

УДК 631.466.12:631.811.1

## РОЛЬ МИКОРИЗЫ В ТРАНСФОРМАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В ПОЧВЕ И В АЗОТНОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ (ОБЗОР)

© 2019 г. М. И. Макаров\*

МГУ им. М.В. Ломоносова, Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1

\*e-mail: mmakarov@soil.msu.ru

Поступила в редакцию 27.07.2018 г.

После доработки 06.08.2018 г.

Принята к публикации 26.09.2018 г.

Анализируется современное состояние вопроса о значении микоризного симбиоза в контроле биогеохимического цикла азота в почвах и в азотном питании растений. Важная роль эрикоидной микоризы (ЭРМ) и эктомикоризы (ЭКМ) в обеспечении растений-хозяев азотом (N) в настоящее время общепризнана, но значение арбускулярной микоризы (АРМ) остается не вполне ясным. Экзоферменты, выделяемые в почву мицелием ЭРМ и ЭКМ, способствуют гидролизу высокомолекулярных азотсодержащих соединений органического вещества опада и почв до  $\text{NH}_4^+$  или аминокислот, с последующим их поглощением и транспортом в корневые системы растений. Грибы, образующие АРМ, не обладают или обладают очень ограниченной способностью выделять в почву гидролитические ферменты, способные разлагать высокомолекулярные органические соединения, поэтому они специализируются на поглощении неорганических форм N и аминокислот, которые появляются в почве в результате разложения высокомолекулярных азотсодержащих соединений сапротрофными микроорганизмами. Активность гидролитических экзоферментов и значение микоризы в азотном питании растений возрастают в условиях низкой обеспеченности минеральными соединениями N и уменьшаются при повышении их доступности, хотя могут быть и случаи конкурентных отношений между микоризными грибами и растениями-хозяевами за ограниченный ресурс. Изотопный состав N в растениях ( $\delta^{15}\text{N}$ ) и фракционирование изотопа  $^{15}\text{N}$  между микоризными грибами и растениями-хозяевами рассматриваются как индикаторы участия микоризы в азотном питании растений.

*Ключевые слова:* симбиоз, органическое вещество почв, экзоферменты, азот, стабильные изотопы азота  
**DOI:** 10.1134/S0032180X19020102

### ВВЕДЕНИЕ

Большинство растений наземных экосистем образуют симбиоз с микоризными грибами (~250 000 видов растений и ~50 000 видов грибов), которые участвуют в углеродном обмене и минеральном питании растений [38]. В самом общем виде мутуалистические отношения в таком симбиозе заключаются в двустороннем взаимовыгодном обмене – растение обеспечивает грибы углеводами (продуктами фотосинтеза), а грибы обеспечивают растение водой и элементами минерального питания. В вегетационных экспериментах и полевых исследованиях показано, что растения могут передавать микоризным грибам до 50% продуктов фотосинтеза, а грибы могут обеспечивать до 80% потребности растений в азоте [8, 21, 38].

Поскольку азот является важным элементом, доступность которого контролирует структуру фитоценозов и лимитирует их продуктивность

[20], изучение роли микоризы в процессах трансформации азотсодержащих соединений в почвах и в азотном питании растений привлекает внимание многих исследователей. Неудивительно, что на английском языке опубликовано большое количество экспериментальных работ и целый ряд обзоров, посвященных подобным исследованиям. Несколько обобщений опубликовано в последние годы, когда появились новые экспериментальные данные. В них все больше внимания уделяется оценке этих функциональных значений микоризы в связи с изменениями в циклах C и N, вызванными повышением концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере, изменением климата, “азотизацией” биосферы и связанными с этими процессами инвазиями растений с одним типом микоризы на территории, прежде занятые другими типами симбиоза [22, 38, 49, 60, 64, 75, 90, 95].

Изучение функционирования микоризы в условиях естественных экосистем до сих пор

остается сложной задачей в связи с большим видовым разнообразием микоризных ассоциаций, отсутствием видоспецифичности микоризного симбиоза и формированием общей мицелиальной сети, связывающей корневые системы растений как одного, так и разных видов. Большинство результатов, оценивающих участие микоризы в азотном питании растений, получено в лабораторных экспериментах с индивидуальными видами растений, искусственно колонизированными отдельными видами микоризных грибов. В основе установления факта поглощения микоризными грибами разных форм N и оценки масштаба транспорта элемента в растения лежат многочисленные лабораторные вегетационные эксперименты с изотопной меткой  $^{15}\text{N}$ , вносимой в составе  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  и органических соединений (аминокислот и меченых растительных субстратов) в отсеки, изолированные от проникновения корней (но не внешнего микоризного мицелия) тонкопористыми мембранами. Результаты таких экспериментов сложно количественно экстраполировать на экосистемный уровень, а их интерпретация имеет ряд ограничений [22, 38, 49, 64, 79, 95].

Вместе с тем появляется все больше исследований, направленных на изучение роли микоризы в регулировании биогеохимических циклов C и N в естественных экосистемах. К сожалению, этим вопросам практически не уделяется внимание российскими учеными. Усилия отечественных исследователей микоризы касаются изучения, в том числе на генетическом уровне, роли микоризы культурных растений в обеспечении их фосфором и водой, а также взаимодействия микоризы с клубеньковыми бактериями бобовых культур (ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии) [9, 10, 88]. Другие группы ученых, в большей степени ориентированные на естественные экосистемы, занимаются, преимущественно, изучением морфологии, встречаемости и сукцессий микоризы в связи с естественными и антропогенными сукцессиями фитоценозов (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Уральский федеральный университет, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, МГУ им. М.В. Ломоносова) [1, 2–4, 6, 63].

За единичными исключениями [7, 62], нам не известны опубликованные российскими учеными экспериментальные работы, посвященные изучению роли микоризы в процессах трансформации соединений углерода и азота в почвах. Поэтому настоящий обзор, вслед за переводом Вороной [8] третьего издания классической монографии по микоризному симбиозу [89], призван обратить более пристальное внимание отечественных исследователей на изучение разных аспектов функционирования микоризного симбиоза, включая его роль в важнейших биосферных

процессах — биогеохимических циклах основных биогенных элементов.

### УЧАСТИЕ РАЗНЫХ ТИПОВ МИКОРИЗЫ В ТРАНСФОРМАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И В АЗОТНОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ

Традиционно считается, что наиболее распространенные и изученные типы микоризы (эктомикориза (ЭКМ), эрикоидная микориза (ЭРМ) и арбускулярная микориза (АРМ)) имеют разное значение в азотном питании растений-хозяев. Так, ЭРМ и ЭКМ обеспечивают до 80% потребности растений в азоте, тогда как вклад АРМ ограничивается 20% [38]. Вместе с тем эти величины могут заметно варьировать в зависимости от многих факторов, таких как видовой состав микоризных грибов, физиологическое состояние симбионтов, почвенные условия, включая доступность азота [67].

**Эктомикориза.** Этот тип микоризы образуют всего ~2% растений. Она характерна, преимущественно, для многих деревьев и кустарников в экосистемах бореального и умеренного климата, произрастающих на кислых почвах с поверхностным органическим горизонтом, низкими активностями минерализации органических соединений N и нитрификации и, следовательно, с невысокой концентрацией N неорганических соединений [22].

Эктомикориза характеризуется специфической морфологией: наличием чехла из грибных гиф, окружающих корень; гиф, проникающих внутрь корня (но не проникающих в клетки) и образующих сеть Хартига; внешнего мицелия. На долю мицелия в тонких корнях растений, образующих ЭКМ, приходится от 10 до 40% их массы, а на долю внешнего мицелия в почвах хвойных лесов — до трети общей микробной биомассы [8, 50].

Типичные представители грибов, образующих ЭКМ, относятся к отделам Basidiomycota (базидиомицеты) и, в меньшей степени, Ascomycota (аскомицеты). Предположительно ЭКМ образуют около 20000 видов грибов и около 6000 видов растений [38]. Многие виды являются частичными сапротрофами, поскольку продуцируют окислительные и гидролитические экзоферменты и могут осуществлять свой углеродный обмен без участия растения-хозяина (могут выращиваться на искусственных средах). Однако далеко не все ЭКМ грибы выделяют лигнолитические и целлюлозолитические экзоферменты, что делает их зависимыми от растения-хозяина в получении C в условиях естественных экосистем [38, 60]. Показано, что до 20–50% C продуктов фотосинтеза транспортируется от растений-хозяев к ЭКМ симбионтам. Количество углеводов, затрачен-

ное растением на поддержание роста грибов, принято рассматривать, как “стоимость” симбиоза для растения [21]. Таким образом, экзоферменты ЭКМ предназначены не столько для обеспечения грибов углеродом, сколько для получения других элементов питания (N, P), содержащихся в органическом веществе почвы [60]. Хотя по некоторым данным меньше 2% биомассы ЭКМ грибов продуцируется из разлагающегося органического вещества, на самом деле трудно оценить долю C, поглощаемую мицелием ЭКМ грибов из почвы [67].

Роль ЭКМ грибов в трансформации азотсодержащих соединений в почве и в азотном питании растений изучена в большей степени по сравнению с другими типами микоризы. Благодаря продуцированию окислительных и гидролитических экзоферментов, ЭКМ грибы, подобно сапротрофам, получают доступ к органическим формам элемента, аккумулированным в составе органического вещества почв. Они могут использовать в качестве источника N не только  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  и свободные аминокислоты, но и высокомолекулярные азотсодержащие соединения (белки, полифенол-белковые комплексы, хитин), гидролизывая их до  $\text{NH}_4^+$  или аминокислот с последующим поглощением и транспортом в корневые системы растений [22, 61, 79, 102]. Таким образом, при низкой доступности  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{NO}_3^-$  ЭКМ обеспечивает растениям-хозяевам доступ к труднодоступному азотному ресурсу, который без ее участия недоступен растениям. В результате снижается зависимость питания растений от сапротрофных микроорганизмов, считающихся главными деструкторами органического вещества и органических соединений N в почве [22, 60, 61, 102]. Однако использование N из состава высокомолекулярных органических соединений повышает “стоимость” симбиоза для растений, которым приходится инвестировать C не только в грибную биомассу, но и в продуцирование экзоферментов [79].

Способность ЭКМ грибов разлагать гумифицированное органическое вещество почв изучено в серии лабораторных экспериментов, например, с использованием базидиомицета *Paxillus involutus* — одного из широко распространенных и изученных ЭКМ видов. Результаты показали, что поглощение грибом N сопровождалось активным окислением полисахаридов и полифенолов [81]. Несмотря на общее представление о том, что ЭКМ грибы имеют ограниченный набор экзоферментов по сравнению с сапротрофами, в некоторых полевых исследованиях ЭКМ демонстрировала одинаковую или даже более высокую ферментную активность [67, 77].

Поэтому существовавшее ранее представление, что ЭКМ грибы менее конкурентоспособны

по сравнению с сапротрофными организмами при разложении сложных органических молекул [79], сменилось другим подходом в интерпретации их роли в контроле циклов C и N в экосистемах. Легкодоступный для микоризных грибов C продуктов фотосинтеза повышает их конкурентную способность в поглощении N по сравнению со свободноживущими микроорганизмами, которые в гораздо большей степени зависят от доступности C органического вещества почв. В результате, несмотря на то, что экзоферменты ЭКМ также принимают участие в разложении органического вещества опада и почв [91], теоретическая модель [72] предполагает, что поглощение ЭКМ грибами N из органического вещества лимитирует активность его разложения свободноживущими сапротрофными микроорганизмами. Это, наряду с существенным притоком к микоризе продуктов фотосинтеза и формированием значительной биомассы внешнего мицелия, приводит к большей аккумуляции C в почвах экосистем с доминированием растений с ЭКМ. Анализ данных для более 220 объектов [12] показал, что в почвах таких экосистем аккумулируется на 70% больше C на единицу N, по сравнению с экосистемами, в которых доминируют виды с АРМ.

Экзоферментами ЭКМ грибов, ориентированными на “добычу” N, являются хитиназы, гидролизующие комплексный полимер хитин. Однако хитиназы продуцируются далеко не всеми видами ЭКМ грибов, и продукция разными видами сильно варьирует [67]. Поэтому ключевые экзоферменты микоризы в рассматриваемом аспекте — это протеазы, позволяющие деполимеризовать белковые комплексы в составе органического вещества почв. Продуцирование протеаз является гораздо более общим явлением для ЭКМ грибов. Его продемонстрировали около 87% всех видов, выращивавшихся в чистых культурах на средах с белком в качестве единственного источника азота [92]. У разных ЭКМ видов на долю протеаз приходится от 4 до 13% общего количества экзоферментов, и эта величина варьирует в меньшей степени, чем продуцирование других ферментов [67].

Данные лабораторных, полевых экспериментов и молекулярно-генетические исследования свидетельствуют, что ЭКМ грибы представляют несколько функциональных групп. Некоторые из них имеют лишь ограниченную способность мобилизовать N из состава органического вещества почв, тогда как другие могут активно осуществлять это с использованием разных органических соединений [16, 81]. В эксперименте с изотопной меткой  $^{15}\text{N}$  показано, что саженцы ели в симбиозе с *Wilcoxina* аккумулировали значительно больше тяжелого изотопа азота по сравнению с вариантом симбиоза с *Cenococcum* [53].

Поглощенный внешним мицелием  $\text{NH}_4^+$  используется для синтеза глутамина, который вместе с другими поглощенными аминокислотами трансформируются в аргинин. Последний переносится во внутрикорневой мицелий, где распадается, а образовавшийся  $\text{NH}_4^+$  передается растению-хозяину [67].

Вопрос об эффективности ЭКМ грибов в трансформации органического вещества почв и участии в азотном питании растений-хозяев в естественных экосистемах далек от количественного решения, несмотря на наличие очень оптимистичных оценок (до 50–80%) [38, 42, 79]. В естественных условиях продукция экзоферментов микоризными грибами регулируется разными факторами, влияющими на активность обмена С растений на N грибов. Это и физиологическое состояние обоих симбионтов, и почвенные условия (в частности, доступность N) [67].

С одной стороны, считается, что ЭКМ грибы не осуществляют транспорт N растениям-хозяевам, пока их собственная потребность в элементе не будет удовлетворена; очень ограниченно передают элемент в условиях высокой доступности С и низкой N, характерной для бореальных лесов; и увеличивают транспорт только при повышении доступности N [34, 69]. Но, с другой стороны, показано, что при повышении доступности N уменьшается биомасса ЭКМ мицелия и разнообразие видов грибов, предположительно, в результате снижения зависимости азотного питания растения-хозяина от микоризного симбиоза и уменьшения потока С к грибам [58]. Изменение микоризации корней ведет к изменению продукции экзоферментов, поглощения и транспорта N, что показано во многих исследованиях. Например, активность пероксидазы уменьшается при добавлении  $\text{NH}_4^+$  в лесную почву, предположительно, либо в результате уменьшения необходимости в ее продукции (снижение “стоимости” симбиоза), либо из-за изменения видового состава ЭКМ грибов [16, 67]. Известно, что структура ЭКМ сообщества меняется в зависимости от доступности N, свидетельствуя об отборе видов в зависимости от их функциональных параметров, в том числе от способности использовать для азотного питания высокомолекулярные органические соединения. Продукция протеазы также подавляется повышенной концентрацией  $\text{NH}_4^+$ , демонстрируя адаптацию продуцирования N-мобилизующих экзоферментов к доступности неорганических соединений N в почве. Таким образом, микориза в условиях высокой обеспеченности  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{NO}_3^-$  в меньшей степени использует для питания органические соединения [58].

Разные виды ЭКМ грибов отличаются по чувствительности реакции на изменение доступности N, что может быть связано с их разной способностью использовать органические источники элемента. Например, добавление  $\text{NH}_4^+$  в чистую культуру ЭКМ базидиомицета *Paxillus involutus* оказывало очень незначительный эффект на разложение органического вещества [82]. Этот результат подтвердился также при изучении 12 разных штаммов ЭКМ грибов, отобранных из почв с разной доступностью N [29].

**Эрикоидная микориза.** Такой симбиоз характерен для ~1% растений. Это виды семейства Ericaceae (вересковые), растущие, подобно растениям с ЭКМ, в условиях субарктического, бореального и умеренного климата на кислых почвах с низкой доступностью N. ЭРМ относится к эндомикоризам (гифы грибов проникают внутрь клеток корня) и образуется на специализированных очень тонких волосовидных корнях. Считается, что только благодаря микоризе вересковые смогли поселиться в крайне неблагоприятных для жизни условиях с холодным климатом и бедными почвами (тундра высоких широт и высокогорий) [67].

Грибы, образующие ЭРМ, изучены в меньшей степени. Известные виды, как и образующие ЭКМ, принадлежат к аскомицетам и базидиомицетам и являются почвенными сапротрофами. До сих пор известно лишь небольшое количество видов грибов, образующих ЭРМ [89], и, хотя появляются свидетельства все большего их разнообразия [97], даже приблизительная количественная оценка ЭРМ видов пока не может быть достаточно обоснована [38].

Среди растений с разными типами микоризы именно растения с ЭРМ в наибольшей степени адаптированы к условиям низкой доступности N. Она характеризуется наибольшей активностью экзоферментов, способных трансформировать органическое вещество почв. Такая активность сравнима с активностью ферментов свободноживущих сапротрофов, поэтому ЭРМ грибы легко культивируются на искусственных средах. Высокая активность экзоферментов ЭРМ подтверждается большим количеством лабораторных экспериментов, в которых грибы активно разлагали комплексные органические соединения (лигнин, полифенолы) и мобилизовали N из хитина и полифенол-белковых комплексов для поддержания собственного роста и роста растений-хозяев [8, 78, 79]. Однако первые убедительные свидетельства того, что ЭРМ мобилизует N из комплексных органических соединений в условиях естественных экосистем, были получены на примере рододендрона (*Rhododendron maximum*) в лесах Северной Америки. В комплексе полевых экспериментов микориза рододендрона продемонстрировала высокую активность экзоферментов и спо-

способность мобилизовать N из полифенол-белковых комплексов (модельных комплексов собственных танинов, меченных  $^{15}\text{N}$ ). По такой способности ЭРМ рододендрона превосходила ЭКМ и АРМ других видов растений и была сродни способности сапротрофных грибов [102, 103]. Различия в свойствах горно-луговой альпийской почвы (концентрация C и N экстрагируемого органического вещества и микробной биомассы, их обогащенность азотом, микробная активность) при наличии и отсутствии в составе фитоценоза верескового кустарничка *Vaccinium vitis-idaea*, также соответствуют представлениям о мобилизации органического вещества и повышении доступности N под воздействием экзоферментов ЭРМ (не опубликовано).

В то же время рассматривается и другой сценарий развития последствий для почвы и доступности N от присутствия в фитоценозе растений с ЭРМ. В результате продуцирования большого количества полифенолов (танинов) и формирования полифенол-белковых комплексов может происходить закрепление N в почве в составе стабильного органического вещества, а его доступность во всех формах может уменьшаться [19, 55].

Для этого типа микоризного симбиоза меньше известно о формах и механизмах регулирования транспорта N к растению-хозяину. Предположительно, может происходить перенос, как аминокислот, так и  $\text{NH}_4^+$  (преобладающей формы неорганического N в почвах, где произрастают вересковые) [67].

**Арбускулярная микориза.** Этот тип микоризы наиболее широко распространен (характерен для ~80% видов высших растений). Это, преимущественно, травяные растения, произрастающие на почвах с большей доступностью неорганических соединений N. Она также относится к эндомикоризам, отличается проникновением мицелия внутрь клеток корня и формированием там специфических разветвленных морфологических структур – арбускул [8].

Грибы, образующие АРМ, относятся, преимущественно, к отделу *Glomeromycota* (гломалиевые). Они имеют несептированный мицелий и являются облигатными симбионтами, не растущими на искусственных средах, демонстрируя полную зависимость своего углеродного обмена от растения-хозяина [21]. При этом вегетационные эксперименты и полевые исследования свидетельствуют о меньшем по сравнению с ЭКМ транспорте продуктов фотосинтеза к АРМ симбионтам (10–20%) [38].

Хотя АРМ характерна для абсолютного большинства видов растений (~200 000), к настоящему времени идентифицировано намного меньшее разнообразие образующих ее грибов – около 250 видов описано на основе морфологии спор и немногим более 1500 таксономических

единиц идентифицировано на основе секвенирования рибосомных ДНК [38].

В отличие от ЭКМ и ЭРМ, грибы, образующие АРМ, не обладают или обладают очень ограниченной способностью выделять в почву гидролитические ферменты, способные разлагать высокомолекулярные органические соединения [75, 79, 90]. Поэтому растениям с АРМ недоступен N хитина, аминокислот и белков, пока он не будет минерализован или деполимеризован другими микоризными или сапротрофными грибами. Вместе с тем показано, что АРМ грибы могут косвенно стимулировать разложение подстилки и поглощать из нее N, оказывая влияние на комплекс свободноживущих микроорганизмов [70].

Традиционно считается, что АРМ грибы специализируются на поглощении неорганических форм N ( $\text{NH}_4^+$  и  $\text{NO}_3^-$ ) [79]. Косвенно об этом свидетельствует произрастание растений с АРМ на почвах, гораздо более обеспеченных такими соединениями. Например, при изучении особенностей азотного цикла в лесах в 100 точках по всему миру, где древесные породы представлены ЭРМ и АРМ видами, оказалось, что в почвах лесов, сформированных видами деревьев с АРМ, содержится значительно больше неорганических соединений N, и они характеризуются повышенными активностями минерализации органических соединений N и нитрификации [59]. Тем не менее, появляется все больше данных, что растения с АРМ способны поглощать свободные аминокислоты и некоторые другие органические азотсодержащие соединения [47–49], и что поглощение органического N растениями с АРМ имеет большие масштабы, чем считалось ранее [100, 101]. При сравнении четырех видов деревьев с АРМ и четырех с ЭКМ было показано, что АРМ виды характеризовались большим абсолютным и относительным поглощением меченных  $^{15}\text{N}$  неорганических соединений N, тогда как поглощение N простых органических соединений было одинаковым [57].

Поскольку функционирование АРМ почти не связано с окислением и гидролизом высокомолекулярных соединений органического вещества почв, то ассоциированные с ней корни, вероятно, выделяют меньше экссудатов [76, 107]. Однако получены также результаты, не демонстрирующие принципиальных отличий по этому показателю между корнями растений с ЭРМ и АРМ [17, 57].

Традиционно АРМ рассматривается в связи с участием в фосфорном питании растений. Поскольку низкая доступность фосфора может лимитировать активность симбиотической азотфиксации [56], то взаимодействие АРМ (фосфорное питание) и клубеньковых бактерий (азотное питание) у бобовых растений является уникальным механизмом приспособления к условиям од-

новременного их лимитирования двумя важнейшими элементами минерального питания. Роль АРМ в азотном питании растений в таком “двойном” симбиозе сводится к обеспечению энергозатратного процесса азотфиксации фосфором – важнейшим элементом, участвующим в процессах обмена энергии [56, 88]. В то же время прямое участие АРМ в азотном питании растений до сих пор считается менее очевидным, и получено много противоречивых результатов, демонстрирующих как положительное, так и отрицательное ее влияние [8, 21, 90]. Согласно одним данным, транспорт N от грибов к растениям с АРМ симбиозом не вносит значительного вклада в азотное питание растений, а поглощаемый из почвы элемент используется преимущественно для синтеза хитина и гломалина в грибных клетках. Например, в тепличном эксперименте по выращиванию многолетних трав при низкой доступности N было показано, что АРМ не способствует азотному питанию растений и не приводит к увеличению их биомассы [80]. Это следует также из примерно одинакового переноса N и P от АРМ грибов к растениям, тогда как растениям нужно примерно в 10 раз больше N, а также из примерно равного содержания N в мицелии АРМ грибов и корнях АРМ растений [89].

Однако другие данные не оставляют сомнений в том, что АРМ грибы могут участвовать в транспорте N растениям-хозяевам. Безусловно, микоризный мицелий способен более эффективно поглощать неорганический азот из почвы по сравнению с корнями растений, благодаря большей площади поверхности и проникновению грибных гиф в тончайшие почвенные поры, недоступные корням, и тем самым создавать для растений более благоприятные условия в конкуренции за N со свободноживущими микроорганизмами [95]. Однако оценки положительного вклада АРМ в азотное питание растений сильно разнятся. В многочисленных вегетационных экспериментах с разделенными отсеками (корни/внешний микоризный мицелий) показано, что на долю N, передаваемого от грибного симбионта, может приходиться от 20 до 74% N, ассимилированного растениями [21].

В качестве одной из причин, определяющих разнообразие и противоречивость полученных экспериментальных данных по оценке важности АРМ для азотного питания растений, часто называется доступность N (положительный эффект, как правило, наблюдается при низкой доступности, но он снижается вплоть до отрицательного – при высокой) [80]. Хотя получены и противоположные данные, интерпретируемые как конкурирующее влияние грибов на растения при низкой доступности N. То, что соотношение C/N в грибах меньше, чем в растениях рассматривается, как свидетельство того, что в условиях низкой доступности N грибы выступают в качестве преимуще-

ственного поглотителя элемента. Другая причина может заключаться в ярко выраженной роли АРМ в фосфорном питании и возникновении, поэтому, разнообразных эффектов от совместного лимитирования растений двумя элементами [21].

Подобно ЭКМ, растения с АРМ, вероятно, могут контролировать колонизацию корней микоризными грибами, уменьшая ее, если она не выгодна. Но если для растений с ЭКМ это отчетливо прослеживается в условиях высокой доступности N, то для растений с АРМ – больше проявляется при высокой доступности P [71]. Соотношения в обмене C растений на N грибов в АРМ симбиозе, полученные во многих вегетационных экспериментах, демонстрируют неоднозначные закономерности при разной доступности N, которые объясняются как конкурирующим, так и мутуалистическим взаимодействием. Тем не менее, предполагается, что значение АРМ в азотном питании растений может возрасти в условиях низкой доступности элемента, так как часто наблюдается отрицательная корреляция между количеством корневых выделений и поглощенного N. Такая закономерность может свидетельствовать, что при низкой доступности N растения стараются стимулировать микоризные грибы, а при высокой – сокращают непродуктивное использование C [21].

Взаимосвязь между доступностью N и активностью АРМ может быть интерпретирована и в связи с характеристикой другого важного звена цикла N в почве. Так, предполагается, что, развиваясь преимущественно в почвах с более открытым азотным циклом, АРМ способна препятствовать потере N из экосистемы [14]. Например, на основе отрицательной зависимости между степенью микоризной колонизации корневых систем и потенциальной активностью нитрификации (доступностью N), выявленной в серии *ex situ* и *in situ* экспериментов в луговых сообществах Средиземноморья, высказано мнение, что АРМ грибы являются эффективными конкурентами за  $\text{NH}_4^+$  с автотрофными нитрификаторами [96]. Низкое содержание нитратов в почве, связанное в том числе с активным поглощением  $\text{NH}_4^+$  АРМ грибами, способствует низкой потере N, как при выщелачивании, так и в результате денитрификации [95].

В отличие от ЭКМ грибов, АРМ виды, активно поглощающие  $\text{NO}_3^-$  из богатых нитратами почв, характеризуются более выраженной нитратредуктазной активностью. Поэтому поглощенный внешним мицелием  $\text{NO}_3^-$  быстро восстанавливается до  $\text{NH}_4^+$  и вместе с поглощенным  $\text{NH}_4^+$  используется для синтеза глутамина. Последующая трансформация и транспорт азотсодержащих соединений осуществляются, в целом, так же, как и в ЭКМ симбиозе. Активность всех этих процессов

повышается, если грибы получают больше С от растения, что предполагает регулирование азотного метаболизма доступностью С [33]. Считается маловероятным, что транспорт N к растению осуществляется в виде аминокислот, так как в экспериментах с внесением к внешнему мицелию аргинина, меченного  $^{13}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}$ , повышенное содержание в растениях было отмечено только для тяжелого изотопа N [36, 94].

**Образование общей мицелиальной сети.** Колонизация корневых систем микоризными грибами не является видоспецифичной — корни одного растения могут колонизироваться несколькими видами грибов, а один гриб может колонизировать разные растения-хозяева [37]. При этом некоторые ЭКМ грибы могут быть ассоциированы со всеми видами растений, способными образовывать этот тип симбиоза, тогда как другие виды характеризуются более выраженной видоспецифичностью (вплоть до колонизации отдельного вида растения) [22]. Подобно этому, и АРМ грибы могут проявлять как отсутствие видоспецифичности, колонизируя широкое разнообразие видов растений в самых разных экосистемах, так и демонстрировать преимущественную склонность к симбиозу с определенными видами растений-хозяев [71]. Видоспецифичность для АРМ проявляется, вероятно, в меньшей степени (см. соотношение видов ЭКМ и АРМ грибов и колонизируемых ими растений).

Отсутствие видоспецифичности приводит к тому, что внешний микоризный мицелий в почвах формирует общую мицелиальную сеть, связывающую не только отдельные индивидуумы одного вида растения, но и растения разных видов. Например, в лесах умеренной зоны корневые системы нескольких видов деревьев могут быть связаны ЭКМ мицелием, а корни трав — АРМ мицелием [37, 71].

По этой сети С и N могут передаваться от одного растения к другому. В частности, общая мицелиальная сеть может стимулировать рост молодого подростка, снабжая дерева элементами питания. Такое стимулирующее влияние выявлено преимущественно для растений с ЭКМ, тогда как для растений с АРМ получены более разнообразные результаты, включая угнетение подростка или отсутствие эффекта, что может быть связано с соотношением затрат и получаемых преимуществ в конкретных условиях [37].

#### ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ АЗОТА КАК СВИДЕТЕЛЬСТВО УЧАСТИЯ МИКОРИЗЫ В АЗОТНОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ

Участие микоризы в азотном питании растений находит отражение в изотопном составе N растительных тканей. Начиная с работ по харак-

теристике изотопного состава N в растениях тундровых экосистем [65, 66, 68, 86], утвердилось представление о том, что растения с ЭРМ и ЭКМ содержат меньше изотопа  $^{15}\text{N}$  по сравнению с растениями, образующими АРМ или лишеными микоризы [27, 46, 85]. Последующий анализ взаимосвязи изотопного состава N растений с разными факторами, выполненный на глобальном уровне для более 9000 растений, показал, что тип микоризного симбиоза определяет около 30% варьирования величины  $\delta^{15}\text{N}$  в листьях растений. При этом величина  $\delta^{15}\text{N}$  у растений с ЭРМ, ЭКМ и АРМ соответственно на 5.9, 3.2 и 2.0‰ меньше, чем у безмикоризных растений [25].

Особенность изотопного состава N у растений с ЭРМ и ЭКМ (низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$ ) вначале объяснялась использованием микоризными грибами элемента из состава органических соединений, относительно обедненных изотопом  $^{15}\text{N}$  [65, 66, 86]. Однако в экспериментах с культивированием ЭКМ и ЭРМ грибов при использовании  $\text{NH}_4^+$  в качестве источника N разные виды демонстрировали разные предпочтения в поглощении изотопов. Так, вид эрикоидной микоризы *Hymenoscyphus ericae* поглощал преимущественно  $^{14}\text{N}$ , но эктомикоризные *Paxillus involutus* и *Leccinum scabrum* не проявляли дискриминации  $^{15}\text{N}$  [30].

Уже к началу XXI в. сложилось представление о том, что пониженное содержание  $^{15}\text{N}$  в листьях ЭРМ и ЭКМ растений формируется в результате фракционирования изотопов в системе микориза—растение при транспорте N от грибов к растениям-хозяевам. При этом растение получает преимущественно изотоп  $^{14}\text{N}$ , а грибная биомасса обогащается изотопом  $^{15}\text{N}$  [45, 46, 52, 54]. Основанием для этого послужили данные о заметном обогащении (по сравнению с растениями-хозяевами) мицелия и плодовых тел ЭРМ и ЭКМ грибов изотопом  $^{15}\text{N}$  [39, 45, 54, 98]. В настоящее время транспорт  $\text{NH}_4^+$  и аминокислот, обедненных изотопом  $^{15}\text{N}$ , рассматривается как факт, определяющий различие изотопного состава N микоризных грибов и растений-хозяев [43]. Но есть также свидетельства того, что фракционирование изотопов N при транспорте аминокислот от ЭКМ грибов не так велико в некоторых экосистемах Арктики [104] и в лесных экосистемах на северо-востоке США [11].

Данные по изотопному составу N в растениях, плодовых телах ЭКМ грибов и в почве были использованы для расчета доли N, получаемого тундровыми растениями от микоризных грибов [42]. Аналитическая модель на основе изотопного масс-баланса показала, что ЭКМ растения получают через микоризу 61–86% N. Однако результат расчета с использованием этой модели зависит от

величины  $\delta^{15}\text{N}$  почвенного источника азотного питания. В расчетах [42] в качестве такой величины было принято значение  $\delta^{15}\text{N}$  общего N почвы, но известно, что изотопный состав N разных лабильных азотсодержащих соединений почвы может сильно различаться, в том числе отличаться от изотопного состава общего N [5]. При учете изотопного состава лабильных неорганических и органических фракций N почвы было показано, что доля N, получаемого растениями от ЭРМ грибов, составляет 30–60% [104].

Хотя растения с АРМ, в целом, также отличаются от безмикоризных растений меньшими величинами  $\delta^{15}\text{N}$  [25], до сих пор не установлено, вносят ли АРМ грибы существенный вклад в формирование изотопного состава N растений, и все еще отсутствует общее представление о том, происходит ли в АРМ симбиозе такое же фракционирование изотопов N, которое характерно для ЭРМ и ЭКМ симбиозов [21]. В частности, показано, что гломалин (белок АРМ грибов) заметно обогащен изотопом  $^{15}\text{N}$ , на основании этого высказано предположение, что одной из причин может быть фракционирование изотопов N между АРМ грибами и растениями-хозяевами [31]. Но эксперименты с выращиванием растений с АРМ на разных источниках N не выявили ясной картины фракционирования изотопов между грибами и растениями [13, 99].

При этом появляется все больше экспериментальных данных, свидетельствующих, что растения с АРМ могут характеризоваться не только равными, но и меньшими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  по сравнению с растениями, образующими ЭКМ и даже ЭРМ. Это показано на примере тропических лесов Африки [51], лесов на северо-востоке США [35, 74], полидоминантного альпийского сообщества на Кавказе [62]. Эти факты свидетельствуют о возможности фракционирования изотопов N между АРМ грибами и растениями-хозяевами так же, как это характерно для растений с ЭРМ и ЭКМ [62, 87].

Определение изотопного состава N внешнего АРМ мицелия в почве технически сложно, но косвенное свидетельство о нем может дать величина  $\delta^{15}\text{N}$  корней, содержание внутреннего мицелия в которых может достигать 17% от общей массы [15, 40]. Таким образом, разница в изотопном составе N между корнями и листьями может служить индикатором фракционирования изотопов между мицелием и растением-хозяином [87].

На фоне многочисленных определений изотопного состава N в листьях растений, несравненно в меньшем количестве работ содержатся данные об изотопном составе N в корнях, особенно в естественных экосистемах [18, 23, 26, 28, 73, 74]. При этом результаты демонстрируют, как правило, лишь небольшое обогащение корней расте-

ний с АРМ изотопом  $^{15}\text{N}$  [26, 28, 73, 87]. Так, обеднение листьев и обогащение корней изотопом  $^{15}\text{N}$  выявлено при изучении 90 видов травяных растений, собранных в разных регионах мира. Листья имели величину  $\delta^{15}\text{N}$  в среднем лишь на 0.34‰ меньшую, чем корни [26]. Также относительно небольшое обогащение корней изотопом  $^{15}\text{N}$  ( $\leq 1\%$ ) показано для некоторых видов злаков и разнотравья лугового биогеоценоза в штате Аризона [28] и в эксперименте по колонизации корней *Alnus incana* АРМ грибом *Rhizophagus irregularis* [87].

Более выраженное обогащение корней изотопом  $^{15}\text{N}$  ( $> 2\%$ ) показано для *Acer saccharum* с АРМ, что превышало обогащение корней *Fagus grandifolia* с ЭКМ [73]. Наши исследования в альпийских экосистемах на Северном Кавказе и в горно-тундровых экосистемах Хибин также показали, что величина  $\delta^{15}\text{N}$  в корнях многих растений с АРМ на 2–2.5‰ больше, чем в листьях. При этом все безмикоризные виды растений характеризовались близкими величинами  $\delta^{15}\text{N}$  в листьях и корнях, что свидетельствовало об отсутствии фракционирования изотопов при транспорте N в надземные органы (не опубликовано). Аналогично,  $\delta^{15}\text{N}$  не отличалась в хвое и тонких корнях немикоризованных саженцев *Pinus sylvestris* [41].

Все эти результаты, в дополнение к фактам легкого изотопного состава N в листьях растений с АРМ, могут свидетельствовать о преимущественном транспорте  $^{14}\text{N}$  от АРМ грибов к растениям-хозяевам и обогащении изотопом  $^{15}\text{N}$  внутреннего АРМ мицелия. Таким образом, процесс фракционирования изотопов N в растениях с АРМ, возможно, происходит так же, как и у растений с ЭРМ и ЭКМ [62, 87].

Вместе с тем опубликованы данные, которые не демонстрируют относительного обогащения корней растений изотопом  $^{15}\text{N}$ . Более того,  $\delta^{15}\text{N}$  в листьях может больше, чем в корнях [18, 23, 24, 28]. Это связано с тем, что степень фракционирования изотопов N между корнями и листьями растений может отражать разную активность участия микоризы в азотном питании растений, а также может быть обусловлена и другими механизмами, не связанными с функционированием микоризы [46, 83, 86].

Изменение изотопного состава N в растениях и различие  $\delta^{15}\text{N}$  между корнями и листьями зависит от содержания мицелия в корнях и от степени участия грибов в обеспечении растения азотом. В случае низкой доступности N, протеолитическая активность экзоферментов ЭКМ и ЭРМ грибов возрастает, и преобладающая часть N поступает в растение через микоризу, подвергаясь выраженному изотопному фракционированию и формируя “легкий” изотопный состав N в листьях рас-



тений. При повышении доступности N возрастает доля элемента, поглощаемого растением напрямую без участия микоризы, что приводит к увеличению значений  $\delta^{15}\text{N}$  в листьях [44–46]. Например, в тропических лесах листья растений с ЭКМ не обеднены изотопом  $^{15}\text{N}$  по сравнению с растениями с АРМ или без микоризы, что объясняется минимальным участием микоризы в азотном питании растений в богатых азотом экосистемах, или минимальной дискриминацией  $^{15}\text{N}$  при транспорте от грибов к растениям [64, 93].

Для условий холодного климата такая закономерность показана в ряде работ на растениях как с ЭКМ, так и с АРМ. Например, в постгляциальной сукцессии на Аляске величина  $\delta^{15}\text{N}$  в листьях ЭКМ растений на первой стадии была минимальной, как и концентрации неорганических форм N и активности нитрификации и минерализации [45, 46]. На первых стадиях подобной сукцессии в Каскадных горах США для растений с разными видами микоризы (ЭКМ, ЭРМ и АРМ) были характерны наименьшие значения  $\delta^{15}\text{N}$  [44]. В условиях вегетационного эксперимента также показано, что увеличение  $\delta^{15}\text{N}$  в корнях и уменьшение в хвое *Pinus sylvestris* (ЭКМ) выражено в большей степени при низкой доступности азота [41].

Обогащение изотопом  $^{15}\text{N}$  корней ряда видов травяных растений с АРМ наблюдалось в условиях менее богатой почвы, тогда как при повышении доступности N различия в изотопном составе между корнями и листьями отсутствовали [28]. В эксперименте по колонизации корней *Alnus incana* АРМ грибом *Rhizophagus irregularis* обеднение листьев и обогащение корней изотопом  $^{15}\text{N}$  также было характерно только для варианта с дефицитом азотного питания [87].

По нашим данным, в горно-тундровых экосистемах Хибин наименьшие значения  $\delta^{15}\text{N}$  в листьях растений с ЭРМ и ЭКМ и наибольшая (1.5–2‰) разница в изотопном составе N в корнях и листьях (обогащенные  $^{15}\text{N}$  корни и обедненные листья) характерны для сообществ пустошей на бедных доступным N почвах. В луговой экосистеме, где почва содержит значительно больше лабильных органических и минеральных соединений N, величина  $\delta^{15}\text{N}$  в корнях и листьях практически не отличается. Такая же картина характерна для растений с АРМ в альпийских экосистемах Северного Кавказа, где величины  $\delta^{15}\text{N}$  в корнях и листьях отличаются на 2–2.5‰ у многих видов растений в экосистемах с низкой доступностью N, тогда как на более богатых почвах разница не превышала 1–1.5‰ (не опубликовано).

В то же время опубликованы результаты, не соответствующие этой модели фракционирования изотопов N. Так, показано, что при повышении концентрации неорганических соединений

N в почве на северном пределе распространения лесов на Аляске значения  $\delta^{15}\text{N}$  в хвое ели и листьях брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) уменьшались [86]. По мнению авторов, такой эффект связан либо с усилением дискриминации  $^{15}\text{N}$  при его поглощении из почвы, либо с изменением изотопного состава N при повышении его доступности. Позднее статистический анализ большого числа наблюдений в лесах Северной Америки, Европы и в Чили показал, что для деревьев с ЭКМ не было выявлено корреляции между  $\delta^{15}\text{N}$  листьев и поступлением N с атмосферными осадками, тогда как для деревьев с АРМ наблюдалась положительная корреляция [74]. Наконец, обнаружено, что протеролитическая активность экзоферментов ЭКМ грибов повышается при увеличении доступности N вследствие его поступления с атмосферными осадками [61].

Фракционирование изотопов N в растениях может и не являться результатом функционирования микоризы, а зависеть от источника азотного питания и от его доступности, что затрудняет оценку роли микоризы в формировании изотопного состава N в корнях и листьях. Так, при аммонийном питании, как правило, не наблюдается заметного фракционирования изотопов N между корнями и листьями [32, 106]. В экспериментах, проводимых в контролируемых условиях с использованием нитрата в качестве источника азотного питания, напротив, часто наблюдается обогащение листьев изотопом  $^{15}\text{N}$  по сравнению с корнями [32, 84, 105]. Это является следствием того, что растения могут проявлять нитратредуктазную активность как в корнях, так и в листьях. Нитратредуктаза в корнях восстанавливает преимущественно  $^{14}\text{NO}_3^-$ , тогда как нитрат, относительно обогащенный  $^{15}\text{N}$ , перемещается в листья и восстанавливается там, приводя к формированию более обогащенного изотопом  $^{15}\text{N}$  азота листьев по сравнению с корнями. Если доступность нитратов повышается, то большее их количество поступает в листья, обогащенность которых изотопом  $^{15}\text{N}$  возрастает [83]. Следуя этой гипотезе, было высказано предположение, что обогащение изотопом  $^{15}\text{N}$  листьев по сравнению с корнями у растений в естественных экосистемах может быть также связано с высокой доступностью нитратов [28].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на сложившееся представление о разной роли разных типов микоризы в трансформации органических соединений почвы и в азотном питании растений (значительная для ЭРМ и ЭКМ и меньшая для АРМ) и возможности ее оценки на основании анализа изотопного состава N, экспериментальные результаты не всегда позволяют продемонстрировать это в условиях есте-

ственных экосистем. Результаты лабораторных вегетационных экспериментов с индивидуальными видами растений и отдельными видами микоризных грибов, проводимых в контролируемых условиях азотного питания (источники и доступность) и в отсутствии конкуренции, зачастую сложно экстраполировать на экосистемный уровень. В естественных экосистемах одновременно могут присутствовать растения с разными типами микоризы и разной степенью микоризации корневых систем разными видами грибов, которые могут с разной эффективностью использовать разные источники N в почвах. Участие микоризных и сапротрофных грибов в разложении органических субстратов также может заметно различаться, и, наконец, наличие общей мицелиальной сети способствует обмену элементами питания между растениями. Поэтому очевидно, что вопрос о роли микоризы в трансформации органического вещества почв и в азотном питании растений в естественных экосистемах еще далек от получения точных количественных оценок, а исследования в этом направлении являются важными для оценки функционирования экосистем в условиях меняющейся доступности C для фотосинтеза и N для корневого питания.

**Благодарность.** Работа выполнена при поддержке РФФ (проект 16-14-10208).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бетехтина А.А., Мухачева Т.А., Ковалев С.Ю., Гусев А.П., Веселкин Д.В. Обилие и разнообразие арбускулярных грибов у инвазивного *Solidago canadensis* и местного *S. virgaurea* // Экология. 2016. № 6. С. 476–480.
2. Веселкин Д.В., Лукина Н.В., Чибрик Т.С. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях // Экология. 2015. № 5. С. 417–424.
3. Веселкин Д.В., Марковская Е.Ф., Бетехтина А.А., Соница А.В., Сергиенко Л.А. Микоризообразование у сосудистых растений береговой зоны западного побережья Белого моря // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. 2016. № 8. С. 20–26.
4. Лавренов Н.Г., Зернов А.С., Купкеев А.М., Текеев Д.К., Семенова Р.Б., Ахметжанова А.А., Переведенцева Л.Г., Судзиловская Н.А., Корнеечева М.Ю., Оникченко В.Г. Микориза растений в экстремальных условиях: альпийские ковры Армении // Журн. общей биологии. 2017. Т. 78. № 4. С. 80–85.
5. Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // Почвоведение. 2009. № 12. С. 1432–1445.
6. Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Воронина Е.Ю., Федосова А.Г., Бибииков Н.М., Киселева Д.С., Тиунов А.В., Коваленко А.Е. Микориза грушанковых (*Pyrola rotundifolia*, *P. Media* и *Orthilia secunda*) состав грибных симбионтов и трофический статус растений // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 6. С. 350–364.
7. Меняйло О.В., Матвиенко А.И., Степанов А.Л., Макаров М.И. Определение потока CO<sub>2</sub> из почвы: роль глубины колец // Экология. 2015. № 2. С. 120–124.
8. Смит С.Э., Рид Д.Дж. Микоризный симбиоз. Пер. с 3-го англ. издания Е.Ю. Ворониной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012.
9. Юрков А.П., Степанова Г.В., Якоби Л.М., Кожемяков А.П., Сергалиев Н.Х., Аменова Р.К., Джанаров Р.Ш., Володин М.А., Тлепов А.С., Баймуханов Е.Н. Продуктивность яровой и озимой пшеницы при использовании гриба арбускулярной микоризы *Glomus intraradices* в условиях дефицита влаги // Кормопроизводство. 2012. № 11. С. 18–20.
10. Юрков А.П., Якоби Л.М., Дзюбенко Н.И., Шишова М.Ф., Проворов Н.А., Кожемяков А.П., Завалин А.А. Полиморфизм популяции Павловская люцерны хмелевидной по показателям продуктивности, микоризации и эффективности симбиоза с *Glomus intraradices* // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 3. С. 65–70.
11. Averill C., Finzi A. Increasing plant use of organic nitrogen with elevation is reflected in nitrogen uptake rates and ecosystem δ<sup>15</sup>N // Ecology. 2011. V. 92. P. 883–891.
12. Averill C., Turner B.L., Finzi A.C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage // Nature. 2014. V. 505. P. 543–546.
13. Azcón-Aguilar G.R., Handley L.L., Scrimgeour C.M. The δ<sup>15</sup>N of lettuce and barley are affected by AM status and external concentration of N // New Phytol. 1998. V. 138. P. 19–26.
14. Bender S.F., Conen F., Van der Heijden M.G.A. Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N<sub>2</sub>O production in experimental grassland // Soil Biol. Biochem. 2015. V. 80. P. 283–292.
15. Bethlenfalvay G.J., Brown M.S., Pacovsky R.S. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: development of the host plant // Phytopathology. 1982. V. 72. P. 889–893.
16. Bödeker I.T.M., Clemmensen K.E., Boer W., Martin F., Olson E., Lindahl B.D. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems // New Phytol. 2014. V. 203. P. 245–256.
17. Brzostek E.R., Greco A., Drake J.E., Finzi A.C. Root carbon inputs to the rhizosphere stimulate extracellular enzyme activity and increase nitrogen availability in temperate forest soils // Biogeochemistry. 2013. V. 115. P. 65–76.
18. Cameron D.D., Bolin J.F. Isotopic evidence of partial mycoheterotrophy in the Gentianaceae: *Bartonia virginica* and *Obolaria virginica* as case studies // Am. J. Botany. 2010. V. 97. P. 1272–1277.
19. Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A., Stenlid J., Wardle D.A., Lindahl B.D. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1525–1536.

20. Chapin F.S., Vitousek P.M., Vancleve K. The nature of nutrient limitation in plant-communities // *Am. Naturalist*. 1986. V. 127. P. 48–58.
21. Corrêa A., Cruz C., Ferrol N. Nitrogen and carbon/nitrogen dynamics in arbuscular mycorrhiza: the great unknown // *Mycorrhiza*. 2015. V. 25. P. 499–515.
22. Courty P.-E., Buée M., Diedhiou A.G., Frey-Klett P., Le Tacon F., Rineau F., Turpault M.-P., Uroz S., Garbaye J. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 679–698.
23. Courty P.-E., Walder F., Boller T., Ineichen K., Wiemken A., Rousteau A., Selosse M.-A. Carbon and nitrogen metabolism in mycorrhizal networks and mycoheterotrophic plants of tropical forests: A stable isotope analysis // *Plant Physiol.* 2011. V. 156. P. 952–961.
24. Courty P.-E., Doubkov P., Calabrese S., Niemann H., Lehmann M.F., Vosatka M., Selosse M.-A. Species-dependent partitioning of C and N stable isotopes between arbuscular mycorrhizal fungi and their C3 and C4 hosts // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 82. P. 52–61.
25. Craine J.M., Elmore A.J., Aidar M.P.M., Bustamante M., Dawson T.E., Hobbie E.A., Kahmen A., Mack M.C., McLaughlan K.K., Michelsen A., Nardoto G.B., Pardo L.H., Peñuelas J., Reich P.B., Schuur E.A.G., Stock W.D., Templer P.H., Virginia R.A., Welker J.M., Wright I.J. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability // *New Phytol.* 2009. V. 183. P. 980–992.
26. Craine J.M., Lee W.G., Bond W.J., Williams R.J., Johnson L.C. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses // *Ecology*. 2005. V. 86. P. 12–19.
27. Dawson T.E., Mambelli S., Plamboeck A.H., Templer P.H., Tu K.P. Stable isotopes in plant ecology // *Annual Rev. Ecol. System.* 2002. V. 33. P. 507–559.
28. Dijkstra P., Williamson C., Menyailo O., Doucet R., Koch G., Hungate B.A. Nitrogen stable isotope composition of leaves and roots of plants growing in a forest and a meadow // *Isotopes Environ. Health Stud.* 2003. V. 39. P. 29–39.
29. Ellström M. Effects of nitrogen deposition on the growth, metabolism and activity of ectomycorrhizal fungi. Ph. D. Diss. 2014. Lund University, Lund, Sweden.
30. Emmerton K.S., Callaghan T.V., Jones H.E., Leake J.R., Michelsen A., Read D.J. Assimilation and isotopic fractionation of nitrogen by mycorrhizal fungi // *New Phytol.* 2001. V. 151. P. 503–511.
31. Etcheverría P., Huygens D., Godoy R., Borie F., Boeckx P. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N enrichment of soil organic matter in forest soils // *Soil Biol. Biochem.* 2009. V. 41. P. 858–861.
32. Evans R.D., Bloom A.J., Sukrapanna S.S., Ehleringer J.R. Nitrogen isotope composition of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. Cv. T-5) grown under ammonium or nitrate nutrition // *Plant Cell Environ.* 1996. V. 19. P. 1317–1323.
33. Fellbaum C.R., Gachomo E.W., Beesetty Y., Choudhari S., Strahan G.D., Pfeffer P.E., Kiers E.T., Bücking H. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2012. V. 109. P. 2666–2671.
34. Franklin O., Nösholm T., Hugberg P., Högberg M.N. Forests trapped in nitrogen limitation – an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 2014. V. 203. P. 657–666.
35. Gallet-Budynek A., Brzostek E., Rodgers V.L., Talbot J.M., Hyzy S., Finzi A.C. Intact amino acid uptake by northern hardwood and conifer trees // *Oecologia*. 2009. V. 160. P. 129–138.
36. Govindarajulu M., Pfeffer P.E., Jin H., Abubaker J., Douds D.D., Allen J.W., Bücking H., Lammers P.J., Shachar-Hill Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis // *Nature*. 2005. V. 435. P. 819–823.
37. van der Heijden M.G.A., Horton T.R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 1139–1150.
38. van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 1406–1423.
39. Henn M.R., Chapela I.H. Ecophysiology of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide // *Oecologia*. 2001. V. 128. P. 480–487.
40. Hepper C.M. A colorimetric method for estimating vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots // *Soil Biol. Biochem.* 1977. V. 9. P. 15–18.
41. Hobbie E.A., Colpaert J.V. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants // *New Phytol.* 2003. V. 157. P. 115–126.
42. Hobbie J.E., Hobbie E.A. N-15 in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra // *Ecology*. 2006. V. 87. P. 816–822.
43. Hobbie E.A., Högberg P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics // *New Phytol.* 2012. V. 196. P. 367–382.
44. Hobbie E.A., Jumpponen A., Trappe J. Foliar and fungal <sup>15</sup>N : <sup>14</sup>N ratios reflect development of mycorrhizae and nitrogen supply during primary succession: testing analytical models // *Oecologia*. 2005. V. 146. P. 258–268.
45. Hobbie E.A., Macko S.A., Shugart H.H. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence // *Oecologia*. 1999. V. 118. P. 353–360.
46. Hobbie E.A., Macko S.A., Williams M. Correlations between foliar δ<sup>15</sup>N and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions // *Oecologia*. 2000. V. 122. P. 273–283.
47. Hodge A., Campbell C.D., Fitter A.H. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material // *Nature*. 2001. V. 413. P. 297–299.
48. Hodge A., Fitter A.H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2010. V. 107. P. 13754–13759.
49. Hodge A., Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems // *Plant Soil*. 2015. V. 386. P. 1–19.

50. Högberg M.N., Högberg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // *New Phytol.* 2002. V. 154. P. 791–795.
51. Högberg P., Alexander I.J. Roles of root symbioses in African woodland and forest: evidence from  $^{15}\text{N}$  abundance and foliar analysis // *J. Ecol.* 1995. V. 83. P. 217–224.
52. Högberg P., Högberg M.N., Quist M.E., Ekblad A., Näsholm T. Nitrogen isotope fractionation during nitrogen uptake by ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* // *New Phytol.* 1999. V. 142. P. 569–576.
53. Jones M.D., Grenon F., Peat H., Fitzgerald M., Holt L., Philip L.J., Bradley R. Differences in  $^{15}\text{N}$  uptake amongst spruce seedlings colonized by three pioneer ectomycorrhizal fungi in the field // *Fungal Ecology.* 2009. V. 2. P. 110–120.
54. Kohzu A., Yoshioka T., Ando T., Takahashi M., Koba K., Wada E. Natural  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  abundance of field-collected fungi and their ecological implications // *New Phytol.* 1999. V. 144. P. 323–334.
55. Kraus T.E.C., Dahlgren R.A., Zasoski R.J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // *Plant Soil.* 2003. V. 256. P. 41–66.
56. Legume nitrogen fixation in soils with low phosphorus availability: Adaptation and regulatory implication / Eds. S. Suliman, L.P. Tran. Springer, 2017.
57. Liese R., Lübke T., Albers N.W., Meier I.C. The mycorrhizal type governs root exudation and N uptake of temperate tree species // *Tree Physiol.* 2017. V. 38. P. 83–95.
58. Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Fahey T.J. Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes // *New Phytol.* 2002. V. 154. P. 219–231.
59. 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. V. 213. P. 1440–1451.
60. Lindahl B.D., Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 1443–1447.
61. Lucas R.W., Casper B.B. Ectomycorrhizal community and extracellular enzyme activity following simulated atmospheric N deposition // *Soil Biol. Biochem.* 2008. V. 40. P. 1662–1669.
62. Makarov M.I., Onipchenko V.G., Malysheva T.I., van Logtestijn R.S.P., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C. Determinants of  $^{15}\text{N}$  natural abundance in leaves of co-occurring plant species and types within an alpine lichen heath in the Northern Caucasus // *Arctic, Antarctic, Alpine Research.* 2014. V. 46. P. 581–590.
63. Malysheva E.F., Malysheva V.F., Kovalenko A.E., Pimenova E.A., Gromyko M.N., Bondarchuk S.N., Voronina E.Yu. Below-ground ectomycorrhizal community structure in the postfire successional *Pinus koraiensis* forests in the central Sikhote-Alin (the Russian Far East) // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation.* 2016. V. 5. P. 19–31.
64. Mayor J., Bahram M., Henkel T., Buegger F., Pritsch K., Tedersoo L. Ectomycorrhizal impacts on plant nitrogen nutrition: emerging isotopic patterns, latitudinal variation and hidden mechanisms // *Ecol. Lett.* 2015. V. 18. P. 96–107.
65. Michelsen A., Quarmby C., Sleep D., Jonasson S. Vascular plant  $^{15}\text{N}$  natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots // *Oecologia.* 1998. V. 115. P. 406–418.
66. Michelsen A., Schmidt I.K., Jonasson S., Quarmby C., Sleep D. Leaf  $^{15}\text{N}$  abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of nitrogen // *Oecologia.* 1996. V. 105. P. 53–63.
67. Molecular mycorrhizal symbiosis / Ed. F. Martin. Wiley-Blackwell, 2016.
68. Nadelhoffer K., Shaver G., Fry B., Giblin A., Johnson L., McKane R.  $^{15}\text{N}$  natural abundances and N use by tundra plants // *Oecologia.* 1996. V. 107. P. 386–394.
69. Näsholm T., Högberg P., Franklin O., Metcalfe D., Keel S.G., Campbell C., Hurry V., Linder S., Högberg M.N. Are ectomycorrhizal fungi alleviating or aggravating nitrogen limitation of tree growth in boreal forests? // *New Phytol.* 2013. V. 198. P. 214–221.
70. Nuccio E.E., Hodge A., Pett-Ridge J., Herman D.J., Weber P.K., Firestone M.K. An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacterial community and nitrogen cycling during litter decomposition // *Environ. Microbiol.* 2013. V. 15. P. 1870–1881.
71. Opik M., Moora M., Liira J., Zobel M. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe // *J. Ecol.* 2006. V. 94. P. 778–790.
72. Orwin K.H., Kirschbaum M.U.F., St John M.G., Dickie I.A. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment // *Ecol. Lett.* 2011. V. 14. P. 493–502.
73. Pardo L.H., Semaoune P., Schaberg P.G., Eagar C., Sebbilo M. Patterns in  $\delta^{15}\text{N}$  in roots, stems, and leaves of sugar maple and American beech seedlings, saplings and mature trees // *Biogeochemistry.* 2013. V. 112. P. 275–291.
74. Pardo L.H., Templer P.H., Goodale C.L., Duke S., Groffman P.M., Adams M.B., Boeckx P., Boggs J., Campbell J., Colman B., Compton J., Emmett B., Gundersen P., Kjønaas J., Lovett G., Mack M., Magill A., Mbila M., Mitchell M.J., McGee G., McNulty S., Nadelhoffer K., Ollinger S., Ross D., Rueth H., Rustad L., Schaberg P., Schiff S., Schlei P., Spoelstra J., Wessel W. Regional assessment of N saturation using foliar and root delta N-15 // *Biogeochemistry.* 2006. V. 80. P. 143–171.
75. Phillips R.P., Brzostek E., Midgley M.G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient coupling in temperate forests // *New Phytol.* 2013. V. 199. P. 41–51.
76. Phillips R.P., Fahey T.J. Patterns of rhizosphere carbon flux in sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula allegheniensis*) saplings // *Global Change Biol.* 2005. V. 11. P. 983–995.
77. Phillips L.A., Ward V., Jones M.D. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests // *ISME J.* 2014. V. 8. P. 699–713.

78. 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. V. 82. P. 1243–1263.
79. Read D.J., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems: a journey towards relevance? // *New Phytol.* 2003. V. 157. P. 475–492.
80. Reynolds H.L., Hartley A.E., Vogelsang K.M., James D., Bever J.D., Schultz P.A. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture // *New Phytol.* 2005. V. 167. P. 869–880.
81. Rineau F., Roth D., Shah F., Smits M., Johansson T., Canbäck B., Olsen P.B., Persson P., Grell M.N., Lindquist E., Grigoriev I.V., Lange L., Tunlid A. The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry // *Environ. Microbiol.* 2012. V. 14. P. 1477–1487.
82. Rineau F., Shah F., Smits M.M., Persson P., Johansson T., Carleer R., Troein C., Tunlid A. Carbon availability triggers the decomposition of plant litter and assimilation of nitrogen by an ectomycorrhizal fungus // *ISME J.* 2013. V. 7. P. 2010–2022.
83. Robinson D., Handley L.L., Scrimgeour C.M. A theory for  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  fractionation in nitrate-grown vascular plants // *Planta.* 1998. V. 205. P. 397–406.
84. Robinson D., Handley L.L., Scrimgeour C.M., Gordon D.C., Forster B.P., Ellis R.P. Using stable isotope natural abundances ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch) genotypes // *J. Exp. Botany.* 2000. V. 51. P. 41–50.
85. Robinson D.  $\delta^{15}\text{N}$  as an integrator of the nitrogen cycle // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. P. 153–162.
86. Schulze E.-D., Chapin F.S. III, Gebauer G. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska // *Oecologia.* 1994. V. 100. P. 406–412.
87. Schweiger P.F. Nitrogen isotope fractionation during N uptake via arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi into grey alder // *J. Plant Physiol.* 2016. V. 205. P. 84–92.
88. Shtark O., Kumari S., Singh R., Sulima A., Akhtemova G., Zhukov V., Shcherbakov A., Shcherbakova E., Adholaya A., Borisov A. Advances and prospects for development of multi-component microbial inoculant for legumes // *Legume Perspectives.* 2015. V. 8. P. 40–44.
89. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis (3rd edn). London, UK: Academic Press, 2008.
90. Smith S.E., Smith F.A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales // *Annual Rev. Plant Biol.* 2011. V. 62. P. 227–250.
91. Talbot J.M., Allison S.D., Treseder K.K. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change // *Functional Ecol.* 2008. V. 22. P. 955–963.
92. Talbot J.M., Treseder K.K. Controls over mycorrhizal uptake of organic nitrogen // *Pedobiologia.* 2010. V. 53. P. 169–179.
93. Tedersoo L., Naadel T., Bahram M., Pritsch K., Buegger F., Leal M., Kõljalg U., Põldmaa K. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afro-tropical rain forest // *New Phytol.* 2012. V. 195. P. 832–843.
94. Tian C., Kasiborski B., Koul R., Lammers P.J., Buckingham H., Shachar-Hill Y. Regulation of the nitrogen transfer pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: gene characterization and the coordination of expression with nitrogen flux // *Plant Physiol.* 2010. V. 153. P. 1175–1187.
95. Veresoglou S.D., Chen B., Rillig M.C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 46. P. 53–62.
96. Veresoglou S.D., Sen R., Mamolos A.P., Veresoglou D.S. Plant species identity and arbuscular mycorrhizal status modulate potential nitrification rates in nitrogen-limited grassland soils // *J. Ecol.* 2011. V. 99. P. 1339–1349.
97. Walker J.F., Aldrich-Wolfe L., Riffel A., Barbare H., Simpson N.B., Trowbridge J., Jumpponen A. Diverse Helotiales associated with the roots of three species of Arctic Ericaceae provide no evidence for host specificity // *New Phytol.* 2011. V. 191. P. 515–527.
98. Wallander H., Göransson H., Rosengren U. Production, standing biomass and natural abundance of  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types // *Oecologia.* 2004. V. 139. P. 89–97.
99. Wheeler C.T., Tilak M., Scrimgeour C.M., Hooker J.E., Handley L.L. Effects of symbiosis with *Frankia* and arbuscular mycorrhizal fungus on the natural abundance of  $^{15}\text{N}$  in four species of *Casuarina* // *J. Exp. Botany.* 2000. V. 51. P. 287–297.
100. Whiteside M.D., Digman M.A., Gratton E., Treseder K.K. Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 55. P. 7–13.
101. Whiteside M.D., Treseder K.K., Atsatt P.R. The brighter side of soils: quantum dots track organic nitrogen through fungi and plants // *Ecology.* 2009. V. 90. P. 100–108.
102. Wurzbürger N., Hendrick R.L. Plant litter chemistry and mycorrhizal roots promote a nitrogen feedback in a temperate forest // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 528–536.
103. Wurzbürger N., Hendrick R.L. *Rhododendron* thickets alter N cycling and soil extracellular enzyme activities in southern Appalachian hardwood forests // *Pedobiologia.* 2007. V. 50. P. 563–576.
104. Yano Y., Shaver G.R., Giblin A.E., Rastetter E.B. Depleted N-15 in hydrolysable-N of arctic soils and its implication for mycorrhizal fungi-plant interaction // *Biogeochemistry.* 2010. V. 97. P. 183–194.
105. Yoneyama T., Kaneko A. Variations in the natural abundance of  $^{15}\text{N}$  in nitrogenous fractions in komatsuna plants supplied with nitrate // *Plant Cell Physiol.* 1989. V. 30. P. 957–962.
106. Yoneyama T., Omata T., Nakata S., Yazaki J. Fractionation of nitrogen isotopes during the uptake and assimilation of ammonia by plants // *Plant Cell Physiol.* 1991. V. 32. P. 1211–1217.
107. Yin H., Wheeler E., Phillips R.P. Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 78. P. 213–221.

## **Role of Mycorrhiza in Nitrogen Transformation in Soil and Nitrogen Nutrition of Plants: A Review**

**M. I. Makarov\***

*Lomonosov Moscow State University, Leninskie gory, Moscow, 119991 Russia*

*\*e-mail: mmakarov@soil.msu.ru*

The role of mycorrhizal symbiosis as a control of the biogeochemical cycle of nitrogen in soils and in the nitrogen nutrition of plants is considered. The contribution of ericoid mycorrhiza (ERM) and ectomycorrhiza (ECM) to nitrogen (N) supply of host plants is well-known, whereas the role of arbuscular mycorrhiza (ARM) is insufficiently understood. Exoenzymes released into the soil from the ERM and ECM mycelium favor the hydrolysis of high-molecular-weight N-containing organic compounds of plant litter and soils and to  $\text{NH}_4^+$  or to amino acids that are then transported toward and absorbed by plant roots. ARM fungi have a limited capacity to release hydrolytic enzymes capable of decomposing high-molecular-weight organic compounds into the soil (or do not have it at all). Therefore, they are specialized on the absorption of inorganic forms of N and amino acids appearing in the soil in the course of decomposition of high-molecular-weight N-containing compounds by saprotrophic microorganisms. The activity of hydrolytic exoenzymes and the role of mycorrhiza in the nitrogen nutrition of plants become more significant under conditions of the low supply with mineral N compounds and decrease upon the rise in availability of mineral N compounds. At the same time, mycorrhizal fungi and host plants may compete for the limited resource. The isotopic composition of N in plants ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and the fractionation of  $^{15}\text{N}$  isotope between the mycorrhizal fungi and host plants are considered to be indicative of the participation of mycorrhiza in the nitrogen nutrition of plants.

*Keywords:* symbiosis, soil organic matter, exoenzymes, nitrogen, stable isotopes of nitrogen