



<https://doi.org/10.33220/1026-3365.145.2024.112>

## МІКОРИЗНІ АСОЦІАЦІЇ СОСНИ: ВИДИ, ЇХНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТА РОЛЬ У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ

В. Дишко<sup>1\*</sup>, П. Боровик<sup>2</sup>, Т. Ошако<sup>3</sup>, К. Давиденко<sup>4</sup>

Зміна клімату, що триває, може призвести до погіршення умов росту багатьох деревних порід, зокрема сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.), однієї з найважливіших лісоутворювальних порід у лісах України. У цьому огляді наведено аналіз результатів вітчизняних та зарубіжних досліджень щодо властивостей мікоризи та її значення для лісових екосистем, проаналізовано особливості симбіозу між сосною та її мікоризними супутниками, досліджено їхню роль у стійкості дерев до стресових чинників, зокрема до збудників хвороб. Акцентовано увагу на особливостях будови мікоризи та її впливі на ріст і розвиток видів сосни. Підкреслено антагоністичну роль мікоризи стосовно патогенів і важливу роль мікоризних грибів у підтриманні життєздатності й росту дерев, особливо в контексті відновлення екосистем.

Ключові слова: мікоризний симбіоз, антагоністи, стійкість дерев, мікоризація.

**Вступ.** Дослідження впливу зміни клімату на ріст і розвиток деревних видів у лісах Європи свідчать, що в найближчому майбутньому площі, придатні для їхнього існування, можуть значно зменшитися. Прогнозоване зменшення ареалу цих видів матиме екологічні наслідки, що вплине на ведення лісового господарства та охорону природи. За трьома сценаріями зміни клімату – оптимістичним, помірним і песимістичним – деревні види реагуватимуть по-різному на ці зміни (Read and Prez-Moreno, 2003). Згідно із цими прогнозами лісові деревні види умовно поділяють на три групи: перша – види порівняно стійкі (наприклад, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* і *Quercus petraea*); друга – види, що найбільше постраждають від зміни клімату (*Betula pendula*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*), а третя – інтродуценти, спроможні адаптуватися до нових умов (*Pseudotsuga menziesii*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*) (Read and Prez-Moreno, 2003; Pecl *et al.*, 2017; Veresoglou *et al.*, 2017). Якщо ці прогнози справдяться, постраждають більшість деревних видів, зокрема *Pinus sylvestris*, одна з головних лісоутворювальних порід як в Україні, так і в Європі. Найбільшим рівень загрози буде для видів, які наразі мають найпівнічніші центри поширення (Dyderski *et al.*, 2018).

Актуальним завданням сьогодення є розроблення методів збереження важливих деревних видів та їхньої адаптації до кліматичних змін. Здатність дерев успішно рости й розвиватися в екстремальних умовах кліматичних змін залежить від їхніх адаптивних можливостей, зокрема від особливостей формування кореневої системи. Важливу роль у цьому процесі відіграє симбіоз із мікоризою (Peay *et al.*, 2016; Dobo *et al.*, 2018), який підвищує життєздатність і позитивно впливає на ріст рослин, а також забезпечує захист від токсичних сполук і патогенів. Мікоризні гриби, утворюючи симбіоз із кореневою системою дерев, сприяють поглинанню води та поживних речовин, таких як фосфор, азот і цинк (Dahlberg,

<sup>1</sup> Дишко Валентина, кандидат сільськогосподарських наук, Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г.М. Висоцького, вул. Григорія Сковороди, 86, Харків, 61024, Україна. E-mail: [valya\\_dishko@ukr.net](mailto:valya_dishko@ukr.net), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2553-109X>

<sup>2</sup> Боровик Петр, доктор філософії, Лісовий науково-дослідний інститут, вул. Братів Лісових, 3, Сенкочин Старий, 05-090 Рашин, Польща. E-mail: [pborow@poczta.onet.pl](mailto:pborow@poczta.onet.pl), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2906-246X>

<sup>3</sup> Ошако Томаш, доктор філософії, професор, Лісовий науково-дослідний інститут, вул. Братів Лісових, 3, Сенкочин Старий, 05-090 Рашин, Польща; E-mail: [t.oszako@pb.edu.pl](mailto:t.oszako@pb.edu.pl), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4688-2582>

<sup>4</sup> Давиденко Катерина, кандидат сільськогосподарських наук, доцент, Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г.М. Висоцького, вул. Григорія Сковороди, 86, Харків, 61024, Україна; Department of Forest Mycology and Plant Pathology, Uppsala BioCenter, Swedish University of Agricultural Sciences, P.O. Box 7026, 75007 Uppsala, Sweden. E-mail: [kateryna.davydenko74@gmail.com](mailto:kateryna.davydenko74@gmail.com), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6077-8533>

\* Адреси для кореспонденції: [valya\\_dishko@ukr.net](mailto:valya_dishko@ukr.net); [kateryna.davydenko74@gmail.com](mailto:kateryna.davydenko74@gmail.com)

2001). Понад 90 % судинних рослин у природних екосистемах утворюють асоціації з мікоризними грибами (Dahlberg, 2001), що значно підвищує їхню життєздатність, особливо в умовах зміни клімату.

Мікориза виконує ключову роль у забезпеченні стійкості лісових екосистем. У результаті кліматичних змін відбувається деградація біоти, що знижує життєздатність і різноманіття деревних насаджень (Helgason *et al.*, 2002). Мікоризний симбіоз є важливим для підтримання кореневої системи дерев у стресових умовах, він сприяє транспорту метаболітів та захисту від негативних чинників (Smith and Read, 2010; van Der Heijden *et al.*, 2015; Tedersoo *et al.*, 2020).

Види сосни, що є облигатними мікотрофами, формують основу лісових екосистем помірного клімату. Завдяки поширенню мікоризи утворюються зв'язки між деревами одного чи різних видів, що полегшує обмін поживними речовинами та підвищує стійкість насаджень до змін довкілля (Dahlberg and Stenström, 1991).

Мікоризні гриби відіграють важливу роль у підтримці росту та збереженні дерев, особливо в контексті відновлення екосистем. Негативний досвід лісовідновлення на ґрунтах, що позбавлені лісової мікрофлори, свідчить про позитивний вплив штучної інокуляції дерев мікоризою. Загально визнаним фактом, підтвердженим численними дослідженнями, є вплив мікоризи на ріст і збереженість рослин в умовах стресу. Водночас механізми взаємодії рослин і мікоризи залишаються недостатньо вивченими, як і фізіологія мікоризних грибів. Мікоризні гриби відіграють важливу роль також у кругообігу поживних речовин і депонуванні вуглецю в ґрунті, утримуючи від 50 до 70 % вуглецю, що накопичується в лісовій підстилці та ґрунті (Sterkenburg *et al.*, 2015; Kyaschenko *et al.*, 2017). Вони також сприяють підтриманню продуктивності дерев, особливо в умовах бідних на поживні речовини ґрунтів.

Таким чином, мікоризні асоціації є ключовим компонентом лісових екосистем, що сприяє стійкості й продуктивності деревних видів, особливо в умовах зміни клімату. Використання мікоризних грибів у лісовому господарстві може відіграти важливу роль у реабілітації деградованих ґрунтів і підвищенні їхньої родючості (Banerjee *et al.*, 2018).

*Мета роботи* – проаналізувати публікації щодо ролі мікоризних грибів у стійкості лісових дерев, зокрема сосни, до стресових умов.

**Матеріали й методи.** Дослідження проведено на основі аналізу 77 публікацій вітчизняних і закордонних дослідників щодо впливу зміни клімату на мікоризні гриби, властивості мікоризи та її значення для лісових екосистем, а також ролі мікоризи в підвищенні стійкості сосни до збудників хвороб.

**Результати. Вплив зміни клімату на мікоризні гриби.** Зміна клімату суттєво впливає на мікоризні асоціації, які відіграють ключову роль у підтримці функціонування екосистем і здоров'я рослин. Підвищення температури, зміни в режимі опадів і збільшення вмісту CO<sub>2</sub> в атмосфері створюють нові умови існування для мікоризних грибів, що, зі свого боку, впливає на їхні симбіотичні відносини з рослинами (Kottke and Oberwinkler, 1986). Оскільки мікориза є критичним компонентом підземних екосистем, ці зміни можуть мати важливі наслідки для біорізноманіття, росту рослин і їхньої здатності адаптуватися до нових кліматичних умов (Agarwal and Sah, 2009).

Одним із ключових аспектів впливу кліматичних змін на мікоризу є зміна температурних режимів. Підвищення температури може прискорювати метаболічні процеси в мікоризних грибах, а також впливати на їхнє поширення та симбіотичну активність. У теплішому кліматі деякі види грибів можуть бути замінені іншими, менш ефективними симбіонтами, що знижує продуктивність мікоризних асоціацій. Зміни вологості ґрунту, спричинені частішими посухами або надмірними опадами, також можуть впливати на розвиток мікоризних гіф, зменшуючи їхню спроможність транспортувати поживні речовини й воду (Milović *et al.*, 2021). Підвищення температури й зміни вологості ґрунту можуть сприяти поширенню патогенних грибів, які конкурують із мікоризними грибами за ресурси. Це може знизити ефективність захисної функції мікоризи, яка зазвичай допомагає рослинам протистояти патогенам (Claridge *et al.*, 2009).

Збільшення вмісту CO<sub>2</sub> в атмосфері стимулює фотосинтез рослин, що, на перший погляд, може збільшити масу асимілятів, які передаються мікоризним грибам. Дослідження свідчать, що підвищений рівень CO<sub>2</sub> сприяє росту мікоризних грибів, але не завжди призводить до покращення стану рослин (Agarwal and Sah, 2009). Це може означати, що рослини інвестують більше ресурсів у підтримку своїх грибних партнерів, отримуючи менше користі в умовах зміни клімату.

Мікоризні гриби утворюють різноманітні симбіотрофні зв'язки з різними функціями – від деструкції й вивільнення органічно зв'язаних поживних речовин (сапротрофи й мікоризні види) до зменшення впливу стресу (клімат, патогени, шкідники та лісогосподарські заходи) та акумуляції вуглецю (Tederloo *et al.*, 2014). Hawkins *et al.* (2023) досліджували механізми, через які мікоризні гриби впливають на запаси вуглецю в ґрунті та шляхи його транспортування. У зв'язку з важливістю накопичення вуглецю в міцелії мікоризних грибів і його транспортування в ризосферу залучення мікоризних грибів є необхідним для підтримки росту та виживання дерев, зокрема для відновлення екосистем.

**Дослідження властивостей мікоризи та її значення для лісових екосистем.** Симбіоз мікоризних грибів і дерев давно є об'єктом інтенсивних досліджень науковців. Мікоризні мережі грибів у ґрунті, які з'єднують кореневі системи рослин, мають різні типи та специфічність, впливаючи на перерозподіл вуглецю, поживних речовин, підземну сигналізацію та регулювання конкуренції між рослинами. Лісові екосистеми значною мірою залежать від функціонування мікоризних асоціацій, які відіграють ключову роль у рості, стійкості та життєздатності видів дерев. Вплив мікоризи на лісові екосистеми є багатограним, залежить від типу мікоризи та видів дерев, із якими вона взаємодіє (Smith and Smith, 1997a; 1997b; Smith, 1980; Agarwal and Sah, 2009; Hagenbo *et al.*, 2019; Malewski *et al.*, 2023).

Одним із найважливіших типів мікоризи у лісових екосистемах є ектомікориза, яка формується на коренні багатьох деревних порід, таких як сосна (*Pinus* spp.), ялина (*Picea* spp.), береза (*Betula* spp.), бук (*Fagus* spp.) і дуб (*Quercus* spp.).

Ектомікоризні гриби (ЕМ) є особливо важливими для дерев у лісових екосистемах із бідними на поживні речовини ґрунтами. Цей тип мікоризи формується грибами відділів *Ascomycota* та *Basidiomycota* і забезпечує обмін поживними речовинами між грибом і рослиною (Mao *et al.*, 2019). Такі гриби підвищують ефективність поглинання азоту, фосфору та інших необхідних мікроелементів, що сприяє росту дерев і підвищенню їхньої стійкості до стресових чинників, таких як посуха чи екстремальні температури. Мікоризні гриби також виконують захисну функцію, допомагаючи деревам протистояти патогенам і токсичним речовинам у ґрунті (Colpaert *et al.*, 1996; Mohan *et al.*, 2015).

Арбускулярна мікориза (АМ), хоча й є менш поширеною серед деревних видів, порівнюючи з ектомікоризою, також відіграє важливу роль у деяких лісових екосистемах, особливо в молодих та відновлюваних лісах. Цей тип мікоризи бере участь у колонізації наземних рослин вже сотні мільйонів років і є найдавнішим серед інших типів мікоризи. Гриби арбускулярної мікоризи належать переважно до класу гломероміцети (*Glomeromycetes*) у складі відділу *Glomeromycota* та утворюють симбіоз із близько 80 % наземних рослин, зокрема чагарників і деяких видів дерев, підвищуючи їхню стійкість до несприятливих умов. На відміну від АМ спори ЕМ грибів розповсюджуються через плодові тіла, що дає змогу їм швидко поширюватися (Dobo *et al.*, 2018; Helgason *et al.*, 2002).

Загалом мікориза є фундаментальним компонентом лісових екосистем, що визначає стійкість і продуктивність дерев. Наразі важливо зрозуміти, як мікоризні асоціації реагують на нові умови та як це можна використати для підтримання та відновлення лісів (Kostikov *et al.*, 2004; Pereima and Ivanova, 2017; Milović *et al.*, 2021).

Дослідження мікобіому в лісових екосистемах в Україні представлені лише таксономічними описами окремих груп грибів під час ботанічних і екологічних досліджень (Kostikov *et al.*, 2004; Kuznetsova, 2011; Kopyy *et al.*, 2015; Davydenko *et al.*, 2020; Kuznetsova and Vlasenko, 2020). Водночас залишається актуальним визначення складу та функціональних

особливостей лісового мікобіому та його впливу на кругообіг поживних речовин, стійкість і продуктивність деревостанів.

Sirenko *et al.* (2011) припускали існування певних видів мікоризи, які можуть слугувати індикаторами родючості ґрунту та його придатності для вирощування певного деревного виду. Коріу *et al.* (2015) проаналізували вплив складу деревостанів на формування структури мікроорганізмів у верхньому шарі ґрунту, визначили екологічну роль деяких деревних видів у формуванні мікологічних ценозів та дослідили мікологічну структуру ґрунтів у деревостанах. Описано таксони базидіальних грибів, які спроможні синтезувати фітогормони всіх відомих типів (Kuznetsova and Vlasenko, 2020). Серед найпоширеніших – *Aphyllophorales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Uredinales*, *Ustilaginales*. У цьому дослідженні було узагальнено та порівняно дані з різних джерел про вплив природних і синтетичних стимуляторів росту на розвиток базидіоміцетів.

R. Pachlewski та J. Pachlewska (1974) у Польщі спробували ідентифікувати мікоризу сосни та здійснили штучну мікоризацію сіянців лісових дерев у лабораторних умовах. Було визначено типи мікоризи, характерні для сосни, та особливості їхнього впливу на життєдіяльність дерев. О.В. Rybak і V.O. Rybak (2015) виявили, що для сосни характерною є чітка диференціація кінцевих частин коренів на ростові та смоктальні.

Досліджено негативні наслідки короточасного впливу лісової пожежі на грибні угруповання в ґрунті на території Лівобережної України та зафіксовано зменшення загального різноманіття грибів на випалених ділянках, зокрема мікоризних грибів, які не можуть конкурувати з піонерними видами, характерними для згарищ (Davydenko *et al.*, 2020). Одержані дані свідчать про необхідність збагачення мікобіому пошкоджених лісовими пожежами, деградованих промисловими викидами або виснажених сільськогосподарським користуванням ґрунтів для сприяння успішному розвитку на них лісових насаджень.

M. Canright та T. D. Bruns (2006) дослідили відновлення мікрофлори в ґрунті після пожежі й дійшли висновку, що колонізація коренів грибами після пожежі залежить від температури. ЕМ. Kutorga *et al.* (2012) оцінили вплив лісової пожежі на різноманітність і функціональну структуру грибних асоціацій на ранній стадії сукцесії в прибережних піщаних дюнах Куршської коси в Литві та дійшли висновку, що лісова пожежа негативно вплинула на мікоризні види грибів, їхня поширеність зменшилася на різних ділянках на 3–12 %.

Oszako *et al.* (2023) дослідили склад мікобіоти ґрунту у 20-річному сосновому насадженні, створеному на землях, що були виведені з-під сільськогосподарського користування, і дійшли висновку, що відновленню симбіотичних мікоризних зв'язків на деградованих та виснажених ґрунтах сприяло попереднє внесення органічної речовини у вигляді порубкових решток.

S. D. Veresoglou *et al.* (2017) підкреслили визначну роль мікоризи як механізму співіснування рослинних угруповань у лісових насадженнях та її сприяння функціональному різноманіттю в лісовій підстилці, особливо у разі введення в насадження дерев з арбускулярним типом мікоризи. Збагачення ґрунтів мікоризоутворювальними грибами на територіях, де раніше не росли деревні види, позитивно вплинуло на приживлюваність та адаптивність рослин.

Z.G. Cardon і J.L. Whitbeck (2007) зазначили, що витрати вуглецю на формування мікоризи важко оцінити точно, але польові та лабораторні дослідження свідчать, що 10–20 % вуглецю в асоціацію своїх мікоризних грибів виділяють рослини. Порівняння інокульованих мікоризною суспензією трирічних сіянців *P. sylvestris* із контрольними інтактними рослинами свідчить, що на коренях перших мікоризні асоціації більш поширені, але мають меншу інтенсивність росту.

Machón *et al.* (2009) досліджували вплив ектомікоризного гриба *Laccaria ohiensis* (лаковиця рожева) на насіння *Pinus pinea*, заражене грибами *Fusarium fujikuroi* і *F. oxysporum*. Істотного впливу лаковиці на схожість насіння виявлено не було, однак через 18 тижнів після посіву автори зафіксували зменшення відпаду сходів. Значущі відмінності від контролю було підтверджено під час інокуляції сіянців, уражених *F. oxysporum*.

Дослідження, проведені в Україні (Ugarov *et al.*, 2013), продемонстрували позитивний вплив мікоризних грибів, таких як маслюк звичайний (*Suillus luteus*) та мухомор червоний (*Amanita muscaria*), на приживлюваність сіянців сосни у 40-річному сосновому насадженні після лісової пожежі. Спроби вирощування сосни корейської (*Pinus koraiensis*) у Латвії були безуспішними, доки в розсадник не завезли напіврозкладену лісову підстилку з місцевиростань цього виду. Додавання такого субстрату сприяло мікоризації ґрунту та розвитку відповідної мікобіоти, що позитивно вплинуло на життєздатність рослин (Bazilevskaya and Maurin, 1984).

**Мікоризні супутники сосни та їхні властивості.** Серед найпоширеніших видів, які утворюють симбіоз із сосною, є гриби з родів мухомор (*Amanita*), рядівка (*Tricholoma*), маслюк (*Suillus*), ризопогон (*Rhizopogon*), гебелома (*Hebeloma*), павутинник (*Cortinarius*) і сиройжка (*Russula*). Симбіотичні зв'язки з різними видами роду *Pinus* утворюють види роду склеродерма (*Scleroderma*) (Richter and Bruhn, 1990; Parladé *et al.*, 1996; Mohan *et al.*, 2015). Підтверджено симбіоз цього виду грибів із модриною європейською (*Larix decidua*) (Richter and Bruhn, 1990), березою повислою (*Betula pendula*), дубом скельним (*Quercus petraea*) і звичайним (*Quercus robur*) (Waller *et al.*, 1993; Raidl, 1997; Voiry 1981), вільхою (*Alnus* spp.) (Godbout and Fortin, 1983), ялиною європейською (*Picea abies*) (Brunner *et al.*, 1992) та евкаліптом (*Eucalyptus* spp.) (Kumar *et al.*, 1999). Нині рід *Scleroderma* містить близько 60 видів, і більшість з них здатні утворювати мікоризу, хоча можуть існувати як сапротрофи (Alexopoulos *et al.*, 1996; Mrak *et al.*, 2017). Однією з переваг симбіотичних зв'язків зі *Scleroderma* spp. є позитивний вплив на ріст і стресостійкість молодих рослин.

Серед описаних видів, що утворюють мікоризу із сосною звичайною, більшість мають просту і дихотомічну форму, але трапляються коралоподібні і бульбоподібні форми мікоризи. Мікоризні утворення простої форми розвиваються у родів *Amanita*, *Cortinarius*, *Coltricia*, *Hebeloma*, *Hygrophorus*, *Russula*, *Rhizopogon*, *Tricholoma*. Дихотомічно роздвоєні форми мікоризи, які часто перетворюються на коралоподібні утворення, зафіксовано в усіх видів із роду маслюк (*Suillus*), ризопогона жовтуватого (*Rhizopogon ochraceorubens*) і рядівки коричневої (*Tricholoma imbricatum*). Бульбоподібні форми можуть мати пурпурний молочний гриб (*Lactarius uvidus*) і мухомор червоний (*Amanita muscaria*). Забарвлення мікоризи видів, які є супутниками сосни, варіює від темного до світлого відтінків (Pachlewski and Pachlewska, 1974). ЕМ із роду мухомор (*Amanita*) має переважно світлі відтінки від білого до кремового, іноді коричневого (Pachlewski and Pachlewska, 1974). Ценококум гранеформе (*Cenococcium graniforme*) і міцелій кореневий (*Mycelium radice-atrovirens*) утворюють чорний міцелій (Agerer, 1996), свинуха тонка (*Paxillus involutus*) – білий, бежевий, червоний і коричневий, види з роду рядівка (*Tricholoma*) – білий, кремовий, коричневий, червоний, оливковий (Pachlewski and Pachlewska, 1974). Гладка або дещо опушена ектомікориза характерна для грибів роду хрящ-молочник (*Lactarius*), у видів лаковиця рожева (*Lacoaria ohiensis*), мухомор червоний (*Amanita muscaria*), підгруздок чорний (*Russula adusta*) та трюфель білий (*Tuber albidum*). Вплив умов навколишнього середовища не позначається на зовнішньому вигляді мікоризи.

Дослідження (Pachlewski and Pachlewska, 1974) показали, що перебіг процесів мікоризації є характерним для певних родів. Наприклад, усі види роду маслюк (*Suillus*) швидко утворюють перші ектомікоризи, кількість яких помітно збільшується уже через 1,5 місяця після інокуляції. Подібні властивості мають види роду *Rhizopogon*. Для родів *Lactarius* і *Russula* утворення перших ектомікориз зафіксовано лише через чотири місяці після інокуляції. У видів роду *Amanita* перші ектомікоризи з'являються через 1–2 місяці, проте їхня кількість і розподіл у кореневій системі є подібними до таких у родів *Lactarius* і *Russula*.

Серед ЕМ Найбільш поширені представники родів *Cortinarius*, *Hebeloma*, *Tricholoma*, для яких є характерним досить тривалий час між інокуляцією та формуванням перших мікориз. У роботах (Hilszczanska *et al.*, 1999; Hilszczanska, 2002; 2004; 2005) детально досліджено структуру мікоризи сосни, властивості мікоризних грибів і вплив вологи субстрату

на мікоризацію рослин у лісових розсадниках. За отриманими даними, сіянці із закритою кореневою системою мали меншу кількість природних мікориз, ніж сіянці з відкритою кореневою системою. Водночас сіянці сосни з мікоризованими коренями краще пристосовувалися до середовища, як порівняти з контролем, але поступалися їм за показниками росту (довжиною надземної частини).

Інтродукція чужоземних видів сосон часто супроводжується поширенням в екосистемі нових ектомікоризних грибів, що може мати як позитивні, так і негативні екологічні наслідки. Так ектомікоризні інвазії значною мірою змінюють місцеве біорізноманіття (Pušek *et al.*, 2012) та біогеохімію екосистем, особливо кругообіг азоту та вуглецю, мутуалізм і співіснування видів (Bever *et al.*, 2010; Jo *et al.*, 2019). Зміни біохімічних процесів в екосистемі та її функціональних ознак при цьому є неминучими (Jackson *et al.*, 2002; Suding *et al.*, 2004). Тому надзвичайно важливо розуміти динаміку появи нових ектомікоризних видів і наслідки для біорізноманіття та функціонування екосистем (Pecl *et al.*, 2017; Vonebrake *et al.*, 2018).

У випадку інтродукції сосни північного походження до південних районів значно зменшується різноманітність видів ЕМ, пов'язаної із сосною. У південній півкулі виявлено екзотичні сосни, колонізовані ектомікоризними грибами, що є аборигенними видами у тих регіонах (Vellinga *et al.*, 2009; Dickie *et al.*, 2017). Видовий склад цих грибів формувався під впливом місцевої історії, колонізації європейцями та торгівлі з країнами Північної півкулі, а особливості реакції самих грибів визначали ймовірність виживання після екологічної фільтрації процесу інтродукції (Dunstan *et al.*, 1998). До таких особливостей належать стійкість до висихання під час транспортування, стійкість до нових абіотичних умов, спроможність утворювати колонії зі спор і заселяти нові види *Pinus* як жителів.

Colpaert *et al.* (1996) порівнювали ефект від впливу телефори наземної (*Thelephora terrestris* (Ehr.) Ft.), козяку (*Suillus bovinus*) і склеродерми золотистої (*Scleroderma citrinum*) на поглинання вуглецю та азоту мікоризованими й немікоризованими сіянцями *P. sylvestris*, які було вирощено в напівгідропонній системі з азотом як лімітувальним фактором росту. Мікоризовані сіянці мали більшу швидкість асиміляції азоту та вище співвідношення пагін/корінь, ніж немікоризовані, але відзначалися нижчою швидкістю росту пагонів.

Польський гриб (*Imleria badia*) добре росте у різних екологічних умовах, навіть у місцях, забруднених важкими металами (Орока *et al.*, 2018). *I. badia* найчастіше утворює мікоризу із сосною та ялиною (Duñabeitia *et al.*, 1996), трапляється як у хвойних, так і в мішаних лісах Європи, Австралії та Японії, Північної Америки (від східної Канади, західної Мінесоти, і на південь до Північної Кароліни), а також у Китаї та Південно-Східній Азії.

Симбіотичний зв'язок між соснами і ЕМ, зокрема роду *Suillus*, може сприяти адаптації сосон у різних місцевиростаннях. Ці гриби є пристосованими для ранньої сукцесії в їхньому рідному ареалі і сприяють поширенню сосни за межі насаджень. Так відомі насадження сосни, в яких видовий склад грибів доволі бідний, але біомаса плодів маслока звичайного (*Suillus luteus*) значно більша, ніж у навколишніх лісах. Причинами такого домінування можуть бути відсутність конкуренції, зменшення видового різноманіття грибів або присутність каталізаторів, які сприяють розвитку мікроорганізмів у ризосфері і їхній еволюції (Comprant *et al.*, 2010).

Для мікоризних грибів, що належать до роду маслок (*Suillus*), видів мокруха рожева (*Gomphidius roseus*), ризопогон жовтуватий (*Rhizopogon luteolus*), лаковиця рожева (*Laccaria laccata*), дубовик оливково-бурий (*Boletus luridus*), павутинник переливчастий (*Cortinarius vibratilis*), характерним є інтенсивне продукування ауксинів. Дещо поступаються їм за цією властивістю роди гебелома (*Hebeloma*), рядівка *Tricholoma*), родини Болетові (*Imleria*) і види ризопогон жовтуватий (*Rhizopogon luteolus*) та ценококум гранеформе (*Cenococcum graniforme*). Відсутність сполук ауксинів зафіксовано в міцелії всіх аналізованих грибів із родів мухомор (*Amanita*), хрящ-молочник (*Lactarius*), сиріожка (*Russula*) та павутинник (*Cortinarius*), у п'яти видів з роду рядівка (*Tricholoma*), склеродерми бородавчастої (*Scleroderma verrucosum*), склеродерми золотистої (*S. citrinum*), колібії масляної (*Rhodocollybia*

*butyracea*) та міцени чистої (*Muscena pura*). Деякі із цих видів не накопичують ауксини у міцелії, а виділяють їх у навколишнє середовище. Сполуки із цитокініновою активністю було знайдено в грибах видів телефора наземна (*Thelephora terrestris*) та лаковиця двокольорова (*Laccaria bicolor*), а також у багатьох видах з родів свинуха (*Paxillus*), ризопогон (*Rhizopogon*) і маслюк (*Suillus*) (Strzelczyk and Pokojaska-Burdziej, 1984; Kraigher *et al.*, 1991).

**Роль мікоризи в підвищенні стійкості сосни до збудників хвороб.** Мікориза відіграє вирішальну роль у життєдіяльності деревних рослин у лісових екосистемах, вона покращує ріст і життєздатність дерев, забезпечуючи захист від токсичних сполук та фітопатогенних мікроорганізмів. У симбіозі з деревами мікоризні гриби утворюють біотрофну асоціацію, в якій вони отримують вуглеводи у вигляді карбогідратів від своїх рослин-живителів. Натомість гриби значно розширюють поглинальну поверхню кореневої системи дерев, що сприяє ефективнішому транспортуванню до дерева води та мінеральних поживних речовин, таких як фосфор, азот і цинк (Colpaert *et al.*, 1996; Kyaschenko *et al.*, 2017; Hagenbo *et al.*, 2019; Hawkins *et al.*, 2023).

Мікоризні гриби утворюють разом із деревами механічні бар'єри у вигляді покривів, що перешкоджають проникненню патогенів у тканини кореня, виділяють антибіотики та стимулюють клітини кореня виробляти хімічні інгібітори. Деякі гриби можуть виділяти антибіотичні речовини як у ризосфері, так і в тканині коренів (Garrett, 1956; Tripathi *et al.*, 2017; Zhdanyuk, 2020). ЕМ мають особливе значення для лісових порід, таких як сосна, ялина, дуб, бук та інші. Їхні гіфи не лише збільшують площу поглинання кореневої системи, але й виробляють спеціальні ферменти, які допомагають рослинам засвоювати такі органічні речовини, як білки, що зазвичай є недоступними для дерев. Це підвищує конкурентоспроможність дерев у середовищах із обмеженими ресурсами.

Mohan *et al.* (2015) в умовах *in vitro* порівняли антагоністичний потенціал восьми ізолятів ектомікоризних грибів – лускатки вільхової (*Flammula alnicola*), лаковиці білолистої (*Laccaria fraterna*), дощовика їстівного (*Lycoperdon perlatum*), пізоліту білого (*Pisolithus albus*), сиріжки (*Russula parazurea*), склеродерми золотистої (*Scleroderma citrinum*), маслюка бревипес (*Suillus brevipes*) і маслюка звичайного (*Suillus subluteus*) стосовно патогенних грибів (*Alternaria solani*, *Botrytis* sp., *Fusarium oxysporum*, *Lasiodiplodia theobromae*, *Phytophthora* sp., *Pythium* sp., *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii* та *Subramaniospora vesiculosa*). Усі вісім ізолятів мікоризних грибів виявили інгібуючу дію стосовно патогенів, причому максимальний рівень пригнічення патогенної мікрофлори визначено у двох видів із роду Маслюк: *Suillus brevipes* (60,31 %) і *S. subluteus* (49,46 %), а найменший – пізоліт білий (*P. albus*) (33,27 %).

Мікоризні асоціації мають особливо важливе значення в лісах із бідними на поживні речовини ґрунтами. У таких умовах мікориза значно підвищує спроможність дерев конкурувати з іншими рослинами та ґрунтовими мікроорганізмами за обмежені ресурси (Raidl, 1997; Tripathi *et al.*, 2017; Malewski *et al.*, 2023). Лісові дерева, що утворюють мікоризу, зазвичай мають кращі показники збереженості, вищу продуктивність, більш успішний ріст, як порівняти з немікоризними рослинами (Machón *et al.*, 2009; Tripathi *et al.*, 2017; Zhdanyuk, 2020).

Отже, мікориза є невід'ємною частиною лісових екосистем, забезпечуючи стабільність і продуктивність лісів, особливо в стресових умовах. У контексті зміни клімату та деградації ґрунтів мікоризні асоціації відіграватимуть ключову роль у підтриманні стійкості лісових екосистем.

**Висновки.** Мікоризні гриби відіграють важливу роль у підтримці росту та виживання дерев, особливо в разі відновлення екосистем. Негативний досвід лісовідновлення на ґрунтах, позбавлених лісової мікрофлори, підкреслює необхідність застосування штучної інокуляції дерев мікоризою. Загальноновизнаним фактом, підтвердженим численними дослідженнями, є те, що мікориза сприяє росту, збереженню та виживанню рослин в умовах стресу. Проте механізми взаємодії між рослинами та мікоризою залишаються недостатньо вивченими, як і фізіологія мікоризних грибів.



Варті особливої уваги антагоністичні властивості мікоризних грибів. Важливою характеристикою таких грибів є їхня захисна функція проти патогенів, спроможність створювати антибіотичні бар'єри та стимулювати захисні механізми рослин. Це сприяє покращенню загального стану дерев та їхньому виживанню, особливо на порушених і деградованих ґрунтах.

Зважаючи на вирішальну роль мікоризних грибів у відновленні й збереженні помірних і бореальних лісів у контексті зміни клімату, подальші дослідження та заходи щодо їхнього збереження є вкрай актуальними. Консервація нативних і стресостійких штамів мікоризних грибів сприятиме підвищенню стійкості лісових екосистем в умовах зміни клімату.

#### ПОСИЛАННЯ–REFERENCES

- Agarwal, P. and Sah, P. (2009) 'Ecological importance of ectomycorrhizae in world forest ecosystems', *Nature and Science*, 7(2), pp. 107–116.
- Agerer, R. (1996) 'Characterization of ectomycorrhizae: A historical overview', *Descript Ectomycorrhizae*, 1, pp. 1–22.
- Alexopoulos, C.J., Mims, C.W. and Blackwell M. (1996) 'Kingdom fungi – introduction to fungi and their significance to humans' in *Introductory Mycology*. 4<sup>th</sup> edn. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Banerjee, S., Schlaeppli, K. and van der Heijden, M. G. (2018) 'Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning', *Nature Reviews Microbiology*, 16(9), pp. 567–576.
- Bazilevskaya, N.A. and Maurin, A.M. (1984) *Plant introduction: theories and practical approaches*. Riga: Latvian University (in Russian).
- Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M. C., Stock, W. D., Tibbett, M. and Zobel, M. (2010) 'Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions', *Trends in Ecology & Evolution*, 25, pp. 468–478. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.05.004>
- Bonebrake, T. C., Brown, C. J., Bell, J. D., Blanchard, J. L., Chauvenet, A., Champion, C., ... and Pecl, G. T. (2018) 'Managing consequences of climate-driven species redistribution requires integration of ecology, conservation and social science', *Biological Reviews*, 93(1), pp. 284–305.
- Brunner, I., Amiet, R., Zollinger, M. and Egli, S. (1992) 'Ectomycorrhizal syntheses with *Picea abies* and three fungal species: A case study on the use of an *in vitro* technique to identify naturally occurring ectomycorrhizae', *Mycorrhiza*, 2, pp. 89–96.
- Canright, M. and Bruns, T. D. (2006) 'The effects of heat treatments on ectomycorrhizal resistant propagules and their ability to colonize bioassay seedlings', *Mycological Research*, 110(2), pp. 196–202.
- Cardon, Z.G and Whitbeck, J.L. (2007) *The rhizosphere*. Elsevier Academic Press.
- Claridge, A. W., Trappe, J. M. and Hansen, K. (2009) 'Do fungi have a role as soil stabilizers and mediators after forest fire?', *Forest Ecology and Management*, 257(3), pp. 1063–1069.
- Colpaert, J.V., Van Laere, A. and van Assche, J.A. (1996) 'Carbon and nitrogen allocation in ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings', *Tree Physiology*, 16, pp. 787–793.
- Compant, S., Van Der Heijden, M.G. and Sessitsch, A. (2010) 'Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions', *FEMS Microbiology Ecology*, 73, pp. 197–214.
- Dahlberg, A. (2001) 'Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field', *New Phytologist*, 150(3), pp. 555–562.
- Dahlberg, A. and Stenström, E. (1991) 'Dynamic changes in nursery and indigenous mycorrhiza of *Pinus sylvestris* seedlings planted out in forest and clearcuts', *Plant and Soil*, 136, pp. 73–86.
- Davydenko, K., Vysotska, N., Yushchik, V. and Markina, T. (2020) 'Early effects of a forest fire on the diversity of fungal communities in pine forests in Left-Bank Ukraine with special emphasis on mycorrhizal fungi', *Forestry and Forest Melioration*, 137, pp. 110–119.
- Dickie, I. A., Bufford, J. L., Cobb, R. C., Desprez-Loustau, M. L., Grelet, G., Hulme, P. E., ... and Williams, N. M. (2017) 'The emerging science of linked plant-fungal invasions', *New Phytologist*, 215(4), pp. 1314–1332.
- Dobo, B., Asefa, F. and Asfaw, Z. (2018) 'Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi under different plant and soil properties in Sidama, southern Ethiopia', *Agroforestry Systems*, 92, pp. 91–101.
- Duñabeitia, M.K., Hormilla, S., Salcedo, I. and Peña, J.I. (1996) 'Ectomycorrhizae synthesized between *Pinus radiata* and eight fungi associated with *Pinus* spp.', *Mycologia*, 88, pp. 897–908.
- Dunstan, W. A., Malajczuk, N. and Dell, B. (1998) 'Effects of bacteria on mycorrhizal development and growth of container grown *Eucalyptus diversicolor* F. Muell. Seedlings', *Plant and Soil*, 201, pp. 241–249.
- Dyderski, M. K., Paź, S., Frelich, L. E. and Jagodziński, A. M. (2018) 'How much does climate change threaten European forest tree species distributions?', *Global Change Biology*, 24(3), pp. 1150–1163.
- Garrett, S.D. (1956) 'Biology of root-infecting fungi', *Soil Science*, 82(1), p. 97.



- Godbout, C. and Fortin, J. (1983) 'Morphological features of synthesized ectomycorrhizae of *Alnus crispa* and *A. rugosa*', *New Phytologist*, 94, pp. 249–262.
- Hagenbo, A., Hadden, D., Clemmensen, K. E., Grelle, A., Manzoni, S., Mölder, M., ... and Fransson, P. (2019) 'Carbon use efficiency of mycorrhizal fungal mycelium increases during the growing season but decreases with forest age across a *Pinus sylvestris* chronosequence', *Journal of Ecology*, 107(6), pp. 2808–2822.
- Hawkins, H. J., Cargill, R. I., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., ... and Kiers, E. T. (2023) 'Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool', *Current Biology*, 33(11), R560-R573.
- Helgason, T., Merryweather, J.W., Denison, J., Wilson, P., Young, J.P.W. and Fitter, A.H. (2002) 'Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland', *Journal of Ecology*, 90, pp. 371–384.
- Hilszczanska, D. (2002) 'Mycorrhizal fungi in Scots pine cultures after seedlings out planting on post-agricultural lands', *Folia forestalia Polonica. Serie A. Forestry*, 44, pp. 97–102.
- Hilszczanska, D. (2004) 'Mycorrhizal status of Scots pine *Pinus sylvestris* L. seedlings grown in watered and non-watered nursery condition', *Dendrobiology*, 52, pp. 23–28.
- Hilszczanska, D. (2005) 'Wpływ deszczowania siewek *Pinus sylvestris* L. na zmiany w zbiorowiskach grzybow mikoryzowych I glebowych', *Leśne Prace Badawcze*, 4, pp. 103–113 (in Polish).
- Hilszczanska, D., Oszako, T. and Sierota, Z. (1999) 'Influence of laser light on mycelial growth of *Hebeloma mesophaeum* and ectomycorrhizal development on Scots pine', *Mycorrhiza*, 8, pp. 323–327.
- Jackson, R. B., Banner, J. L., Jobbágy, E. G., Pockman, W. T., and Wall, D. H. (2002) 'Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands', *Nature*, 418, pp. 623–626. <https://doi.org/10.1038/nature00910>
- Jo, I., Fei, S., Oswalt, C. M., Domke, G. M., and Phillips, R. P. (2019) 'Shifts in dominant tree mycorrhizal associations in response to anthropogenic impacts', *Science Advances*, 5(4), eaav6358.
- Kopiy, L., Gonchar, V., Kopiy, S., Oliferchuk, V. and Kopiy, M. (2015) Influence of tree stand composition on the mycological structure of the soil', *Scientific Bulletin of UNFU*, 25, p. 8–14 (in Ukrainian).
- Kostikov, I. Yu., Dzhagan, V. V., Demchenko, E. M., Boyko, O. A., Boyko, V. R. and Romanenko, P. O. (2004) *Botany. Algae and mushrooms*. Kyiv (in Ukrainian).
- Kottke, I. and Oberwinkler, F. (1986) 'Mycorrhiza of forest trees – structure and function', *Trees*, 1, pp. 1–24.
- Kraigher, H., Grayling, A., Wang, T. L. and Hanke, D. E. (1991) 'Cytokinin production by two ectomycorrhizal fungi in liquid culture', *Phytochemistry*, 30(7), pp. 2249–2254.
- Kumar, R., Reddy, B. and Mohan, V. (1999) 'Distribution of ectomycorrhizal fungi in forest tree species of Andhra Pradesh, southern India – a new record'. *Indian Forester*, 125(5), pp. 496–502.
- Kutorga, E., Adamonytė, G., Iršėnaitė, R., Juzėnas, S., Kasparavičius, J., Markovskaja, S., ... and Treigienė, A. (2012) 'Wildfire and post-fire management effects on early fungal succession in *Pinus mugo* plantations, located in Curonian Spit (Lithuania)', *Geoderma*, 191, pp. 70–79.
- Kuznetsova, O. V. (2011) 'The effect of growth stimulants on the development of the vegetative mycelium of *Pleurotus ostreatus* (Jacq: Fr.) Kumm', *Biotechnologia Acta*, 4(3), pp. 082–089 (in Ukrainian).
- Kuznetsova, O. and Vlasenko, E. (2020) 'Effect of natural and synthetic phytohormones on growth and development of higher Basidiomycetes', *Biotechnol. Acta*, 13, pp. 19–31.
- Kyaschenko, J., Clemmensen, K. E., Karlton, E. and Lindahl, B. D. (2017) 'Below-ground organic matter accumulation along a boreal forest fertility gradient relates to guild interaction within fungal communities', *Ecology Letters*, 20(12), pp. 1546–1555.
- Machón, P., Pajares, J., Diez, J. and Alves-Santos, F. (2009) 'Influence of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* on pre-emergence, post-emergence and late damping-off by *Fusarium oxysporum* and *F. verticillioides* on Stone pine seedlings', *Symbiosis*, 49, pp. 101–109.
- Malewski, T., Borowik, P., Olejarski, I., Berezovska, D., Dyshko, V., Behnke-Borowczyk, J., Pusz, W., Matic, S. and Oszako, T. (2023) 'Mycobiome of post-agricultural soils 20 years after application of organic substrates and planting of pine seedlings', *Forests*, 14, 36. <https://doi.org/10.3390/f14010036>
- Mao, Z., Corrales, A., Zhu, K., Yuan, Z., Lin, F., Ye, J., Hao, Z. and Wang, X. (2019) 'Tree mycorrhizal associations mediate soil fertility effects on forest community structure in a temperate forest', *New Phytologist*, 223, pp. 475–486.
- Milović, M., Kebert, M. and Orlović, S. (2021) 'How mycorrhizas can help forests to cope with ongoing climate change?', *Šumarski List*, 145(5–6), pp. 279–286.
- Mohan, V., Nivea, R. and Menon, S. (2015) 'Evaluation of ectomycorrhizal fungi as potential bio-control agents against selected plant pathogenic fungi', *Journal of Academia and Industrial Research*, 3, pp. 408–412.
- Mrak, T., Kühndorf, K., Grebenc, T., Štraus, I., Münzenberger, B. and Kraigher, H. (2017) '*Scleroderma areolatum* ectomycorrhiza on *Fagus sylvatica* L.', *Mycorrhiza*, 27, pp. 283–293.
- Opoka, W., Kała, K., Krężałek, R., Sułkowska-Ziaja, K., Maślanka, A. and Muszyńska, B. (2018) 'TLC-Densitometry analysis of indole compounds in mycelial culture of *Imleria badia* and *Agaricus bisporus* enriched with precursors – serine or anthranilic acid', *Acta Chromatographica*, 30(4), pp. 236–242. <https://doi.org/10.1556/1326.2017.00325>
- Pachlewski, R. and Pachlewska, J. (1974) *Studies on symbiotic properties of mycorrhizal fungi of pine (*Pinus silvestris* L.) with the aid of the method of mycorrhizal synthesis in pure cultures on agar*. Warsaw: Forest Research Institute.

- Parladé, J., Pera, J. and Alvarez, I.F. (1996) 'Inoculation of containerized *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus pinaster* seedlings with spores of five species of ectomycorrhizal fungi', *Mycorrhiza*, 6, pp. 237–245.
- Peay, K. G., Kennedy, P. G. and Talbot, J. M. (2016) 'Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome', *Nature Reviews Microbiology*, 14(7), pp. 434–447.
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., *et al.* (2017). Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being', *Science*, 355, eaai9214. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>
- Pereima, I. V. and Ivanova, T. V. (2017) 'Stimulation of growth of species of the fungus of the genus *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. at a glucose nutrition', *Biotechnologia Acta*, 10(6), pp. 45–52 (in Ukrainian).
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U. and Vilà, M. (2012) 'A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment', *Global Change Biology*, 18, pp. 1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- Raidl, S. (1997) *Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen*. Berlin/Stuttgart: Cramer; Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Bibliotheca Mycologica, Volume 169. ISBN 978-3-443-59071-0
- Read, D.J. and Perez-Moreno, J. (2003) 'Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance?', *New Phytologist*, 157, pp. 475–492.
- Richter, D.L. and Bruhn, J.N. (1990) '*Scleroderma citrinum* (Gasteromycetes, Sclerodermatales) and *Larix decidua* form ectomycorrhizae in pure culture', *Nova Hedwigia*, 50, pp. 355–360.
- Rybak, O. V. and Rybak, V. O. (2015) 'Resistance of pine forests with understory crops of red oak to root fungus', *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 216(1), pp. 146–154 (in Ukrainian).
- Sirenko, O.G., Belova, N., Maltsov, I.Y., Marynyuk, M.M. and Sokol, V. (2011) 'Mycorrhiza of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. under natural and cultural conditions and the results of artificial mycorrhization of seedlings', *Newsletter of Precarpathian Natl. Univ. named after Vasyl Stefanyk. Ser. Biol.*, 15, pp. 224–234 (in Ukrainian).
- Smith, F. A. and Smith, S. E. (1997a) 'Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses', *New Phytologist*, 137, pp. 373–388.
- Smith, F. A. and Smith, S. E. (1997b) 'Tansley review no. 96 structural diversity in (vesicular)–arbuscular mycorrhizal symbioses', *The New Phytologist*, 137(3), pp. 373–388.
- Smith, S. S. (1980) 'Mycorrhizas of autotrophic higher plants', *Biological Reviews*, 55(4), pp. 475–510.
- Smith, S.E. and Read, D.J. (2010) *Mycorrhizal Symbiosis*. Cambridge: Academic Press.
- Sterkenburg, E., Bahr, A., Brandström Durling, M., Clemmensen, K. E. and Lindahl, B. D. (2015) 'Changes in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient', *New Phytologist*, 207(4), pp. 1145–1158.
- Strzelczyk, E. and Pokojaska-Burdziej, A. (1984) 'Production of auxins and gibberellin-like substances by mycorrhizal fungi, bacteria and actinomycetes isolated from soil and the mycorrhizosphere of pine (*Pinus silvestris* L.)', *Plant and Soil*, 81(2), pp. 185–194.
- Suding, K.N., Gross, K.L. and Houseman, G.R. (2004) 'Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology', *Trends in Ecology & Evolution*, 19, pp. 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Pöhlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N. S., Wijesundera, R., ... and Abarenkov, K. (2014) 'Global diversity and geography of soil fungi', *Science*, 346(6213), 1256688.
- Tedersoo, L., Bahram, M. and Zobel, M. (2020) 'How mycorrhizal associations drive plant population and community biology', *Science*, 367.
- Tripathi, S., Mishra, S.K., Varma, A. (2017). 'Mycorrhizal fungi as control agents against plant pathogens', in Varma, A., Prasad, R., Tuteja, N. (eds) *Mycorrhiza – Nutrient Uptake, Biocontrol, Ecorestoration*. Springer, Cham, pp. 161–178. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68867-1\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68867-1_8)
- van Der Heijden, M.G., Martin, F.M., Selosse, M.A. and Sanders, I.R. (2015) 'Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future', *New Phytologist*, 205, pp. 1406–1423.
- Vellinga, E.C., Wolfe, B.E. and Pringle, A. (2009) 'Global patterns of ectomycorrhizal introductions', *New Phytologist*, 181(4), pp. 960–973.
- Veresoglou, S.D., Wulf, M. and Rillig, M.C. (2017) 'Facilitation between woody and herbaceous plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi in temperate European forests', *Ecology and Evolution*, 7(4), pp. 1181–1189.
- Voiry, H. (1981) 'Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France', *European Journal of Plant Pathology*, 11, pp. 284–299.
- Waller, K., Raidl, S. and Agerer, R. (1993) 'Ectomycorrhizae of *Scleroderma citrinum*', *Zeitschrift für Mykologie*, 59(2), pp. 141–153 (in German).
- Ugarov, V., Popov, O., Danilenko, O. and Nozhenko, N. (2013) 'Influence of *Pinus sylvestris* L. seedlings preplanting mycorrhization on survival and growth of forest plantations on the burned areas', *Forestry and Forest Melioration*, 123, 134–139.
- Zhdanyuk, I. (2020) *The effect of mycorrhizal preparation on the productivity of soybeans under Polissia conditions*. Technical Report; Institutional Repository of Polissia National University: Zhytomyr, Ukraine (in Ukrainian).

**MYCORRHIZAL ASSOCIATIONS OF PINE: SPECIES, THEIR CHARACTERISTICS, AND ROLE IN FOREST ECOSYSTEMS**

Dyshko V.<sup>1\*</sup>, Borovyk P.<sup>2</sup>, Oshako T.<sup>3</sup>, Davydenko K.<sup>4</sup>

Recent climate change may lead to a deterioration of growing conditions for many tree species, including Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), one of the most important forest-forming species in the forests of Ukraine. This review analyses the results of national and foreign research on the properties of mycorrhiza and its importance for forest ecosystems, exploring the specificities of mycorrhizal associations, the types of mycorrhizal companions of pine, and their properties. It highlights the structural characteristics of mycorrhiza and its influence on the growth and development of pine species. Additionally, the antagonistic role of mycorrhiza in combating pathogens is emphasized, and the important role of mycorrhizal fungi is in supporting the growth and survival of trees, especially under ecosystem regeneration.

**Key words:** mycorrhizal symbiosis, antagonists, tree resistance, mycorrhization.

*Одержано редколегією 13.10.2024*

---

<sup>1</sup> Dyshko Valentyna, PhD (Agricultural Sciences), Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after the G.M. Vysotsky, Hryhoriia Skovorody Street 86, Kharkiv, 61024, Ukraine. E-mail: [valya\\_dishko@ukr.net](mailto:valya_dishko@ukr.net), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2553-109X>

<sup>2</sup> Borowik Piotr, PhD, Forest Research Institute, Sekocin Stary, Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, Poland. E-mail: [pborow@poczta.onet.pl](mailto:pborow@poczta.onet.pl), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2906-246X>

<sup>3</sup> Oszako Tomasz, PhD, Professor, Forest Research Institute, Sekocin Stary, Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, Poland. E-mail: [t.oszako@pb.edu.pl](mailto:t.oszako@pb.edu.pl), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4688-2582>

<sup>4</sup> Davydenko Kateryna, PhD (Agricultural Sciences), Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after the G.M. Vysotsky, Hryhoriia Skovorody Street 86, Kharkiv, 61024, Ukraine; Uppsala BioCenter, Swedish University of Agricultural Sciences, P.O. Box 7026, 75007 Uppsala, Sweden. E-mail: [kateryna.davydenko74@gmail.com](mailto:kateryna.davydenko74@gmail.com), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6077-8533>

\* Correspondence: [valya\\_dishko@ukr.net](mailto:valya_dishko@ukr.net); [kateryna.davydenko74@gmail.com](mailto:kateryna.davydenko74@gmail.com)