



МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИЕ ГРИБЫ В ФОРМИРОВАНИИ БИОГЕОЦЕНОЗОВ: АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Лариса В. Брындина¹, bryndinv@mail.ru, 0000-0001-2345-6789,

Юлия И. Арнаут¹✉, buta3@list.ru, 0000-0002-2303-4524,

Олеся И. Алыкова², lesea25@list.ru, 0000-0001-6747-6781.

¹ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, г. Воронеж, 394087, Россия

²МФ ФГБУ УралНИИ «Экология», ул. Баррикадная, 8, стр. 5А, г. Москва, 123242, Россия

В данном обзоре рассмотрены результаты научных экспериментов зарубежных и отечественных исследователей в области изучения микоризных ассоциаций, механизмов их симбиоза с растениями. Приведены сведения о современном состоянии вопроса: различные точки зрения по вопросу взаимодействия микоризных растений с микобионтами. Проведен сравнительный анализ по развитию микоризы у отдельных видов растений. Установлено, что максимальная степень развития микоризы соответствует семейству буковых и липовых. Рассмотрены факторы, влияющие на развитие сбалансированных и эксплуативных микоризных ассоциаций. Даны эволюционные и функциональные характеристики типов микориз. Рассмотрена польза микоризных ассоциаций как для древесных пород, так и для видов грибов, участвующих в образовании микориз. Рассмотрена роль симбионтов в микоризе, а также форма и степень развития микоризы для микотрофных растений. Аналитический обзор исследований зарубежных и отечественных ученых позволил определить предпочтительные микоризные сообщества для лесовосстановления. Отмечено, что неблагоприятные, экстремальные условия окружающей среды в большинстве случаев активизировали рост и развитие микоризных сообществ. Все перечисленные факторы следует учитывать при подборе древесных пород и видов грибов в лесном хозяйстве при лесовосстановлении.

Ключевые слова: микориза, симбиоз, древесные породы, грибы, корневая система, микотрофные растения, микобионт.

Благодарности: авторы благодарят рецензентов и редактора за вклад в экспертную оценку статьи.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Брындина Л. В. Микоризообразующие грибы в формировании биогеоценозов: аналитический обзор / Л. В. Брындина, Ю. И. Арнаут, О. И. Алыкова // Лесотехнический журнал. – 2022. – Т. 12. – № 1 (45). – С. 4–20. – Библиогр.: с. 13–20 (65 назв.). – DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2022.1/1>.

Поступила: 28.12.2021 **Принята к публикации:** 15.03.2022 **Опубликована онлайн:** 01.04.2022

MYCORRHIZAL FUNGI IN THE FORMATION OF BIOGEOCENOSSES: ANALYTICAL REVIEW

Larisa V. Bryndina¹, bryndinv@mail.ru,  0000-0001-2345-6789,

Yulia I. Arnaut¹ , buta3@list.ru,  0000-0002-2303-4524,

Olesya I. Alykova², lesea25@list.ru.  0000-0001-6747-6781.

¹Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Timiryazeva str., 8, Voronezh city, 394087, Russian Federation

²MB FSBI UralRI «Ecology», Barrikadnaya str., 8, b. 5A, Moscow, 123242, Russian Federation

Abstract

This review examines the results of scientific experiments of foreign and domestic researchers in the field of studying mycorrhizal associations, the mechanisms of their symbiosis with plants. The information about the current state of the issue is given: different points of view on the interaction of mycorrhizal plants with mycobionts. A comparative analysis of the development of mycorrhiza in individual plant species was carried out. It was found that the maximum degree of mycorrhiza development corresponds to the beech and linden families. The factors influencing the development of balanced and exploitive mycorrhizal associations are considered. The evolutionary and functional characteristics of the types of mycorrhizae are given. The benefits of mycorrhizal associations are considered, both for tree species and for species of fungi involved in the formation of mycorrhizae. The role of symbionts in mycorrhiza is considered, as well as the form and degree of development of mycorrhiza for mycotrophic plants. An analytical review of the studies of foreign and domestic scientists allowed us to determine the preferred mycorrhizal communities for reforestation. It was noted that unfavorable, extreme environmental conditions in most cases intensified the growth and development of mycorrhizal communities. All these factors should be taken into account when selecting tree species and types of fungi in forestry during reforestation.

Keywords: mycorrhiza, symbiosis, tree species, fungi, root system, mycotrophic plants, mycobiont

Acknowledgments: The authors thank the reviewers and editors for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors declare no conflict of interest.

For citation: Bryndina L. V., Arnaut Y. I., Alykova O. I. (2022) Mycorrhizal fungi in the formation of biogeocenoses: analytical review. *Lesotekhnicheskii zhurnal* [Forest Engineering journal], Vol. 12, No. 1 (45), pp. 4-20 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2022.1/1>.

Received: 28.12.2021 **Revised:** 18.02.2022 **Accepted:** 15.03.2022 **Published online:** 01.04.2022

Введение

К важным экологическим проблемам России в настоящее время можно отнести стремительно сокращающиеся площади лесов. Это снижает биоразнообразие, оказывает воздействие на изменение климата. Одной из главных причин, влияющих на эту проблему, считается антропогенная нагрузка. Техногенные факторы

усиливают деградацию почвенного покрова, уменьшая биологическую активность почвы, как следствие, ухудшается корнеобразование у растений.

В связи с этим в последнее время ведется ряд исследований роли микориз в сукцессионных процессах фитоценоза нарушенных почв, а также в регулировании цикла углерода и азота в наземных экосистемах [1-11].

В России роль микоризы исследуется с 50-х годов XX века [12]. Микориза является взаимной симбиотической связью мицелия гриба и корней высшего растения. Исключение – семейства Крестоцветных (*Brassicaceae*) и Маревых (*Chenopodiaceae*) [13]. Она играет важную роль в питании большинства высших растений, повышает стрессоустойчивость растений к различным факторам окружающей среды (засуха, болезни) [14, 15].

Современными исследователями установлено, что более 600 видов грибов способны создавать микоризные сообщества с древесными растениями, причем у большинства микоризообразующих грибов нет строгой специфичности к растению-хозяину. Адамовой Р.М. [16] проведены исследования по развитию микоризы у отдельных видов растений (табл. 1) и установлено, что максимальная степень развития микоризы соответствует семейству буковых и липовых.

Но по другим экспериментальным данным лидирует сосна. У нее насчитывается 47 видов микоризообразующих грибов, затем следуют дуб, пихта, береза, ель [17].

В лесных сообществах микоризные грибы не только влияют на растения, принадлежащие различным видам, но и принимают участие в циклах биогенных элементов [18, 19].

В настоящее время исследование микоризных ассоциаций, их биотическая связь с почвенными микроорганизмами, механизмы взаимодействия с растениями до конца не изучены. Современные исследователи отмечают не только положительный эффект от симбиоза растений с микоризой, но и паразитический [20]. Например, в эксплуативных микоризах выгоду от симбиоза получает только растение (табл. 2).

Многие исследователи считают, что в неблагоприятных условиях окружающей среды преобладают безмикоризные растения [21, 22]. На высоте 3300-3600 м над уровнем моря, в тундровых сообществах существенно снижается доля микоризных растений [23, 24]. Однако коллективом исследователей (Лавренев Н.Г. и др.) [25] установлен адаптивный характер арбускулярной микоризы альпий-

ских ковров Малого Кавказа. Несмотря на короткий вегетационный период, длительное насыщение почв водой при хорошем дренаже и большую мощность снега в течение 9–10 месяцев, растения характеризуются хорошо развитой арбускулярной микоризой.

Следует отметить, что при определенных экстремальных условиях в окружающей среде даже мутуалистические микоризные типы могут переходить к антагонизму между симбионтами [26].

Поэтому микоризные ассоциации можно рассматривать как динамическое равновесие, в котором возможен переход в любое состояние. Один и тот же микобионт может быть эндофитом, мутуалистическим симбионтом, сапрофитом или некротрофным паразитом [27-32].

В связи с вышеизложенным представляет определенный интерес выяснить, каким образом вид микоризы может влиять на рост и развитие растений в стрессовых ситуациях.

Цель исследования – выявить влияние микоризы на развитие растений в экстремальных условиях среды, рассмотреть целесообразность использования микоризы при лесовосстановлении и интродукции древесных растений, а также оценить морфо-физиологические особенности корневых систем древесных пород.

Материалы и методы

Авторами были изучены научные материалы исследований в области микоризных ассоциаций, механизмов их взаимодействия с растениями. Поиск научных источников проведен в библиографических базах научных электронных библиотек и поисковых системах: Publons (www.publons.com), Scopus (www.scopus.com), eLIBRARY.RU (www.elibrary.ru), Google Scholar (www.scholar.google.com). В качестве литературных источников были приняты во внимание научные статьи на английском и русском языках.

Статистический анализ сходства и различия 7 типов микориз осуществляли по 12 эволюционным и функциональным характеристикам на базе статистического пакета IBM SPSS Statistica v25 (анализ – классификация – иерархическая кластеризация – метод медианной кластеризации). Диаграмму сходства и различия для анализа степени

удаления от центра групп кластеров строили на основании интервальной меры Минковского, обобщающей евклидово расстояние.

Глубина поиска – с 1963 года. Поисковые запросы выполняли по следующим ключевым сло-

вам: микориза, симбиоз, древесные породы, грибы, корневая система, микотрофные растения, микобионт.

Таблица 1

Степень развития микоризы некоторых деревьев и кустарников

Table 1

The degree of development of mycorrhiza of some trees and shrubs

Семейство Family	Ботанический вид дендрофлоры Botanical species of dendroflora	Индекс по степени развития микоризы Index by the degree of mycorrhiza development
Семейство Сосновые (<i>Pinaceae</i>) Pine family (<i>Pinaceae</i>)	Сосна крючковатая, или Сосновского (<i>P. hamata D.Sosn. (P.sosnovskyi Nakai)</i>) Hooked pine, or Sosnovsky (<i>P.hamata D. Sosn. (P. sosnowskyi Nakai)</i>)	03
	Сосна пицундская (<i>P. pitynsa Stev.</i>) Pitsunda pine (<i>P. pitynsa Stev.</i>)	02
	Сосна Эльдарская (<i>P. halepensis Miller var. eldarica Medw.</i>) Eldar pine (<i>P. halepensis Miller var. eldarica Medw.</i>)	03
Семейство Буковые (<i>Fagaceae</i>) The Beech family (<i>Fagaceae</i>)	Бук восточный (<i>F.orientalis Lipsky.</i>) Oriental beech (<i>F.orientalis Lipsky.</i>)	04
	Дуб черешчатый, или летний (<i>Q. robur L.</i>) Oak petiolate, or summer (<i>Q. robur L.</i>)	04
Семейство Ивовые (<i>Salicaceae</i>) Willow family (<i>Salicaceae</i>)	Тополь дрожащий, или осина (<i>P. tremula L.</i>) Trembling poplar, or aspen (<i>P. tremula L.</i>)	02
	Тополь узкопирамидальный (<i>P. tremula Pyramidalis</i>) Narrow-pyramidal poplar (<i>P. Tremula Pyramidalis</i>)	02
	Тополь советский пирамидальный Soviet pyramidal poplar	02
Семейство Липовые (<i>Tiliaceae</i>) Linden family (<i>Tiliaceae</i>)	Липа мелколистная или сердцевидная Small-leaved linden, or heart-shaped	03
	Липа кавказская (<i>T. caucasica Rupr.</i>) Caucasian linden (<i>T. caucasica Rupr.</i>)	04
Семейство Кленовые (<i>Aceraceae</i>) Maple family (<i>Aceraceae</i>)	Клен остролистный (<i>A. platanoides L.</i>) Holly maple (<i>A. platanoides L.</i>)	03
	Клен ясенелистный или американский (<i>A. negindo L.</i>) Ash-leaved or American maple (<i>A. negindo L.</i>)	02
	Клен полевой (<i>A. campestre L.</i>) Field maple (<i>A. campestre L.</i>)	03

Примечание: 01 – нет микоризы, 02 – слабая, 03 – средняя, 04 – сильная.

Note: 01 – no mycorrhiza, 02 – weak, 03 – medium, 04 – strong.

Источник: Адамова Р.М. Исследование степени развития микоризы видов дендрофлоры в связи с интродукцией. Юг России: экология, развитие. 2009; 1: 24-28.

Source: Adamova R.M. Investigation of the degree of development of mycorrhiza of dendroflora species in connection with introduction // South of Russia: ecology, development. 2009; (1): 24-28.

Сбалансированные и эксплуативные микоризные ассоциации

Table 2

Balanced and exploitative mycorrhizal associations

Фактор Factor	Сбалансированная микориза Balanced mycorrhiza	Эксплуативная микориза Exploitative mycorrhiza
Надземная часть растения The aboveground part of the plant	Активно фотосинтезирующая Actively photosynthesizing	Нефотосинтезирующая или фотосинтез слабый Non-photosynthetic or photosynthesis is weak
Подземная часть растения The underground part of the plant	Типичная корневая система Typical root system	Корни редуцированы или отсутствуют Are the roots reduced or absent
Зависимость растения от микобионта Dependence of the plant on the mycobiont	Облигатная или факультативная Obligatory or optional	Облигатная Obligate
Зависимость микобионта от растения Dependence of the mycobiont on the plant	Большинство – облигатные симбионты, неспособные к самостоятельному существованию Most are obligate symbionts, in capable of independent existence	Выгода микобионта в симбиозе не очевидна The benefit of the mycobiont in symbiosis is not obvious
Обменные процессы Metabolic processes	Взаимный транспорт веществ, необходимых грибу и растению Mutual transport of substances necessary for the fungus and plant	Транспорт веществ, нужных растению, за счет микобионта Transport of substances needed by the plant due to mycobiont
Зона контакта Contact area	Специализированные гифы в специализированных органах растения Specialized hyphae in specialized plant organs	Неспециализированные или специализированные гифы в высокоспециализированных органах растения Non-specialized or specialized gifs specialized plant organs
Развитие Development	Колонизация микобионтом синхронизирована с ростом органов растения; внедрение происходит в молодой орган растения Colonization by the mycobiontis synchronized with the growth of plant organs; the introduction occurs in the young organ of the plant	Гриб может повторно колонизировать одни и те же клетки; может продолжать функционировать во взрослом растении The fungus can re-colonize the same cells; can continue to function in an adult plant

Источник: Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations // Biol. Rev. 2004; (79): 473-495.

Source: Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations // Biol. Rev. 2004; (79): 473-495.

Большинство исследователей в последние годы выделяют семь основных типов микориз: арбускулярная (АМ), эктомикориза (ЭМ), эктэндомикориза (ЭЭМ), эрикоидная (ЭрМ), арбутоидная (АрМ), монотропидная (ММ) и орхидная (ОМ). Последние два типа относятся к эксплуативным, остальные – к сбалансированным ассоциациям [23]. Основные характеристики указанных типов микориз приведены в табл. 3.

Арбускулярная микориза (АМ) – самая распространенная форма симбиоза в растительном мире. Ее образуют более 300 тысяч видов растений

и около 150 видов грибов. АМ преобладают в ценозах с травянистой формой растений (луга, степи, саванны, полупустыни), в умеренных лесах встречаются у растений, обитающих под пологом. В тропических лесах, для которых характерно отсутствие сезонности и низкое содержание органических веществ в почвах, АМ образуют также деревья и кустарники [26]. Мицелий не септированный, многоядерный, образует внутриклеточные структуры – арбускулы и везикулы. Арбускулы представляют основную контактную зону симбионтов, через которую происходит транспорт питательных веществ [27, 28].

Эволюционные и функциональные характеристики типов микорриз

Table 3

Evolutionary and functional characteristics of mycorrhizal types

Характеристики Specifications	АМ	ЭМ	ЭЭМ	ЭрМ	АрМ	ММ	ОМ
Растение-основное местообитание гриба The plant is the main habitat of the fungus	+	+	+	?	?	?	?
Способность гриба эффективно поглощать минеральные вещества из почвы The ability of the fungus to effectively absorb minerals from the soil	+	+	+	+	+	-/+	-/+
Высокая специализация гиф в зоне контакта High specialization of gif in the contact area	+	+	-/+	-/+	-/+	+	+
Специфичность гриба и растения-хозяина Specificity of the fungus and host plant	Низкая Low	Средняя Medium	Средняя Medium	Средняя Medium	Средняя Medium	Высокая, средняя High, medium	Высокая, средняя High, medium
Поток минеральных веществ к растению The flow of minerals to the plant	+	+	+	+?	+?	+	+
Поток органических веществ к грибу Flow of organic substances to the fungus	+	+	+	+?	+?	-/+?	-/+?
Растение: Plants:							
Переход к новым эволюционным линиям грибов Transition to new evolutionary lines of fungi	-	+	+?	+	+	+	+
Фотосинтез Photosynthesis	+/-	+/-	+/-	+	+	+/-	+/-
Облигатность ассоциации Obligateness of the association	+/-	+	+	+?	+?	+/-	+/-
Гриб: Fungi:							
Продолжение вовлечения новых линий грибов в симбиоз Continued involvement of new fungi lines in symbiosis	-	+	+?	+?	+?	+	+
Хозяин необходим для роста The host is necessary for growth	+	+	+	?	+	+	+
Способность к самостоятельному росту The ability to grow independently	-	+/-	+/-	+	+/-	+	+

Условные обозначения: ? – необходимы дальнейшие исследования; (-) – иногда встречается необычный статус.
Symbols: ? – further research is needed; (-) – sometimes there is an unusual status.

Источник: Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations // Biol. Rev. 2004; (79): 473-495.

Source: Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations // Biol. Rev. 2004; (79): 473-495.

Везикулы, напротив, являются запасными структурами и свойственны в большей степени старым корням растений. М.С. Brundrett было установлено, что увеличение доли арбускул говорит о преобладании сбалансированной микоризы, а смещение равновесия в сторону везикул увеличивает паразитизм гриба на растении [33]. Многочисленные исследования показали, что арбускулярная микориза значительно усиливает доступность минеральных веществ, витаминов, воды, ферментов, гормонов и активных веществ (фосфат и аммоний) для растений. Такой вид микоризы положительно влияет на рост, питание и развитие корневой системы за счет увеличения ее площади [34]. При этом грибы, участвующие в арбускулярной микоризе, не влияют на повышение плодородия почвы [35-38].

Эктомикоризу (ЭМ) создают около 5-6 тысяч видов растений, преимущественно древесных и кустарниковых (семейства *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae*, *Myrtaceae*, *Tiliaceae*) [35]. Микобионты представлены 6 тысячами видов грибов, преимущественно агарикоидными и гастероидными базидиомицетами [39]. Для ЭМ характерен обильный наружный мицелий, который чувствителен к концентрации кислорода в почве. Развитие ЭМ замедляется при высокой влажности почвы, низкой концентрации углеводов, поступающих в растение [40, 41]. ЭМ доминирует в лесах бореальной и умеренной зоны с высоким содержанием органических веществ в почве [42]. Эктэндомикоризу (ЭЭМ) многие исследователи считают видоизменением ЭМ при неблагоприятных для растения условиях, когда микобионт переходит к паразитизму [33]. В настоящее время ЭЭМ известна только у видов *Larix* и *Pinus* в лесных питомниках или нарушенных местообитаниях. Круг микобионтов ЭЭМ представлен 3 видами аскомицетов из *Pezizales* (*Wilcoxina mikolae*, *W. rehmi*, *Sphaerosporella brunnea*) и 2 видами несовершенных грибов *Phialophora finlandia* и *Chloridium paucisporum* [43].

Эрикоидная (ЭрМ) микориза обнаружена у вересковых растений. К настоящему времени известно около 130 микобионтов [44]. Физиологические особенности этих микобионтов изучены недо-

статочно. Однако рост вересковых на почвах с очень низким содержанием азота и высокой кислотностью, наличием ряда факторов, вызывающих стресс растений (большое количество металлов в почве, сильно пониженная или повышенная влажность, повышенные или пониженные температуры и др.), говорит о том, что представители ЭрМ способны выживать в неблагоприятных условиях.

Микобионты арбутоидной (АрМ) микоризы являются карбофилами, способствуют восстановлению хвойных пород после пожаров и других нарушений [23, 45, 46].

Монотропоидные (ММ) микоризные грибы колонизируют растения, лишенные хлорофилла. Они образуют эктомикоризную ассоциацию с такими деревьями, как бук, дуб и кедр, а затем – монотропоидную ассоциацию и передают часть углерода деревьям растениям [47].

Орхидная (ОМ) микориза одна из самых древних. Микобионтами ОМ в основном являются базидиомицеты. Большинство орхидных не способны прорасти в отсутствие гриба, который полностью обеспечивает растение всеми необходимыми питательными элементами, включая поступление сахаров, аминокислот, витаминов в течение сезона [48].

Авторами был проведен статистический анализ сходства и различия типов микориз по эволюционным и функциональным характеристикам, представленным в табл. 3. Согласно диаграмме (рис.), можно предположить достаточно высокую вероятность различия переменной АМ и группы из переменных ЭЭМ и ММ.

Достаточно высокое сходство по функциональным характеристикам обнаруживают переменные ММ и ОМ, ЭрМ и АрМ. Следует отметить, что переменные ОМ и АрМ на определенном расстоянии (1 и 11 соответственно) интегрируются в группу с переменными ММ и ЭрМ и, согласно данному типу анализа, проявляют медианное сходство. Группы ЭМ и ЭрМ по функциональным характеристикам обнаруживают вероятность достаточно близкого сходства.

Интеграция АрМ и ЭМ в ЭрМ (рис.) подтверждает экспериментальные данные, полученные Smith S.E. и Read D.J., о том, что арбутоидная

(АрМ) микориза – переходный тип между ЭрМ и ЭМ [23]. По данным аналитического обзора можно отметить, что для лесовосстановления целесообразно отдать предпочтение ЭМ и АрМ. Стоит также заметить, что микоризные сообщества растений и грибов полифункциональны. Если ранее исследо-

ватели отмечали только особенности микотрофного питания микоризных растений, то сейчас установлен целый комплекс экологических функций микоризных ассоциаций (табл. 4).

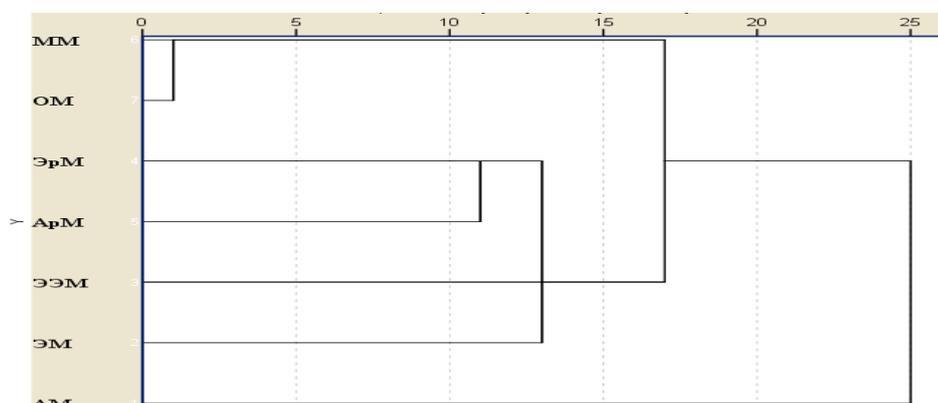


Рис. Иерархическая диаграмма сходства и различия переменных (типов микориз) по эволюционным и функциональным характеристикам
 Figure. Hierarchical diagram of similarities and differences of variables (types of mycorrhizae) by evolutionary and functional characteristics

Источник: собственная интерпретация авторов по данным табл. 3.
 Source: authors own interpretation according to Table 3.

Таблица 4

Полифункциональные характеристики наиболее распространенных типов микориз

Table4

Multifunctional characteristics of various types of mycorrhizae

Характеристики Specifications	АМ	ЭМ
Водный режим Water regime	Улучшает Improves	Улучшает Improves
Устойчивость к засолению Resistance to salinity	Повышает Increases	Повышает Increases
Потребность в углеводах The need for carbohydrates	Низкая Low	Высокая High
Поставка фосфора растению Phosphorus supply to the plant	80 %	Более 80 % >80%
Поставка азота растению Nitrogen supply to the plant	25 %	Высокая High
Защита от тяжелых металлов Protection against heavy metals	Al, Cd, Fe, Ti	?
Увеличение неорганического азота Increase in inorganic nitrogen	Активизирует рост Activates growth	Снижает рост Reduces growth
Увеличение органики в почве Increase of organic matter in the soil	Активизирует рост Activates growth	Активизирует рост Activates growth

Условные обозначения: ? – необходимы дальнейшие исследования.
 Symbols: ? – further research is needed.

Источник: Воронина Е. Ю. Микоризы и их роль в формировании сообществ. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2006; 4: 17–26.

Source: Voronina E. Y. Mycorrhizae and their role in the formation of communities. Bulletin of the Moscow University. Series 16: Biology. 2006; (4): 17-26.

Основываясь на данных, представленных в табл. 4, можно сделать вывод, что эктомикоризы (ЭМ) помогают растению усваивать питательные вещества, воду и минералы. Гифы гриба врастают в корни растения, обеспечивая оптимальный обмен веществ. При этом корни самого растения, как правило, не сильно развиты, имеют короткие ветви. Микобионтам ЭМ требуется больше органики, чем АМ [49]. ЭМ-грибы увеличивают соотношение С:N и С:P в подстилке и, таким образом, способствуют удержанию углерода в почвах [50-52].

При недостатке минеральных элементов для питания растений (особенно азота и фосфора), неблагоприятных условиях воды и воздуха микориза становится одним из основных факторов адаптации растений к изменившимся условиям окружающей среды. Микобионты способствуют повышению устойчивости биогеоценозов, формирующихся на нарушенных землях [53, 54]. Для большинства микоризных грибов предпочтительна кислая среда. Они плохо растут в нейтральной среде и практически прекращают свое развитие при pH 7,0 [55]. Другие исследователи [56] отметили, что микотрофия значительно выше на почвах с низким содержанием фосфора. Присутствие питательных веществ в почве в неперевариваемой форме значительно усиливает образование микоризы.

В неблагоприятных условиях повышается интенсивность развития микориз [57]. Так, в экстремальных лесорастительных условиях доля ми-

кориз у хвойных деревьев увеличивается в 1,5 раза [58, 59]. Но при этом снижается видовое разнообразие типов микориз.

Отечественными исследователями изучено влияние спор эктомикоризного гриба *Amanita muscaria* L. на функциональную активность корневой системы и минеральную продуктивность сосны обыкновенной, лиственницы сибирской, ели европейской, дуба черешчатого и яблони домашней [60]. Было установлено увеличение корней растений, а также отмечен самый высокий уровень минеральной продуктивности у дуба по основным элементам питания (табл. 5).

Из данных, приведенных в табл. 5, видно, что под действием эктомикоризного гриба *Amanita muscaria* L. эффективность поглощения азота корневой системой дуба была в 2,7; 8; 9,2 и 9,6 раза выше, чем корневой системой сосны, лиственницы, ели и яблони соответственно. Калий также поглощался корневой системой дуба более эффективно – в 4,5; 8,7; 15,5 и 8,8 раза лучше, чем корневой системой сосны, лиственницы, ели и яблони соответственно. Такая же закономерность отмечена и по фосфору. При этом она на 70,7 %, 86,7 %, 88,8 % и 83,7 % была ниже у сосны, лиственницы, ели и яблони соответственно. Таким образом, можно отметить, что микориза достоверно влияет на функциональную активность корней и минеральную продуктивность растений.

Таблица 5

Минеральная продуктивность, мг/м² сутки

Table 5

Mineral productivity, mg/m² day

Питательные элементы Nutritional elements	Сосна Pine tree	Лиственница Larch	Ель Fir	Дуб Oak	Яблоня Apple tree
Азот nitrogen	507	170	149	1368	143
Калий Potassium	207	107	60	932	120
Фосфор Phosphorus	172	78	66	587	96

Источник: Капустин Р.В. Влияние инокуляции грибом *Amanita muscaria* L. на минеральную продуктивность древесных растений на серых лесных почвах Нижегородской области. Вестник ВГУ, серия: Химия. Биология. Фармация. 2014; 3: 68-73.

Source: Kapustin R.V. The effect of inoculation by the fungus *Amanita muscaria* L. on the mineral productivity of woody plants on gray forest soils of the Nizhny Novgorod region. Bulletin of VSU, series: Chemistry. Biology. Pharmacy. 2014; (3): 68-73.

St. John, Coleman [61] установили, что под действием АМ увеличивается интенсивность фотосинтеза на 50 %. Smith, Read [23] обнаружили снижение поступления металлов в побеги растений, улучшение водного баланса. Все это свидетельствует о положительном влиянии микоризных грибов на рост и развитие растений.

Но есть и противоположные данные. Доступность минеральных веществ может приводить к паразитизму гриба на растении [62-64]. Растения обеспечивают микоризные грибы углеводами [65].

Уровень техногенной нагрузки на лесные экосистемы активизирует процессы повреждения тонких корней растений и микориз. Одновременно идет интенсификация заложения боковых сосущих корней, трансформирующихся в последующем в микоризы, возрастает активность ветвления микориз и увеличивается толщина поперечных размеров сосущих корней.

Эти исследования еще раз подтверждают, что недостаток элементов питания, неблагоприятный водный, воздушный режимы и другие экстремальные состояния способствуют активному развитию микоризы. Микоризообразующие грибы в таких условиях выступают как связующий элемент в формировании биогеоценозов и адаптации растений к отрицательным факторам окружающей среды.

Заключение

Таким образом, на основании проведенного анализа можно сделать следующие выводы:

1) роль каждого симбионта в микоризе, а также форма и степень развития микоризы для каждого вида микотрофных растений зависит от:

- вида гриба и породы дерева;
- конкретных лесорастительных условий;
- значений влажности и температуры;
- питательных элементов в почве;

2) узкая специализация микобионта повышает конкурентоспособность растения-хозяина, так как растения со специфичными микобионтами лучше защищены;

3) в некоторых случаях образования микоризы наблюдается преобладание паразитизма грибов, что обусловлено комплексом лесобиологических, почвенно-климатических и других условий;

4) неблагоприятные условия окружающей среды активизируют микоризообразование.

Все перечисленные факторы следует учитывать при подборе древесных пород и видов грибов в лесном хозяйстве при лесовосстановлении.

Список литературы

1. Веселкин Д. В., Лукина Н. В., Чибрик Т. С. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях. *Экология*. 2015; 5: 345–353. DOI: 10.7868/S0367059715050200.
2. Лукина Н. В. Формирование фитоценозов на золоотвалах Южноуральской ГРЭС. *Аридные экосистемы*. 2010; 16 (4-44): 62–69.
3. Лукина Н. В., Рязанова С.В. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2012; 7(26):261–269.
4. Раков Е. А., Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Трансформация растительного покрова на рекультивационном золоотвале Нижнетуринской ГРЭС. *Экология и география растений и растительных сообществ : матер. IV Междунар. науч. конференции*. Екатеринбург : Гуманитарный университет. 2018. С. 777–781.
5. Швартау В. В., Гуляев Б. И., Карлова А. Б. Особенности реакции растений на дефицит фосфора. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2009; 41 (3): 208–212. URL: <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/30270>.
6. Craine J. M., Lee W. G., Bond W. J., Williams R. J., Johnson L. C. Environmental constraints on a global relationships among leaf and root traits of grasses. *Ecology*. 2005; 86 (1): 12–19. DOI:10.1890/04-1075.

7. Hodge A., Fitter A. H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010; 107 (31): 13754–13759. DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1005874107.
8. Hodge A., Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant and Soil*. 2015; 386 (1): 1–19. DOI: 10.1007/s11104-014-2162-1.
9. Shi M., Fisher J. B., Brzostek E. R., Phillips R. P. Carbon cost of plant nitrogen acquisition: global carbon cycle impact from an improved plant nitrogen cycle in the Community Land Model. *Global Change Biology*. 2016; 22 (3): 1299–1314. DOI:10.1111/gcb.13131.
10. Santander C. Arbuscular mycorrhizal colonization promotes the tolerance to salt stress in lettuce plants through an efficient modification of ionic balance. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2019; 19(2): 321–331. DOI: org/10.1007/s42729-019-00032-z.
11. Thirkell T. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours considerations for achieving food security. *J. Ecol.* 2018; (105): 921–929. DOI: 10.1111/1365-2745.12788.
12. Микориза растений : сборник переводов из иностр. литературы / с предисл. и под ред. проф. д-ра биол. наук Н. В. Лобанова. Москва : Сельхозиздат, 1963. 431 с.
13. Trappe J. M. A. B. Frank and mycorrhizae: The challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza*. 2005; (15): 277–281. DOI: 10.1007/s00572-004-0330-5.
14. Битюцкий Н. П. Минеральное питание растений. Санкт-Петербург, 2014. 548 с. ISBN 978-5-288-05527-0.
15. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Огорокова Е. С. *Potentilla bifurca* L. на золотовах Урала в разных зонально-климатических условиях. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*. 2016; 8 (161): 27–35. ISSN: 2542-1077.
16. Адамова Р. М. Исследование степени развития микоризы видов дендрофлоры в связи с интродукцией. Юг России: экология, развитие. 2009; 1: 24–28.
17. Какой гриб образует микоризу с сосной. Микоризные грибы. Грибы и деревья. 2018. URL: <https://2balla.ru/kakoi-grib-obrazuet-mikorizu-s-sosnoi-mikoriznye-griby-griby-i.html>.
18. Booth M. G. Mycorrhizal networks mediate overstorey – understory competition in a temperate forest. *Ecol. Letters*. 2004; (7): 538–0546.
19. Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Can. J. Bot.* 2004; (82): 1243–1263.
20. Comandini O., Rinaldi A. C. Together but not forever: ectomycorrhizal symbiosis is an unstable affair. *Mycol. Res.* 2001; (150) :130 – 131.
21. Cripps C. L., Eddington L. H. Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, U.S.A., in reference to largescale patterns in arctic-alpine habitats. *Arct., Antarct., Alp. Res.* 2005; 37 (2): 177–188.
22. Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. Красанд., 2019. 576 с. ISBN 978-5-396-00915-8.
23. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis*. London, Academic Press. 1997; 605 p. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00851-2.
24. Spatafora J. W., Chang Y, Benny G. L. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 2017; 108 (5): 1028–1046.
25. Лавренов Н. Г., Зернов А. С., Кипкеев А. М. (и др.) Микориза растений в экстремальных условиях: альпийские ковры Армении. *Журнал общей биологии*. 2017; 78 (4): 80–85. ID: 29404069.
26. Воронина Е. Ю. Микоризы и их роль в формировании сообществ. *Вестник Московского университета. Серия 16: Биология*. 2006; 4: 17–26. URL: <https://www.researchgate.net/publication/316286005>.

27. Kokkoris V. The role of in vitro cultivation on asymbiotic trait variation in a single species of arbuscular mycorrhizal fungus. *Fungal Biol.* 2019; (123): 307–317. DOI: [org/10.1016/j.funbio.2019.01.005](https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.01.005).
28. Sun Z. Arbuscular mycorrhizal fungal proteins 14–3–3 are involved in arbuscule formation and responses to abiotic stresses during AM symbiosis. *Front. Microbiol.* 2018; (5): 919. DOI: [org/10.3389/fmicb.2018.00091](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00091).
29. Jiang Y. N. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science.* 2017; (356): 1172–1175. DOI: [org/10.1126/science.aam9970](https://doi.org/10.1126/science.aam9970).
30. Prasad R., Eds. Varma A., Tuteja N. Introduction to mycorrhiza: historical development in Mycorrhiza. Cham: Springer. 2017; 1–7. DOI: [org/10.1007/978-3-319-53064-2_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-53064-2_1).
31. Hestrin R. Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. *Commun. Biol.* 2019; (2): 233. DOI: [org/10.1038/s42003-019-0481-8](https://doi.org/10.1038/s42003-019-0481-8).
32. Paterson E. Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralization. *Plant Soil.* 2016; (408): 243–254. DOI: [org/10.1007/s11104-016-2928-8](https://doi.org/10.1007/s11104-016-2928-8).
33. Brundrett M. C. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* 2004; (79): 473–495. DOI: [10.1017/S1464793103006316](https://doi.org/10.1017/S1464793103006316).
34. Kothamasi D., Kuhad R.C., Babu C.R. Arbuscular mycorrhizae in a plant survival strategies. *International Society for Tropical Ecology.* 2001; 42(1): 1–13. URL: https://www.researchgate.net/publication/254999588_Arbuscular_Mycorrhizae_in_plant_survival_strategies.
35. Molina R., Massicotte H., Trappe J.M. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community ecological consequences and practical implications // Allen M.F. (Ed.) *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*, N.Y., Chapman and Hall. 1992; 357–423. URL: https://www.researchgate.net/publication/239726751_Specificity_phenomena_in_mycorrhizal_symbioses_Community-ecological_consequences_and_practical_implications.
36. Berruti A. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Front Microbiol.* 2016; (6): 2–13. DOI: [org/10.3389/fmicb.2015.01559](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559).
37. Rouphael Y. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Sci. Hortic (Amsterdam).* 2016; (196): 91–108. DOI: [org/10.1016/j.scienta.2016.09.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.002).
38. Berruti A. AMF components from a microbial inoculum fail to colonize roots and lack soil persistence in an arable maize field. *Symbiosis.* 2016; 72(1): 73–80.
39. Kendrick B. *The Fifth Kingdom.* Focus Information Group. Newburyport. MA., 2001. 373 p.
40. Read D. J. *The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots. The ecology and physiology of the fungal mycelium.* Cambridge, Cambridge University Press, 1984; 215–240.
41. Koide R. T., Xu B., Sharda J. Contrasting belowground views of an ectomycorrhizal fungal community. *New Phytol.* 2005; (166): 251–262.
42. Wallander H., Nilsson L. O., Hagerberg D., Bååth E. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytol.* 2001; (151): 753–760.
43. Yu T. E. J.-C., Egger K. N., Peterson R. L. Ectomycorrhizal associations – characteristics and Functions. *Mycorrhiza.* 2001; (11): 167–177.
44. Straker C. J. Ericoid mycorrhiza: ecological and host specificity. *Mycorrhiza.* 1996; (6): 215–225.
45. Amaranthus M. A., Perry D. A. The functioning of ectomycorrhizal fungi in the field: linkages in space and time. *Plant & Soil.* 1994; 159 (1): 133–140.
46. Wittkuhn R. S., Lamont B. B., He T. Combustion temperatures and nutrient transfers when grass trees burn. *Forest Ecology and Management.* 2017; (399): 179–187.
47. Peterson R. L., Massicotte H. B., Melville L. H. *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology.* Ottawa, 2004; 111–121.
48. Rasmussen H. N. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant & Soil.* 2002; (244): 149–163.

49. Harley J. L. The fourth benefactors' lecture. The significance of mycorrhiza. *Myc. Res.* 1989; (92): 129–139.
50. Read D. J., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // *New Phytol.* 2003; (157): 475–492.
51. Макаров М. И. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и азотном питании растений (обзор). *Почвоведение.* 2019; 2: 220–233. DOI: 10.1134/S0032180X19020102.
52. Lin G., McCormack M. L., Ma C., Guo D. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests // *New Phytol.* 2017; (213): 1440–1451.
53. Лукина Н. В., Рязанова С. В. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах. Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012; 7: 261–269.
54. Катенин А. Е. Микориза растений северо-востока европейской части СССР. Ленинград : Наука. Ленингр. Отд-ние, 1972. 139 с.
55. Голубинская Н. С. Получение арбускулярно-везикулярной микоризы в лабораторных условиях. Микориза растений. Пермь, 1979. С. 7–15.
56. Ширинкина Л. Г. Микориза пшеницы на разных агрофонах. Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1978. С. 42–51.
57. 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; 133–135.
58. Еропкин К. И. Мицелиальные чехлы и их взаимосвязь с формами микоризного окончания хвойных. Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь : Пермск. гос. ун-т, 1977. С. 78–81.
59. Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз *Pinus sylvestris* L. на техногенное загрязнение различных типов. *Сиб. Экол. Журн.* 2005; 4: 753–761.
60. Капустин Р. В. Влияние инокуляции грибом *Amanita muscaria* L. на минеральную продуктивность древесных растений на серых лесных почвах Нижегородской области. *Вестник ВГУ, серия: Химия. Биология. Фармация.* 2014; 3: 68–73. URL: <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2014/03/2014-03-13.pdf>.
61. St. John T. V., Coleman D. C. The role of mycorrhizae in plant ecology. *Can. J. Bot.* 1983; (61): 1005–1014.
62. Johnson N. C., Graham J. H., Smith F. A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism parasitism continuum. *New Phytol.* 1997; (135): 575–585.
63. Jones M. D., Smith S. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Can. J. Bot.* 2004; (82): 1089–1109.
64. Koide R. T., Schreiner R. P. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 1992; (43): 557–581.
65. Johnson D., Leake J. R., Ostle N., Ineson P., Read D. J. In situ (CO₂)-C-13 pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytol.* 2002; (153): 327–334.

References

1. Veselkin D. V., Lukina N. V., Chibrik T. S. Sootnoshenie mikorizny`x i nemikorizny`x vidov rastenij v pervichny`x texnogenny`x sukcesiyax. *E`kologiya*. 2015; (5): 345-353. (in Russ.). DOI: 10.7868/S0367059715050200.
2. Lukina N. V. Formirovanie fitocenozov na zolootvalax Yuzhnoural`skoj GRE`S. *Aridny`e e`kosistemy`*. 2010; 16 (4-44): 62–69. (in Russ.).
3. Lukina N. V., Ryazanova S. V. Osobennosti mikorizoobrazovaniya v texnogenny`x e`kosistemax. *E`kosistemy`*, ix optimizaciya i oxrana. 2012; 7 (26): 261–269. (in Russ.).
4. Rakov E. A., Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazy`rina M. A. Transformaciya rastitel`nogo pokrova na rekul`tivacionnom zolootvale Nizhneturinskoj GRE`S. *E`kologiya i geografiya rastenij i rastitel`ny`x soobshhestv: materialy` IV Mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii. Ekaterinburg: Gumanitarny`j universitet*. 2018; 777–781. (in Russ.).
5. Shvartau V. V., Gulyaev B. I., Karlova A. B. Osobennosti reakcii rastenij na deficit fosfora. *Fiziologiya i bioximiya kul`turny`x rastenij*. 2009; 41 (3): 208–212. URL: <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/30270> (in Russ.).
6. Craine J. M., Lee W. G., Bond W. J., Williams R. J., Johnson L. C. Enviromental constraints on a global relationships among leaf and root traits of grasses. *Ecology*. 2005; 86 (1): 12–19. DOI:10.1890/04-1075.
7. Hodge A., Fitter A. H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscularmycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010; 107 (31): 13754–13759. DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1005874107.
8. Hodge A., Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant and Soil*. 2015; 386 (1): 1–19. DOI: 10.1007/s11104-014-2162-1.
9. Shi M., Fisher J. B., Brzostek E. R., Phillips R. P. Carbon cost of plant nitrogen acquisition: global carbon cycle impact from an improved plant nitrogen cycle in the Community Land Model. *Global Change Biology*. 2016; 22 (3): 1299–1314. DOI:10.1111/gcb.13131.
10. Santander C. Arbuscular mycorrhizal colonization promotes the tolerance to salt stress in lettuce plants through an efficient modification of ionic balance. *J. Soil Sci. Plant Nutr*. 2019; 19(2): 321–331. DOI: org/10.1007/s42729-019-00032-z.
11. Thirkell T. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours considerations for achieving food security. *J. Ecol*. 2018; (105): 921–929. DOI: 10.1111/1365-2745.12788.
12. Mikoriza rastenij: sbornik perevodov iz inostr. literatury` / S predisl. i pod red. prof. d-ra biol. nauk N. V. Lobanova. Moskva: Sel`hozizdat, 1963; 431. (in Russ.).
13. Trappe J. M. A. B. Frank and mycorrhizae: The challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza*. 2005; (15): 277–281. DOI: 10.1007/s00572-004-0330-5.
14. Bityuczkiy N. P. Mineral`noe pitanie rastenij. SPb.: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2014;548. (in Russ.). ISBN 978-5-288-05527-0.
15. Glazyina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V., Borisova G. G., Okorokova E. S. *Potentilla bifurca L. Na zolootvalah Urala v raznyh zonal'no-klimaticheskikh usloviyah. [Potentilla bifurca L. On the ash dumps of the Urals in different zonal and climatic conditions.]*. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2016; 8 (161): 27–35. (in Russ.). ISSN: 2542-1077.
16. Adamova R. M. Issledovanie stepeni razvitiya mikorizy` vidov dendroflory` v svyazi s introdukciej. *Yug Rossii: e`kologiya, razvitie*. 2009; (1): 24-28. (in Russ.).
17. Kakoj grib obrazuet mikorizu s sosnoj. *Mikorizny`e griby`. Griby` i derev`ya*. 2018. URL: <https://2balla.ru/kakoi-grib-obrazuet-mikorizu-s-sosnoi-mikoriznye-griby-griby-i.html>. (in Russ.).
18. Booth M. G. Mycorrhizal networks mediate overstorey – understory competition in a temperate forest. *Ecol. Letters*. 2004; (7): 538–0546.

19. Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Can. J. Bot.* 2004; (82): 1243–1263.
20. Comandini O., Rinaldi A. C. Together but not forever: ectomycorrhizal symbiosis is an unstable affair. *Mycol. Res.* 2001; (150): 130 – 131.
21. Cripps C. L., Eddington L. H. Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, U.S.A., in reference to largescale patterns in arctic-alpine habitats. *Arct., Antarct., Alp. Res.* 2005; 37 (2): 177–188.
22. Onipchenko V.G. Функциональная фитocenология: синэкология растений. Красноярск. 2019; 576. (in Russ.). ISBN 978-5-396-00915-8.
23. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. London, Academic Press. 1997; 605 p. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00851-2.
24. Spatafora J. W., Chang Y, Benny G. L. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia.* 2017; 108 (5): 1028–1046.
25. Lavrenov N.G., Zernov A.S., Kipkeev A.M., Tekeev D.K., Semenova R.B., Axmetzhanova A.A., Perevedenceva L.G., Sudzilovskaya N.A., Korneicheva M.Yu., Mikoriza rastenij v e'kstremaal'ny'x usloviyax: al'pijskie kovry' Armenii. *Zhurnal obshhej biologii.* 2017; 78 (4): 80–85 (in Russ.). ID: 29404069.
26. Voronina E. Yu. Mikorizy i ix rol' v formirovanii soobshhestv. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16: Biologiya.* 2006; (4): 17–26. (in Russ.). URL: <https://www.researchgate.net/publication/316286005>.
27. Kokkoris V. The role of in vitro cultivation on asymptomatic trait variation in a single species of arbuscular mycorrhizal fungus. *Fungal Biol.* 2019; (123): 307–317. DOI: [org/10.1016/j.funbio.2019.01.005](https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.01.005).
28. Sun Z. Arbuscular mycorrhizal fungal proteins 14–3–3 are involved in arbuscule formation and responses to abiotic stresses during AM symbiosis. *Front. Microbiol.* 2018; (5): 919. DOI: [org/10.3389/fmicb.2018.00091](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00091).
29. Jiang Y. N. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science.* 2017; (356): 1172–1175. DOI: [org/10.1126/science.aam9970](https://doi.org/10.1126/science.aam9970).
30. Prasad R., Eds. Varma A., Tuteja N. Introduction to mycorrhiza: historical development in Mycorrhiza. Cham: Springer. 2017; 1–7. DOI: [org/10.1007/978-3-319-53064-2_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-53064-2_1).
31. Hestrin R. Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. *Commun. Biol.* 2019; (2): 233. DOI: [org/10.1038/s42003-019-0481-8](https://doi.org/10.1038/s42003-019-0481-8).
32. Paterson E. Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralization. *Plant Soil.* 2016; (408): 243–254. DOI: [org/10.1007/s11104-016-2928-8](https://doi.org/10.1007/s11104-016-2928-8).
33. Brundrett M. C. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* 2004; (79): 473–495. DOI: [10.1017/S1464793103006316](https://doi.org/10.1017/S1464793103006316).
34. Kothamasi D., Kuhad R.C., Babu C.R. Arbuscular mycorrhizae in plant survival strategies. *International Society for Tropical Ecology.* 2001; 42(1): 1–13. URL: https://www.researchgate.net/publication/254999588_Arbuscular_Mycorrhizae_in_plant_survival_strategies.
35. Molina R., Massicotte H., Trappe J. M. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community ecological consequences and practical implications // Allen M.F. (Ed.) *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*, N.Y., Chapman and Hall. 1992; 357–423. URL: https://www.researchgate.net/publication/239726751_Specificity_phenomena_in_mycorrhizal_symbioses_Community-ecological_consequences_and_practical_implications.
36. Berruti A. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Front Microbiol.* 2016; (6): 2–13. DOI: [org/10.3389/fmicb.2015.01559](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559).
37. Rouphael Y. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Sci. Horticulture (Amsterdam).* 2016; (196): 91–108. DOI: [org/10.1016/j.scienta.2016.09.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.002).
38. Berruti A. AMF components from a microbial inoculum fail to colonize roots and lack soil persistence in an arable maize field. *Symbiosis.* 2016; 72(1): 73–80.

39. Kendrick B. The Fifth Kingdom. Focus Information Group. Newburyport. MA., 2001. 373 p.
40. Read D. J. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots. The ecology and physiology of the fungal mycelium. Cambridge, Cambridge University Press, 1984; 215–240.
41. Koide R. T., Xu B., Sharda J. Contrasting belowground views of an ectomycorrhizal fungal community. *New Phytol.* 2005; (166): 251–262.
42. Wallander H., Nilsson L. O., Hagerberg D., Bååth E. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytol.* 2001; (151): 753–760.
43. Yu T. E. J-C., Egger K. N., Peterson R. L. Ectomycorrhizal associations – characteristics and Functions. *Mycorrhiza.* 2001; (11): 167–177.
44. Straker C. J. Ericoidmycorrhiza: ecological and host specificity. *Mycorrhiza.* 1996; (6): 215–225.
45. Amaranthus M. A., Perry D. A. The functioning of ectomycorrhizal fungi in the field: linkages in space and time. *Plant & Soil.* 1994; 159 (1): 133–140.
46. Wittkuhn R. S., Lamont B. B., He T. Combustion temperatures and nutrient transfers when grasses burn. *Forest Ecology and Management.* 2017; (399): 179–187.
47. Peterson R. L., Massicotte H. B., Melville L. H. *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology.* Ottawa, 2004; 111–121.
48. Rasmussen H. N. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant & Soil.* 2002; (244): 149–163.
49. Harley J. L. The fourth benefactors' lecture. The significance of mycorrhiza. *Myc. Res.* 1989; (92): 129–139.
50. Read D. J., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // *New Phytol.* 2003; (157): 475–492.
51. Makarov M.I. Rol' mikorizy v transformatsii soedineniy azota v pochve i pochvennom pitanii rasteniy (obzor) [Role of the Mycorrhiza in the transformation of nitrogen compounds in the soil and soil nutrition of plants (a review)]. *Pochvovedenie [Soil Science].* 2019; 2: 220–233 (in Russian). DOI: 10.1134/S0032180X19020102.
52. Lin G., McCormack M. L., Ma C., Guo D. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests. *New Phytol.* 2017; (213): 1440–1451.
53. Lukina N. V., Ryazanova S.V. Osobennosti mikorizoobrazovaniya v texnogenny`x e`kosistemax. E`kosistemy`, ix optimizaciya i oxrana. 2012; (7): 261–269. (in Russ.).
54. Katenin A. E. Mikoriza rastenij severo-vostoka evropejskoj chasti SSSR. Leningrad: Nauka. Leningr. otd-nie. 1972; 139. (in Russ.).
55. Golubinskaya N.S. Poluchenie arbuskulyarno-vezikulyarnoj mikorizy` v laboratorny`x usloviyax. Mikoriza rastenij. Perm`. 1979; 7-15. (in Russ.).
56. Shirinkina L. G. Mikoriza pshenicy na razny`x agrofonax. Mikoriza i drugie formy` konsortivny`x otnoshenij v prirode. Perm`. 1978; 42-51. (in Russ.).
57. Allen M. F. Ecology of vesicular–arbuscularmycorrhizae 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; 133–135.
58. Eropkin K. I. Micelial`ny`e chexly` i ix vzaimosvyaz` s formami mikoriznogo okonchaniya xvojn`x. Mikoriza i drugie formy` konsortivny`x otnoshenij v prirode. Perm`: Permsk. gos. un-t., 1977; 78–81. (in Russ.).
59. Veselkin D. V. Reakciya e`ktomikoriz Pinus sylvestris L. na texnogennoe zagryaznenie razlichny`x tipov. Sib. e`kol. zhurn. 2005; (4): 753–761. (in Russ.).
60. Kapustin R. V. Vliyanie inokulyacii gribom Amanitamuscarial. na mineral`nyu produktivnost` drevesny`x rastenij na sery`x lesny`x pochvax Nizhegorodskoj oblasti. *Vestnik VGU, seriya: ximiya. biologiya. Farmaciya.* 2014; (3):68-73. (in Russ.). URL: <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2014/03/2014-03-13.pdf>.

61. St. John T. V., Coleman D. C. The role of mycorrhizae in plant ecology. *Can. J. Bot.* 1983; (61): 1005-1014.
62. Johnson N. C., Graham J. H., Smith F. A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol.* 1997; (135): 575-585.
63. Jones M. D., Smith S. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Can. J. Bot.* 2004; (82): 1089-1109.
64. Koide R. T., Schreiner R. P. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 1992; (43): 557-581.
65. Johnson D., Leake J. R., Ostle N., Ineson P., Read D. J. In situ (CO₂)-C-13 pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytol.* 2002; (153): 327-334.

Сведения об авторах

Брындина Лариса Васильевна – доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории промышленных биотехнологий НИИ ИТЛК ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, г. Воронеж, 394087, Российская Федерация; e-mail: bryndinv@mail.ru.

Арнаут Юлия Ивановна – аспирант ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, г. Воронеж, 394087, Российская Федерация; e-mail: buta3@list.ru.

Алыкова Олеся Ивановна – младший научный сотрудник МФ ФГБУ «Уральский государственный научно-исследовательский институт региональных экологических проблем», ул. Баррикадная, 8, стр. 5А, г. Москва, 123242, Российская Федерация; e-mail: lesea25@list.ru.

Information about the authors

Larisa V. Bryndina – D.Sci. in Agricultural Sciences, Professor, chief researcher, laboratory of industrial biotechnology Research Institute ITFC Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Timiryazev str., 8, Voronezh, 394087, Russian Federation; e-mail: bryndinv@mail.ru.

Yulia I. Arnaut – graduate student, Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Timiryazev str., 8, Voronezh, 394087, Russian Federation; e-mail: buta3@list.ru.

Olesya I. Alykova – research assistant scientist, Ural State Research Institute of Regional Environmental Problems, Barrikadnaya str., 8, b. 5A, Moscow, 123242, Russian Federation; e-mail: lesea25@list.ru.