаги предпринимаются в применении арбускулярно-микоризных грибов в сельском хозяйстве для проведения крупномасштабных испытаний в целях повышения уровня осведомленности потребителей о пользе инокуляции микоризными грибами [44, 46, 54, 55].

**АМГ как биоудобрения для садоводческих культур и декоративных растений.** За последние десятилетия плодоовощной рынок (медленно растущие плодовые деревья или кустарники, многолетние плантационные культуры, цветочные культуры, древесные декоративные растения) увеличился [56]. Однако технология, применяемая для разведения декоративных растений в теплицах, не учитывает потенциал симбиоза с микоризными грибами. Почвенные среды являются основным субстратом для разведения древесных декоративных растений; но они обычно не содержат спор арбускулярно-микоризных грибов и не имеют разнообразного микробного сообщества, поэтому внедрение микоризных грибов в коммерческое растениеводство не имело большого успеха [57]. Инокуляцию АМГ необходимо адаптировать к различным материалам и методам размножения, к размножаемым видам и сортам культурных растений, и все это при наличии значительного товарооборота продуктов, которые должны быть доступны в соответствии с потребительскими предпочтениями. Условия в питомнике растений довольно сложные и включают в себя использование тщательно сбалансированных субстратных смесей, удобрений и регуляторов роста растений [58,59]. Необоснованное введение инокулята микоризных грибов может неблагоприятно повлиять на продуктивность растений. С другой стороны, древесные декоративные

растения часто размножаются в маленьких кассетах или выращиваются на небольших полевых участках, и включают стадию пересадки, которая облегчает процесс инокуляции микоризными грибами и требует использования меньшего количества инокулята. Кроме того, древесные декоративные растения считаются высокотоварной культурой, приносящей высокий доход. Это дает возможность производителям оправдать инвестиции в инокуляцию микоризными грибами, считающейся практикой органического земледелия, направленной на сокращение использования химических средств в теплицах, создание органического продукта, который заинтересует население, ориентированное на защиту окружающей среды [60, 61].

Ряд исследований свидетельствует, что инокуляция АМГ может быть успешна в цветочном производстве [56]. Исследование данных метаанализа [39, 46] показало в целом очень положительный эффект инокуляции АМГ у древесных растений на прирост биомассы, урожайность, накопление фитохимических веществ и эфирных масел, питание растений [62]. Некоторые авторы сообщают, что АМГ увеличивают в растении содержание таких фитохимических веществ как каротиноиды, флавоноиды и полифенолы [62]. Многие другие авторы сообщают об успехе инокуляции АМГ для накопления продуктов вторичного метаболизма (например, эфирные масла) в лекарственных и декоративных растениях [63].

Использование инокулятов из неспецифических микоризных грибов в качестве замены химических удобрений может иногда не оказывать существенного влияния на качество и продуктивность декоративных растений [57]. Отсутствие положительного эффекта на рост растений происходит из-за отсутствия микоризной колонизации после инокуляции, т.к. эти растения сами являются высокомикоризными [53]. Те же исследователи произвели ряд инокулятов на основе местных разновидностей микоризных грибов, изолированных из той же местности произрастания растений, успешно колонизировали растения в кассетах в теплице. В результате инокулированные виды показали очень высокий уровень микоризной колонизации, обильный рост и более высокое содержание хлорофилла в листьях, даже с меньшим количеством фосфорных удобрений. Это исследование, наряду с более общим метаанализом сельскохозяйственных культур и плодовых растений, предполагает,

что местные разновидности микоризных грибов действуют эффективнее чем коммерческие изоляты [39, 57].

**Состав, производство и использование инокулятов микоризных грибов.** Необходимость в пользе АМГ в качестве биоудобрения для развития органического земледелия, становится все более и более острой [64]. Применение этих симбиотических грибов снижает использование агрохимикатов. Главной стратегией, принятой для достижения данной цели в производстве инокулятов микоризных грибов, является инокуляция их в целевую почву. Особенность АМГ в их облигатном симбиозе и невозможность выращивать в чистых культурах вдали от их растений-хозяев, делает крупномасштабное производство инокулятов арбускулярно-микоризных грибов довольно проблематичным. Существует три основных вида инокулятов микоризных грибов. Первый инокулят — это почва из корневой зоны растения, выступающего в роли хозяина для АМГ, которая может быть использована в качестве инокулята, поскольку там содержатся колонизированные фрагменты корня, споры АМ грибов и гифы. Недостаток этого инокулята в неточной информации о количестве пропагул, их разнообразии и инфекционности, вследствие этого инокулянты ненадежны и несут за собой риск транспортировки семян сорняков и патогенных организмов. Второй - сами споры, полученные из почвы. В этом случае, сырье для инокулюма получено после того, как известный изолят АМГ и ловчее растение-хозяин (т.е. растение, которое может быть масштабно колонизировано многими видами АМГ) выращивали вместе на субстрате, оптимизированном для размножения АМГ. Это самый распространенный тип инокулята для массовой инокуляции, поскольку он содержит более концентрированный набор пропагул одинакового вида. Третий вид инокулята - в качестве источника для него выступают только одни пораженные фрагменты корня известного растения-хозяина АМГ, которые были отделены от ловчего растения [46, 64, 65].

Производство инокулята из АМГ в большом количестве остается весьма трудоемким и главным препятствием для производства инокулятов из АМГ является необходимость на этапе размножения в культивировании с растением-хозяином, что требует много времени и пространства. Непосредственно сама инокуляция АМГ менее трудоемка для растениеводства, она включает в себя этап пе-

ресадки растения с минимальным количеством инокулята [65].

Альтернатива масштабной инокуляции – маломасштабный метод – создание «острова плодородия», где инокуляция АМГ ограничена небольшими участками поля и постепенно приведет к образованию благоприятной мицелиевой сети АМГ с меньшими затратами. Данный метод нацелен на помощь в возобновлении растительного сообщества на деградированной земле, что позволяет местным видам растений быстрее восстанавливать почву с низким содержанием питательных веществ [66].

Следовательно, восстановление АМГ, а также инокуляция АМГ являются экономически выгодными, по сравнению с традиционным внесением удобрений, оказывая существенную экономию средств для сельхозпроизводителей, для проектов по восстановлению деградированных земель. Здесь важным моментом является факт выращивания неинокулированной части урожая, для возможности оценить рентабельность и благоприятное влияние на состояние растения благодаря АМГ [67].

В настоящее время мировой экономический кризис вынуждает сельхозпроизводителей сокращать внесение фосфорных удобрений путем использования инокулята АМГ. Потенциал АМГ привлек внимание производителей биоудобрений и в настоящий момент несколько компаний приступили к производству основанных на АМГ инокулятов. Общая тенденция производителей биоудобрений основывается на использовании нескольких видов АМГ в качестве компонентов инокулята. Лишь некоторые производители выбрали подход единичного инокулята. Использование разных видов микоризных грибов может быть универсальным, поскольку их можно обнаружить во взаимодействии с множеством растений-хозяев в различных биомах. Промышленные инокулянты часто рекламируют как подходящие для широкого ряда растений и условий окружающей среды, однако их реальные преимущества не всегда положительные [68]. По этой причине, чтобы способствовать развитию рынка АМГ инокулятов, необходимо усиливать связь между исследователями и компаниями, производящими инокулянты и представить наиболее успешные практические достижения при применении инокулятов [69]. Необходимость контролировать биологический состав инокулята возникла из-за возможного наличия

болезнетворных микроорганизмов и сорняков, но прежде всего ввиду необходимости оценить чистоту продукта с точки зрения состава АМГ, т.к. список разновидностей микроорганизмов, указанных на этикетке промышленных инокулятов, не всегда точно соответствует фактическому составу инокулята. Кроме того, являясь облигатными симбионтами, инокулят АМГ в основном производится с использованием культуры в контейнерах, в теплицах, камерах роста или на полях, и поэтому не может быть свободен от внешних микроорганизмов. Вследствие этого, по причине риска заражения болезнетворными микроорганизмами, многие производители используют агрохимикаты. Чтобы снизить распространение патогенов нужно не включать остатки корня растения-хозяина в состав инокулятов, а в качестве альтернативы, фрагменты корня могут быть поверхностно стерилизованными, не подвергая потере жизнеспособности спор АМГ. На успех процесса инокуляции влияет выбор инокулятов грибов АМ. Применяемые инокуляты производятся из коллекций культур, но не используют местные АМГ. Местные АМГ из повреждённых осмотическим стрессом зон, могут более эффективно справиться со стрессом, вызванным засолением, чем другие грибы. Рассмотренные исследования по использованию местных изолятов АМГ указывают на их более высокую эффективность по повышению защитной функции растения от клубеньковых нематод и более активному росту в зараженных марганцем почвах. В условиях солевого стресса у растений, инокулированных местными АМГ, наблюдался более высокий сухой вес побегов, эффективность фотосинтеза, устьичная проводимость и накопление глутатиона, чем у растений, инокулированных АМГ из коллекций культур. Таким образом, оптимальная выгода будет получена в результате инокуляции после тщательного отбора благоприятных сочетаний хозяина и экологической нишей гриба [70, 71].

Благодаря развитию биотехнологии появились методики генетического анализа, дающие возможность на молекулярном уровне дать характеристику всем сообществам АМГ в составе сложных сообществ, таких как почва и инокулятов арбускулярно-микоризных грибов. Данные методики также позволяют изучить инокулированные микоризные грибы внутри растения-хозяина во время периода выращивания, а высокая про-

пускная способность секвенирования потенциально предлагает самую современную специализированную технику для отслеживания интродуцированного гриба, как во времени, так и в пространстве. Этот набор методов также дает возможность подтвердить уровни колонизации АМГ. Секвенирование также приводит к пониманию того, как интродуцированные АМГ взаимодействуют и сосуществуют с местным сообществом АМГ. Поэтому в будущем, будет разработан и выпущен в производство инокулят на основе микоризных грибов, учитывающий все особенности данного производства [66, 67, 71, 72].

**Методы масштабного разведения инокулята.** Методом масштабного разведения АМГ до момента инокуляции является использование ловчих растений. Есть несколько других альтернатив – это гидропонные системы, такие как аэропоника и гидропоника, где разводятся исключительно чистые споры и создаются благоприятные условия для растения-хозяина. В настоящее время данные системы получили широкое применение в массовом производстве. Другим методом, способствующим успешному масштабному размножению АМГ, является использование корней моноксенической культуры с ограниченным количеством видов грибов арбускулярной микоризы, при этом культивируются инокулированные молодые корни, способные разрастаться после преобразования с почвенной бактерией *Agrobacterium rhizogenes*, содержащей плазмиды стимуляции корня. Большое количество спор, мицелия и колонизированных корней получают из одной чашки Петри всего за несколько месяцев. Компоненты внекорневой и внутрикорневой фазы грибов АМ включают в себя споры, части мицелия, взятые из подземной гифальной системы, и несколько организмов, находящихся внутри как живых, так и мертвых фрагментов корня. Было установлено, что внутрикорневые везикулы являются основным источником вторичного роста для некоторых видов грибов АМ. Различные таксоны грибов АМ отличаются способностью размножаться из определенной пропатулы. Размножение посредством фрагментации мицелия имеет более важное значение для разновидностей семейства *Glomeraceae*, тогда как прорастание спор является приоритетным видом размножения для представителей других семейств - *Gigasporaceae*, *Acaulosporaceae* и *Scutellosporaceae*. Следовательно, чтобы



применить многовидовой инокулят, для этого следует просеять субстрат и тонко нарезать корни ловчего растения, внести различные виды пропагул микоризных грибов. Лишь в нескольких случаях использовались в производстве инокулята только споры или споры вместе с гифами, а в единичных экспериментах использовались фрагменты микоризованного корня (корневые инокуляты) [73, 74, 75].

Эксперименты с инокуляцией одним видом, имеют больший успех в увеличении биомассы побегов, чем эксперименты с инокуляцией несколькими видами одновременно. Таким образом, инокуляция грибов АМГ из различных сообществ, имеющих разные функциональные признаки, положительного эффекта на рост растений не оказала в том случае, когда растение-хозяин подвергалось одному фактору стресса. Меньшее разнообразие видов грибов, которые в состоянии снизить этот стресс, может обеспечить максимальную пользу для растения-хозяина, в то время как в полевых условиях при действии многочисленных стрессоров понадобилось бы большее разнообразие видов микоризных грибов [76, 77, 78, 79]. В ходе другого исследования в тепличных условиях было предположено, что именно состав видов в рамках партнерских отношений может в большей степени влиять на эффективность симбиоза. Другой аспект, это тот факт, что виды растений, включая зерновые культуры, значительно различаются по их способности реагировать на процесс инокуляции АМГ [80, 81].

**Выводы и перспективы.** В представленном обзоре подчеркивается, что в целом инокуляция микоризными грибами приносит положительные результаты в практике растениеводства как в контролируемых и полевых, так и в условиях *in vitro*, главным образом благодаря пользе, которую этот вид симбионтов микоризных грибов может предоставить растению-хозяину. Существует растущий интерес к использованию инокулятов АМГ, что в свою очередь может значительно сократить использование синтетических удобрений и других химикатов, тем самым способствуя получению биологически чистого продукта. Однако отсутствие стабильных методов инокуляции и крупномасштабного производства инокулянтов, все еще представляет главное препятствие стабильному введению АМГ в протоколы культивирования и созданию на основе микоризных грибов биологических удобрений.

### Список литературы

1. Brundrett, M. C. Diversity and classification of mycorrhizal association / M. C. Brundrett // *Biol. Rev.* – 2004. Vol. 79. – P. 473–495.
2. Read, D. J. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots / D. J. Read // D.H. Jennings, A.D.M. Rayner (eds.). *The ecology and physiology of the fungal mycelium.* – Cambridge: Cambridge University Press, 1984. – P. 215–240.
3. Prasad, R. Introduction to mycorrhiza: historical development in Mycorrhiza / Eds. Varma A., Prasad R., Tuteja N. (Cham: Springer), 2017. – P. 1–7. DOI: [org/10.1007/978-3-319-53064-2\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-53064-2_1).
4. Koide, R. T. A history of research on arbuscular mycorrhizal / R. T. Koide, B. Mosse // *Mycorrhiza.* – 2004. – № 14. – P. 145–163.
5. Pozo, M. J. Impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant response to biotic stress: the role of plant defense mechanisms / M.J. Pozo [et al.] // *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function.* – 2010. – Chapter 9. – P. 193–207.
6. Алещенкова, З. М. Влияние арбускулярных микоризных грибов на рост и развитие растений / З.М. Алещенкова [и др.] // *Наука и инновации* – 2011. – № 2(96). – С. 59–63.
7. Самарина, Л. С. Эндифитные микроорганизмы как промоутеры роста растений в культуре *in vitro*/ Л.С. Самарина [и др.] // *Сельскохозяйственная биология*, 2017. – Сочи, Россия. – Т. 52, № 5. – С. 917–927.
8. Соловьева, Е. Арбускулярные микоризные грибы в почвенно-климатических условиях Беларуси/ Е. Соловьева, З. Алещенкова// *Мат-лы 22-ой Междунар. науч.-практ.конф. «Human and Nature Safety»* 4–6 мая 2016г. – АСУ, Каунасский р. – С.152–156.
9. Jansa, J. *In vitro* and post *in vitro* inoculation of micropropagated Rhododendrons with ericoid mycorrhizal fungi/ *Appl. Soil Ecol.* / J. Jansa. – 2000. – №15. – P.125–136.
10. Jakobsen, I. Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhiza / I. Jakobsen // *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology* // 2<sup>nd</sup> ed. Berlin: Springer. – 1999. – P. 305–332.
11. Kumawat, N. Role of Biofertilizers in Agriculture / N. Kumawat // *Popular kheti.* – Vol. 5(4). – 2017. – P. 63–66.
12. Bonfante, P. Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal

- symbiosis / P. Bonfante // *Nat Commun.* – Vol. 1(48). – 2010. DOI: [org/10.1038/ncomms1046](https://doi.org/10.1038/ncomms1046).
13. Friesen, M. I. Microbially mediated plant functional traits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* / M. I. Friesen. – 2011. – Vol. 42. – P. 23–46. DOI: [org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145039](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145039).
  14. Santander, C. Arbuscular mycorrhizal colonization promotes the tolerance to salt stress in lettuce plants through an efficient modification of ionic balance / C. Santander // *J. Soil Sci. Plant Nutr.* – № 19(2). – 2019. – P. 321–331. DOI: [org/10.1007/s42729-019-00032-z](https://doi.org/10.1007/s42729-019-00032-z).
  15. Normand, L. Rooting and acclimatization of micropropagated cuttings are enhanced by the ectomycorrhizal fungi / L. Normand // *Physiologia Plantarum*, – Vol.98. – 1996. – P. 759–766. DOI: [org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb06682](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb06682).
  16. Lehmann, A. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants – A meta-analysis / A. Lehmann // *Soil Biol. Biochem.* – Vol.69, – 2014. – P. 123–131. DOI: [org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001).
  17. Singh, L. Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance / L. Singh // *Plant Signaling & Behavior*. – Vol.6 (2). – 2011. – P. 175–191. DOI: [org/10.4161/psb.6.2.14146](https://doi.org/10.4161/psb.6.2.14146).
  18. Mohammad, M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on growth and nutrient uptake of barley grown on soils with different levels of salts / M. Mohammad, // *J. Plant Nutr.* – Vol. 26. – 2011. – P. 125–137. DOI: [org/10.1081/PLN-120016500](https://doi.org/10.1081/PLN-120016500).
  19. Marschner, H. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis / H. Marschner // *Plant & Soil*. – Vol. 159. – 1994. – P. 89–102.
  20. Johnson, D. In situ (CO<sub>2</sub>)-C-13 pulse labeling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhiza to the soil / D. Johnson // *New Phytol.* – Vol. 153. – 2002. – P. 327–334
  21. Nehls, U. Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas gene expression, monosaccharide transport and metabolic control / U. Nehls // *New Phytol.* – Vol. 150. – 2001. – P. 533–541.
  22. Buscot, F. Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems / F. Buscot // *FEMS Microbiol. Rev.* – Vol. 24. – 2000. – P. 601–614.
  23. Azcon, R. Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (<sup>15</sup>N) under increasing N supply to the soil / R. Azcon // *Can. J. Bot.* – 2001. – Vol.79. – P. 1175–1180.
  24. Hestrin, R. Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition / R. Hestrin // *Commun. Biol.* – Vol. 2. – 2019. – 233 p. DOI: [org/10.1038/s42003-019-0481-8](https://doi.org/10.1038/s42003-019-0481-8).
  25. Bucher, M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces / M. Bucher // *New Phytol.* – № 173(1) – 2007. – P.11–26. DOI: [org/10.1111/j.14698137.2006.01935.x](https://doi.org/10.1111/j.14698137.2006.01935.x).
  26. Paterson, E. Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralization / E. Paterson // *Plant Soil.* – Vol. 408. – 2016. – P. 243–254. DOI: [org/10.1007/s11104-016-2928-8](https://doi.org/10.1007/s11104-016-2928-8).
  27. Jones, M. D. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? / M.D. Jones // *Can. J. Bot.* – Vol. 82. – 2004. – P. 1089–1109.
  28. Casieri, L. Transcriptional response of *Medicago truncatula* sulphate transporters to arbuscular mycorrhizal symbiosis with and without Sulphur stress / L. Casieri // *Planta* – Vol. 235. – 2012. – P. 1431–1447. DOI: [org/10.1007/s00425-012-1645-7](https://doi.org/10.1007/s00425-012-1645-7).
  29. Jiang, Y. N. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi / Y. N. Jiang // *Science* – Vol. 356. – 2017. – P. 1172–1175. DOI: [org/10.1126/science.aam9970](https://doi.org/10.1126/science.aam9970).
  30. Garcia, K. The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. / K.Garcia, S.D. Zimmermann // *Front. Plant Sci.* – 2014. – p. 337. DOI: [org/10.3389/fpls.2014.00337](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00337).
  31. Pallon, J. Symbiotic fungi that are essential for plant nutrient uptake in vestigial NMP. / J. Pallon // *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect., B* 260. – 2007. – P. 149–152. DOI: [org/10.1016/j.nimb.2007.02.018](https://doi.org/10.1016/j.nimb.2007.02.018).
  32. Olsson, P. A. Phosphorus availability influences elemental uptake in the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*, as revealed by particle-induced X-ray emission analysis / P. A. Olsson // *Appl. Environ. Microbiol.* – Vol.74. – 2007. – P. 4144–4148. DOI: [org/10.1128/AEM.00376-08](https://doi.org/10.1128/AEM.00376-08).
  33. Olsson, P. A. Elemental composition in vesicles of an arbuscular mycorrhizal fungus, as

- revealed by PIXE analysis / P. A. Olsson // *Fungal Biol.* – Vol. 115. – 2011. – P. 643–648. DOI: [org/10.1016/j.funbio.2011.03.008](https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.03.008).
34. Pellegrino, E. Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi / E. Pellegrino // *Soil Biol. Biochem.* – Vol. 68. – 2014. – P. 429–439. DOI: [org/10.1016/j.soilbio.2013.09.030](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.030).
35. Lehmann, A. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants – A meta-analysis / A. Lehmann // *Soil Biol. Biochem.* – Vol. 69. – 2014. – P. 123–131. DOI: [org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001).
36. Kwapata, M. B. Effects of moisture regime and phosphorus on mycorrhizal infection, nutrient uptake, and growth of cowpeas [*Vigna unguiculata* (L.) Walp] / M. B. Kwapata // *Field Crops Res.* – 1985. – P. 241–250.
37. Walder, F. A. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis / F. Walder, M. G. van der Heijden, // *Nat. Plants* – №1. – 2015. DOI: [org/10.1038/nplants.2015.159](https://doi.org/10.1038/nplants.2015.159).
38. Nouri, E. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in petunia hybrid / E. Nouri // *PLoS ONE* – № 9. – 2014. DOI: [org/10.1371/journal.pone.0090841](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090841)
39. Berruti, A. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes / A. Berruti // *Front Microbiol.* – Vol. 6. – 2016. – P. 2–13. DOI: [org/10.3389/fmicb.2015.01559](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559).
40. Novak, J. Benefits of in vitro “biotization” of plant tissue cultures with microbial inoculants / J. Novak // *In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant.* – Vol. 34. – 1998. – P. 122–130. DOI: [org/10.1007/BF02822776](https://doi.org/10.1007/BF02822776).
41. Jansa, J. In vitro and post vitro inoculation of micropropagated *Rhododendrons* with ericoid mycorrhizal fungi / J. Jansa // *Appl. Soil. Ecol.* – Vol. 15. – 2000. – P. 125–136. DOI: [org/10.1016/S0929-1393\(00\)00088-3](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00088-3).
42. Rai, M. Current advances in mycorrhization in micropropagation / M. Rai // *In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant.* – Vol. 37. – 2001. – P. 158–167. DOI: [org/10.1079/IVP2000163/](https://doi.org/10.1079/IVP2000163/)
43. Mucciarelli, M. In vitro and in vivo peppermint growth promotion by nonmycorrhizal fungal colonization / M. Mucciarelli // *New Phytologist.* – Vol. 158. – 2003. – P. 579–591. DOI: [org/10.1046/j.1469-8137.2003.00762.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00762.x).
44. Kappor, R. Arbuscular mycorrhizae in micropropagation systems and their potential application / R. Kappor // *Science Horticulturae.* – Vol. 116. – 2008. – P. 227–239 DOI: [org/10.1016/j.scienta.2008.02.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.02.002).
45. Дунаева, С. Е. Бактериальные микроорганизмы, ассоциированные с тканями растений в культуре in vitro: идентификация и возможная роль / С. Е. Дунаева // *Сельскохозяй. Биология.* – № 50(1). – 2015. – С. 3–15. DOI: [org/10.15389/agrobiology.2015.1.3rus](https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.1.3rus).
46. Srivastava, P. S. Role of Mycorrhiza in *In Vitro* Micropropagation of Plants / P. S. Srivastava // *Techniques in Mycorrhizal Studies.* Springer. – Dordrecht. – 2002. – P. 443–468. DOI: [org/10.1007/978-94-017-3209-3\\_23](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3209-3_23)
47. Kokkoris, V. The role of in vitro cultivation on asymbiotic trait variation in a single species of arbuscular mycorrhizal fungus / V. Kokkoris // *Fungal Biol.* – Vol. 123. – 2019. – P. 307–317. DOI: [org/10.1016/j.funbio.2019.01.005](https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.01.005).
48. Sun, Z. Arbuscular mycorrhizal fungal proteins 14-3-3 are involved in arbuscule formation and responses to abiotic stresses during AM symbiosis / Z. Sun // *Front. Microbiol.* – 2018. – № 5. – P. 9–19. DOI: [org/10.3389/fmicb.2018.00091](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00091).
49. Ceballos, I. The in vitro mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava / I. Ceballos // *PLoS ONE* 8 (8). – 2013. DOI: [org/10.1371/journal.pone.0070633](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070633).
50. Roupael, Y. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. / Y. Roupael // *Sci. Hortic (Amsterdam).* – Vol. 196. – 2016. – P. 91–108. DOI: [org/10.1016/j.scienta.2016.09.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.002)
51. Berruti, A. AMF components from a microbial inoculum fail to colonize roots and lack soil persistence in an arable maize field / A. Berruti // *Symbiosis.* – Vol. 72 (1). – 2016. – P. 73–80.
52. Siddiqui, Z. Effect of plant growth promoting bacterium, an AM fungus and soil types on the morphometrics and reproduction of *Meloidogyne javanica* on tomato / Z. Siddiqui // *Appl. Soil Ecol.* – № 8. – 1998. – P. 77–84.
53. Berruti, A. Application of laser microdissection to identify the mycorrhizal fungi that establish arbuscules inside root cells / A. Berruti // *Front Plant Sci.* – Vol. 4. – 2013. – P. 1–13. DOI: [org/10.3389/fpls.2013.00135](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00135).

54. Rodriguez, A. The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security / A. Rodriguez // *The ISME Journal*. – № 9 (5). – P. 1053–1061. DOI: org/10.1038/ismej.2014.207.
55. Thirkell, T. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours considerations for achieving food security / T. Thirkell // *J. Ecol.* – № 105. – 2018. – P. 921–929. DOI: org/10.1111/1365–2745.12788
56. Koltai, H. Mycorrhiza in floriculture: difficulties and opportunities / H. Koltai // *Symbiosis*. – Vol. 52. – 2010. – P. 55–63. DOI: org/10.1007/s13199–010–0090–2
57. Berruti, A. Screening of plant growth retardants for growth control in *Camellia* / A. Berruti // *Acta Hort.* – № 937. – 2012. – P. 265–270. DOI: org/10.17660/ActaHortic.2012.937.32.
58. Berruti, A. Application of nonspecific commercial AMF inocula results in poor mycorrhization in *Camellia japonica* / A. Berruti // *Symbiosis*. – Vol. 61 (2). – 2013. – P. 63–76. DOI: org/10.1007/s13199–013–0258–7.
59. Lazzara, S. Arbuscular mycorrhizal fungi altered the hypericin, pseudohypericin, and hyperforin content in flowers of *Hypericum perforatum* grown under contrasting P availability in a highly organic substrate / S. Lazzara // *Mycorrhiza*. – Vol. 27 (4). – 2017. – P. 345–354. DOI: org/10.1007/s00572–016–0756–6.
60. Htistozkova, M. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in attenuation of heavy metal impact on *Calendula officinalis* development / M. Htistozkova // *Appl. Soil Ecol.* – Vol. 101. – 2016. – P. 57–63.
61. Borriello, R. Edaphic factors trigger diverse AM fungal communities associated to exotic camellias in closely located Lake Maggiore (Italy) sites / R. Borriello // *Mycorrhiza*. – Vol. 25 (4). – 2015. – P. 253–265.
62. Bagheri, S. Terpenoids and phenolic compounds production of mint genotypes in response to mycorrhizal bio-elicitors / S. Bagheri // *Tech. J. Eng. Appl. – Sci.* 4. – 2014. – P. 339–348.
63. Sbrana, C. Beneficial mycorrhizal symbionts affecting the production of health-promoting phytochemicals / C. Sbrana // *Electrophoresis*. – Vol. 35 (11). – 2014. – P. 1535–1546.
64. Vosátka, M. Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: current achievements and bottlenecks / M. Vosátka // *Symbiosis*. – Vol. 58. – 2013. – P. 29–37. DOI: org/10.1007/s13199–0120208–9
65. van der Heijden Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future / van der Heijden // *New Phytol.* – № 205. – 2015. – P. 1406–1423. DOI: org/10.1111/nph.13288
66. Allen, M. F. Ecology of vesicular–arbuscular mycorrhizae in an arid ecosystem: use of natural processes promoting dispersal and establishment / M. F. Allen // *Mycorrhizae Decade Practical Applications and Research Priorities 7th NACOM IFAS*. – Gainesville, FL. – 2018. – P. 133–135.
67. Verbruggen, E. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success / E. Verbruggen // *New Phytol.* – № 197. – 2013. – P. 1104–1109. DOI: org/10.1111/j.14698137.2012.04348.x
68. Corkidi, L. Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions / L. Corkidi // *J. Environ. Hort.* – № 22. – 2004. – P. 149–154.
69. Tarbell, T. J. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inocula in a sand/peat medium / .J. Tarbell, TR. E. Koske // *Mycorrhiza*. – Vol. 18. – 2015. – P. 51–56. DOI: org/10.1007/s00572–007–0152–3
70. Gosling, P. Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management / P. Gosling // *Mycorrhiza*. – Vol. 24. – 2015. – P. 47–59. DOI: org/10.1007/s00572–015–0651–6.
71. Faye, A. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants / A. Faye // *Can. J. Plant Sci.* – № 93. – 2013. – P. 1201–1208. DOI: org/10.4141/cjps2013–326
72. Leyval, C. Potential of arbuscular mycorrhizal fungi for bioremediation / C. Leyval // *Mycorrhizal Technology in Agriculture*. – № 8. – 2013. – P. 175–186.
73. van der Heijden Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity / van der Heijden // *Nature*. – № 396. – 2015. – P. 69–72. DOI: org/10.1038/23932
74. Declerck, S. Monoxenic culture of the intraradical forms of *glomus* sp. Isolated from a tropical ecosystem: a proposed methodology for germplasm collection / S. Declerck // *Mycologia*. – № 90. –1998. – P. 579–585. DOI: org/10.2307/3761216
75. Bécard, G. Early events of vesicular–arbuscular mycorrhiza formation on *Ri T*–

- DNA transformed roots / G. Bécard, J.A. Fortin // *New Phytol.* – № 108. – 1988. – P. 211–218. DOI: [org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03698.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03698.x)
76. IJdo, M. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future / M. IJdo // *Mycorrhiza*. – Vol.21. – 2011. – P. 1–16. DOI: [org/10.1007/s00572-010-0337-z](https://doi.org/10.1007/s00572-010-0337-z)
77. Dalpé, Y. Arbuscular mycorrhiza inoculum to support sustainable cropping systems / Y. Dalpé, M. Monreal // *Crop Manag.* – № 10. – 2004. – P. 1094–1104. DOI: [org/10.1094/CM2004-0301-09-RV](https://doi.org/10.1094/CM2004-0301-09-RV)
78. Douds, D.D.Jr. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum / D.D.Jr. Douds // *Can. J. Plant Sci.* – №85. – 2005. – P.15–21. DOI: [org/10.4141/P03-168](https://doi.org/10.4141/P03-168)
79. Pellegrino, E. Establishment, persistence and effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal inoculants in the field revealed using molecular genetic tracing and measurement of yield components / E. Pellegrino // *New Phytol.* – № 194. – 2012. – P. 810–822. DOI: [org/10.1111/j.1469-8137.2012.04090.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04090.x)
80. Mitra, D. Role of mycorrhiza and its associated bacteria on plant growth promotion and nutrient management in sustainable agriculture / D. Mitra // *Int. J. Life Sci. – Appl. Sci.* №1. – 2019. – P. 1–10.
81. Declerck, S. Monoxenic culture of the intraradical forms of *glomus* sp. Isolated from a tropical ecosystem: a proposed methodology for germplasm collection / S. Declerck // *Mycologia*. – № 90. – 1998. – P. 579–585. DOI: [org/10.2307/3761216](https://doi.org/10.2307/3761216)
- References**
1. Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal association. *Biological reviews*. 2004, vol. 79, pp. 473–495.
2. Read D.J., Jennings, D.H., Rayner A.D.M. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots. Cambridge: Cambridge University Press, 1984, pp. 215–240.
3. Prasad R., Varma, A., Prasad, R., Tuteja, N. Introduction to mycorrhiza: historical development in *Mycorrhiza*. Springer, 2017, pp.1–7. DOI: [org/10.1007/978-3-319-53064-2\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-53064-2_1)
4. Koide R.T., Mosse, B. A history of research on arbuscular mycorrhizal. *Mycorrhiza*. 2004, no.14, pp. 145–163.
5. Pozo M.J., Jung, S.C., Lopez-Raez, J.A. Impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant response to biotic stress: the role of plant defense mechanisms. *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*, 2010, ch. 9, pp.193–207.
6. Aleshchenkova Z.M., Safronova, G., Solov'eva, E., Fedorenchik A. Vliyanie arbuskulyarnykh mikoriznykh gribov na rost i razvitie rastenii [The influence of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and development of plants]. *Nauka i innovatsii*. [Science and Innovation], 2011, no. 2, pp. 59–63 (In Russian)
7. Camarina, L.S. Endofitnye mikroorganizmy kak promoutery rosta rastenii v kul'ture in vitro. [Endophytic microorganisms as promoters of plant growth in vitro culture]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. [Agricultural biology], Sochi, 2017, Rossiya, vol. 52, no. 5, pp. 917–927 (In Russian)
8. Solov'eva E., Aleshchenkova Z. Arbuskulyarnye mikoriznye griby v pochvenno-klimaticheskikh usloviyakh Belarusi. [Arbuscular mycorrhizal fungi in the soil-climatic conditions of Belarus]. *Materialy 22-oi Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Human and Nature Safety»* [Materials of the 22nd International Scientific and Practical Conference «Human and Nature Safety»]. Kaunas, 2016, pp. 152–156 (In Russian)
9. Jansa J. In vitro and post vitro inoculation of micropropagated *Rhododendrons* with ericoid mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, 2000, no.15, pp.125–136.
10. Jakobsen I. Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*, 2nd ed., Springer-Verlag Berlin, 1999, pp. 305–332.
11. Kumawat N. Role of Biofertilizers in Agriculture. *Popular Kheti*, 2017, vol. 5(4), pp. 63–66.
12. Bonfante P. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat Commun*, 2010, vol. 1(48). DOI: [org/10.1038/ncomms1046](https://doi.org/10.1038/ncomms1046)
13. Friesen M.I. Microbially mediated plant functional traits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, vol. 42, pp. 23–46. DOI: [org/10.1146/annurev-eolsys-102710-145039](https://doi.org/10.1146/annurev-eolsys-102710-145039)
14. Santander C. Arbuscular mycorrhizal colonization promotes the tolerance to salt stress in lettuce plants through an efficient modification of ionic balance. *Journal of Soil Science*

- and Plant Nutrition, 2019, no. 19(2), pp. 321–331. DOI: org/10.1007/s42729-019-00032-z
15. Normand L. Rooting and acclimatization of micropropagated cuttings are enhanced by the ectomycorrhizal fungi. *Physiologia Plantarum*, 1996, vol. 98, pp. 759–766. DOI: org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb06682
16. Lehmann A. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants. A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, vol.69, pp. 123–131. DOI: org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001
17. Singh L. Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. *Plant Signaling & Behavior*. 2011, vol. 6 (2), pp. 175–191. DOI: org/10.4161/psb.6.2.14146
18. Mohammad M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on growth and nutrient uptake of barley grown on soils with different levels of salts, *Journal of Plant Nutrition*, 2011, vol.26, pp. 125–137. DOI: org/10.1081/PLN-120016500.
19. Marschner H. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant & Soil*. 1994, vol. 159, pp. 89–102.
20. Johnson D. In situ (CO<sub>2</sub>)–C–13 pulse labeling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhiza to the soil. *New Phytologist*, 2002, vol. 153, pp. 327–334.
21. Nehls U. Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas gene expression, monosaccharide transport and metabolic control. *New Phytologist*, 2001, vol.150, pp. 533–541.
22. Buscot F. Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems. *FEMS Microbiology Review*, 2000, vol. 24, pp. 601–614.
23. Azcon R. Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (<sup>15</sup>N) under increasing N supply to the soil. *Canadian Journal of Botany*, 2001, vol. 79, pp. 1175–1180.
24. Hestrin R. Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. *Communications Biology – Nature*, 2019, vol. 2, p. 233. DOI: org/10.1038/s42003-019-0481-8
25. Bucher M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist*, 2007, vol. 173 (1), pp. 11–26. DOI: org/10.1111/j.14698137.2006.01935.x
26. Paterson E. Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralization. *Plant & Soil*. 2016, vol. 408, pp. 243–254. DOI: org/10.1007/s11104-016-2928-8
27. Jones M.D. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany*, 2004, vol. 82, pp. 1089–1109.
28. Casieri L. Transcriptional response of *Medicago truncatula* sulphate transporters to arbuscular mycorrhizal symbiosis with and without Sulphur stress. *Planta*, 2012, vol. 235, pp. 1431–1447. DOI: org/10.1007/s00425-012-1645-7.
29. Jiang Y.N. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 2017, vol. 356, pp.1172–1175. DOI: org/10.1126/science.aam9970
30. Garcia K. and Zimmermann S.D. The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. *Frontiers in Plant Science*, 2014, p. 337. DOI: org/10.3389/fpls.2014.00337
31. Pallon J. Symbiotic fungi that are essential for plant nutrient uptake in vestigial NMP. *Section B of Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*, 2007, pp. 149–152. DOI: org/10.1016/j.nimb.2007.02.018
32. Olsson P.A. Phosphorus availability influences elemental uptake in the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*, as revealed by particle-induced X-ray emission analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, vol. 74, pp. 4144–4148. DOI: org/10.1128/AEM.00376-08
33. Olsson P.A. Elemental composition in vesicles of an arbuscular mycorrhizal fungus, as revealed by PIXE analysis. *Fungal Biology Reviews*, 2011, vol. 115, pp. 643–648. DOI: org/10.1016/j.funbio.2011.03.008
34. Pellegrino E. Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, vol. 68, pp. 429–439. DOI: org/10.1016/j.soilbio.2013.09.030
35. Lehmann A. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants – A meta-analysis. *Biology and Biochemistry*, 2014, vol. 69, pp. 123–131. DOI: org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001
36. Kwapata M.B. Effects of moisture regime and phosphorus on mycorrhizal infection, nutrient uptake, and growth of cowpeas [*Vigna unguiculata* (L.) Walp]. *Field Crops Research*, 1985, pp. 241–250.

37. Walder F. and van der Heijden M.G.A. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature Plants*, 2015, no. 1. DOI: [org/10.1038/nplants.2015.159](https://doi.org/10.1038/nplants.2015.159)
38. Nouri E. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in petunia hybrid. *PLoS ONE*, 2014, no. 9. DOI: [org/10.1371/journal.pone.0090841](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090841)
39. Berruti A. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Front Microbiology*, 2016, vol. 6, pp. 2–13. DOI: [org/10.3389/fmicb.2015.01559](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559)
40. Novak J. Benefits of in vitro "biotization" of plant tissue cultures with microbial inoculants. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*, 1998, vol. 34, pp. 122–130. DOI: [org/10.1007/BF02822776](https://doi.org/10.1007/BF02822776)
41. Jansa J. In vitro and post vitro inoculation of micropropagated *Rhododendrons* with ericoid mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, 2000, vol. 15, pp. 125–136. DOI: [org/10.1016/S0929-1393\(00\)00088-3](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00088-3)
42. Rai M. Current advances in mycorrhization in micropropagation. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*, 2001, vol. 37, pp. 158–167. DOI: [org/10.1079/IVP2000163](https://doi.org/10.1079/IVP2000163)
43. Mucciarelli M. In vitro and in vivo peppermint growth promotion by nonmycorrhizal fungal colonization. *New Phytologist*, 2003, vol. 158, pp. 579–591. DOI: [org/10.1046/j.1469-8137.2003.00762.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00762.x)
44. Kappor R. Arbuscular mycorrhizae in micropropagation systems and their potential application. *Science Horticulturae*, 2008, vol. 116, pp. 227–239. DOI: [org/10.1016/j.scienta.2008.02.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.02.002)
45. Dunaeva S.E. Bakterial'nye mikroorganizmy, associirovannye s tkanjami rastenij v kulture in vitro: identifikacija i vozmozhnaja rol' [Bacterial microorganisms associated with plant tissues in an in vitro culture: identification and possible role]. *Sel'skohozjajstvennaja Biologija* [Agricultural Biology], 2015, no. 50 (1), pp. 3–15. DOI: [org/10.15389/agrobiol.2015.1.3rus](https://doi.org/10.15389/agrobiol.2015.1.3rus)
46. Srivastava P.S. Role of Mycorrhiza in In Vitro Micropropagation of Plants. *Techniques in Mycorrhizal Studies*. Springer. Dordrecht, 2002, pp. 443–468. DOI: [org/10.1007/978-94-017-3209-3\\_23](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3209-3_23)
47. Kokkoris V. The role of in vitro cultivation on asymbiotic trait variation in a single species of arbuscular mycorrhizal fungus. *Fungal Biology Reviews*, 2019, vol. 123, pp. 307–317. DOI: [org/10.1016/j.funbio.2019.01.005](https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.01.005)
48. Sun Z. Arbuscular mycorrhizal fungal proteins 14–3–3 are involved in arbuscule formation and responses to abiotic stresses during AM symbiosis. *Frontiers in Microbiology*, 2018, no. 5, pp. 9–19. DOI: [org/10.3389/fmicb.2018.00091](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00091)
49. Ceballos I. The in vitro mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava. *PLoS ONE*, 2013, no. 8 (8). DOI: [org/10.1371/journal.pone.0070633](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070633)
50. Roupheal Y. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*. Amsterdam, 2016, vol. 196, pp. 91–108. DOI: [org/10.1016/j.scienta.2016.09.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.002)
51. Berruti A. AMF components from a microbial inoculum fail to colonize roots and lack soil persistence in an arable maize field. *Symbiosis*, 2016, vol. 72 (1), pp. 73–80.
52. Siddiqui Z. Effect of plant growth promoting bacterium, an AM fungus and soil types on the morphometrics and reproduction of *Meloidogyne javanica* on tomato. *Applied Soil Ecology*, 1998, no. 8, pp. 77–84.
53. Berruti A. Application of laser microdissection to identify the mycorrhizal fungi that establish arbuscules inside root cells. *Frontiers in Plant Science*, 2013, vol. 4, pp. 1–13. DOI: [org/10.3389/fpls.2013.00135](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00135)
54. Rodriguez A. The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security. *The ISME Journal*, 2014, no. 9 (5), pp. 1053–1061. DOI: [org/10.1038/ismej.2014.207](https://doi.org/10.1038/ismej.2014.207)
55. Thirkell T. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours considerations for achieving food security. *Journal of Ecology*, 2018, no. 105, pp. 921–929. DOI: [org/10.1111/1365-2745.12788](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12788)
56. Koltai H. Mycorrhiza in floriculture: difficulties and opportunities. *Symbiosis*, 2010, vol. 52, pp. 55–63. DOI: [org/10.1007/s13199-010-0090-2](https://doi.org/10.1007/s13199-010-0090-2)
57. Berruti A. Screening of plant growth retardants for growth control in *Camellia*. *Acta Horticulturae*, 2012, no. 937, pp. 265–270. DOI: [org/10.17660/ActaHortic.2012.937.32](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.937.32)
58. Berruti A. Application of nonspecific commercial AMF inocula results in poor mycorrhization in *Camellia japonica*. *Symbiosis*, 2013, vol. 61 (2), pp. 63–76. DOI: [org/10.1007/s13199-013-0258-7](https://doi.org/10.1007/s13199-013-0258-7)

59. Lazzara S. Arbuscular mycorrhizal fungi altered the hypericin, pseudohypericin, and hyperforin content in flowers of *Hypericum perforatum* grown under contrasting P availability in a highly organic substrate. *Mycorrhiza*, 2017, vol. 27 (4), pp. 345–354. DOI: org/10.1007/s00572-016-0756-6
60. Htistozkova M. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in attenuation of heavy metal impact on *Calendula officinalis* development. *Applied Soil Ecology*, 2016, vol. 101, pp. 57–63.
61. Borriello R. Edaphic factors trigger diverse AM fungal communities associated to exotic camellias in closely located Lake Maggiore (Italy) sites. *Mycorrhiza*, 2015, vol. 25 (4), pp. 253–265.
62. Bagheri S. Terpenoids and phenolic compounds production of mint genotypes in response to mycorrhizal bio-elicitors. *Applied Science and Engineering Progress*, 2016, vol. 18, sci. 4, pp. 339–348.
63. Sbrana C. Beneficial mycorrhizal symbionts affecting the production of health-promoting phytochemicals. *Electrophoresis*, 2014, vol. 35 (11), pp.1535–1546.
64. Vosátka M. Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: current achievements and bottlenecks. *Symbiosis*, 2013, vol. 58, pp. 29–37. DOI: org/10.1007/s13199-0120208-9
65. van der Heijden Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 2015, no. 205, pp. 1406–1423. DOI: org/10.1111/nph.13288
66. Allen M.F. Ecology of vesicular–arbuscular mycorrhizae in an arid ecosystem: use of natural processes promoting dispersal and establishment. *Mycorrhizae Decade Practical Applications and Research Priorities 7th NACOM IFAS*. Gainesville, FL., 2018, pp.133–135.
67. Verbruggen E. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success, *New Phytologist*, 2013, no. 197, pp. 1104–1109. DOI: org/10.1111/j.14698137.2012.04348.x
68. Corkidi L. Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions. // *Journal of Environmental Horticulture*, 2004, no. 22, pp. 149–154.
69. Tarbell T.J., Koske R.E. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inocula in a sand/peat medium. *Mycorrhiza*, 2015, vol. 18, pp. 51–56. DOI: org/10.1007/s00572-007-0152-3
70. Gosling P. Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management. *Mycorrhiza*, 2015, vol. 24, pp. 47–59. DOI: org/10.1007/s00572-015-0651-6
71. Faye A. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants. *Canadian Journal of Plant Science*, 2013, no. 93, pp. 1201–1208. DOI: org/10.4141/cjps2013-326
72. Leyval C. Potential of arbuscular mycorrhizal fungi for bioremediation. *Mycorrhizal Technology in Agriculture*, 2013, no. 8, pp.175–186.
73. Van der Heijden Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 2015, no. 396, pp. 69–72. DOI: org/10.1038/23932
74. Declerck S. Monoxenic culture of the intraradical forms of *glomus* sp. Isolated from a tropical ecosystem: a proposed methodology for germplasm collection. *Mycologia*, 1998, no. 90, pp. 579–585. DOI: org/10.2307/3761216
75. Bécard G., Fortin J.A. Early events of vesicular–arbuscular mycorrhiza formation on Ri T–DNA transformed roots. *New Phytologist*, 1988, no. 108, pp. 211–218. DOI: org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03698.x
76. Ijdo M. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. *Mycorrhiza*, 2011, vol. 21, pp. 1–16. DOI: org/10.1007/s00572-010-0337-z
77. Dalpé Y., Monreal M. Arbuscular mycorrhiza inoculum to support sustainable cropping systems. *Crop Management*, 2004, no. 10, pp. 1094–1104. DOI: org/10.1094/CM2004-0301-09-RV
78. Douds D.D.Jr. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Canadian Journal of Plant Science*, 2005, no. 85, pp. 15–21. DOI: org/10.4141/P03-168
79. Pellegrino E. Establishment, persistence and effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal inoculants in the field revealed using molecular genetic tracing and measurement of yield components. *New Phytologist*, 2012, no. 194, pp. 810–822. DOI: org/10.1111/j.1469-8137.2012.04090.x
80. Mitra D. Role of mycorrhiza and its associated bacteria on plant growth promotion and nutrient management in sustainable agriculture. *International Journal of Health and Life Sciences*, no.1, 2019, pp. 1–10.
81. Declerck S. Monoxenic culture of the intraradical forms of *glomus* sp. Isolated from a



tropical ecosystem: a proposed methodology  
for germplasm collection. *Mycologia*, 1998,

no. 90, pp. 579–585. DOI:  
[org/10.2307/3761216](https://doi.org/10.2307/3761216)

*Received 3 April 2020*