

УДК 630.1.574.4.

МИКОРИЗНЫЕ КОМПЛЕКСЫ И ИХ РОЛЬ В ЭКОЛОГИИ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ (ОБЗОР)

© 2022 г. С. М. Разгулин®

Институт лесоведения РАН, ул. Советская д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., 143030 Россия

®E-mail: root@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 02.04.2021 г.

После доработки 28.02.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2022 г.

Обсуждается функционирование микоризных ассоциаций в лесных экосистемах. Микоризы участвуют в снабжении растений элементами питания и улучшают их рост, но могут и сдерживать развитие растения. Уровень участия экто- эрикоидных микориз в цикле углерода бореальных лесов признается весьма значительным. По данным изотопной индикации роль микориз в цикле азота высока в тундре и менее выражена в бореальных лесах. Микоризы участвуют в разложении органического вещества почвы для получения доступного азота, но ферментативные механизмы этого процесса и пути перемещения N и P из клеток гриба к растению во многом неизвестны. Микоризы препятствуют потерям азота из лесных почв при вымывании. Микоризные сети способствуют процессам лесовосстановления и структурирования насаждений, защищают от патогенов и вредителей.

Ключевые слова: микоризные симбиозы, экто- эрикоидные и арбускулярные микоризы, сапрофитная микрофлора, органическое вещество почв, экзоферменты, изотопы азота

DOI: 10.31857/S1026347022060142

Под действием климатических изменений, усиления антропогенного пресса и азотизации биосферы происходит смещение границ биома бореальных лесов, снижение биоразнообразия, проникновение инвазивных видов и формирование новых сообществ (Simard, 2009; Cornell, 2011; Anthony *et al.*, 2020; Лукина и др. 2020). На этом фоне увеличивается интерес к микоризным комплексам, принимающим активное участие в трансформации органического вещества лесных почв. Полагают, что минерализующая активность микориз может быть соизмерима с активностью сапротрофной микрофлоры (Read, Peretz-Moreno, 2003). Появляются доказательства того, что микоризные ассоциации способны контролировать не только биогеохимию экосистемы (Lindal, Tunlid, 2015; Zak *et al.*, 2019), но и реакцию на действие глобальных изменений (Averill *et al.*, 2018). Подчеркивается, что учет микоризных комплексов демонстрирует их решающую роль в глобальном, биогеографическом распределении видов растений (Steidinger *et al.*, 2019). Предлагается использование микоризного симбиоза для восстановления и сохранения природных экосистем (Pickles *et al.*, 2020). Вектор развития микоризной экологии склоняется от анализа связей “растение–гриб” к изучению взаимодействия сообществ экзо- и эндофитных микроорганизмов (Smith, Peay, 2020).

К сожалению, отечественные исследования функциональных характеристик микоризных симбиозов остаются немногочисленными (Веселкин 1999; Меняйло и др., 2015; Сизоненко, 2017; Матвиенко, 2017). Данная статья содержит анализ зарубежных публикаций с выделением основных функций микоризных симбиозов в бореальных лесах.

Микоризы очень древние формы жизни, известные с девона (Смит, Рид, 2012). Они образуются на корнях растений при их инфицировании некоторыми видами почвенных грибов, в разной степени способных к жизни без добавочных источников углерода. Полагают, что растение снабжает гриб дополнительным лабильным углеродом, получая взамен элементы минерального питания, прежде всего азота, лимитирующего рост растений в бореальной зоне. Сосуществование грибов и растений широко распространено в природе, симбиозы с грибами образуют около 90% всех растений. До 50000 видов грибов образуют микоризные ассоциации, что составляет от 0.5 до 10% от 0.5–10 млн всех видов грибов (van der Heijden *et al.*, 2015). В настоящее время микоризу трактуют как комплекс, включающий помимо фито- и микобионта, сообщество ассоциативных микроорганизмов, разносторонне влияющих на уста-

новление и функционирование симбиоза в природных условиях (Воронина, 2018).

Основные типы микоризных комплексов. В лесу наиболее распространенными типами микориз являются эктомикориза, арбускулярная и эрикоидная микоризы (Селиванов, 1981; Каратыгин, 1993; Смит, Рид, 2012).

Эктомикориза (ЭКМ) появилась 100–200 млн лет назад (van der Heijden *et al.*, 2015). На корне растения выражен чехол из грибных гиф, проникающих в корень, но не внутрь клетки и образующих сеть Гартвига. Растения с ЭКМ составляют 2–3% всех растений, но они преобладают в бореальных лесах. Сюда относятся большинство деревьев лесобразующих пород – различные виды сосны, ели, пихты, тсуги, псевдотсуги, лиственницы, березы, ольхи, ивы, дуба, бука, граба, некоторые виды клена. В России максимальное таксономическое разнообразие ЭКМ-грибов наблюдается в хвойно-лиственных лесах умеренной зоны (Каратыгин, 1993). С этим типом микоризы связаны 60% всех деревьев планеты (Steidinger *et al.*, 2019).

Арбускулярная микориза (АМ) – самая древняя группа микориз, возникшая более 400 млн лет назад (van der Heijden *et al.*, 2015). Она облигатно симбиотрофна, относится к эндомикоризам, ее гифы проникают внутрь клеток корня и образуют специфичные структуры – арбускулы. Этот тип микориз образует 80% всех высших растений, преимущественно травянистых. Лесобразующие породы деревьев с АМ преобладают в субтропиках и тропиках (Averill *et al.*, 2014; Lin *et al.*, 2016), поэтому растения с АМ в бореальных лесах играют менее значительную роль, чем ЭКМ-виды (Bennet *et al.*, 2017). Биомасса АМ мицелия обычно на один или два порядка меньше, чем биомасса ЭКМ мицелия (Groenigen *et al.*, 2015). АМ развита у можжевельников, туи, рябины, ясеня, некоторых видов клена, малины и калины (Смит, Рид, 2012).

Разновидностью эндомикориз является эрикоидная микориза (ЭРМ), образующаяся на тонких волосоподобных корнях лесных кустарничков – черники, брусники, голубики, клюквы, толокнянки, багульника, подбела. Считается самым молодым симбиозом, насчитывающим не более 80 млн лет (van der Heijden *et al.*, 2015).

Есть деревья (ольха, ясень, тополь, ива) на корнях которых образуются как ЭКМ так и АМ (Kilpeläinen *et al.*, 2020; François *et al.*, 2020). Наконец, есть группы грибов (эндофиты), способных как к сапротрофному, так и микоризному образу жизни (Baldrian, Kohout, 2017). Обнаружены и новые типы микоризных симбиозов – феремикоризы, развивающиеся без колонизации корней, единичные исследования которых выполнены на сельскохозяйственных культурах (Kariman *et al.*, 2020). Способность микоризных грибов инфицировать растения, избегая их иммунной защиты не

вполне изучена, но полагают, что это комбинация дифференциальной экспрессии генов грибных белков-эффекторов (van der Heijden *et al.*, 2015).

В бореальных лесах с кислыми грубогумусными почвами, низкой активностью минерализации азота с преобладанием аммонификации, распространены ЭКМ и ЭРМ с высоким уровнем биоразнообразия. На юге бореальной зоны с менее кислыми почвами и выраженной нитрификацией встречаются АМ. Такое распределение микоризных комплексов подтверждается при меридиональном исследовании лесов Европы и Северной Америки (Read, Perez-Moreno, 2003), а также на склонах возвышенностей с градиентом условий увлажнения (Giesler *et al.*, 1998).

Распространение микориз в лесных экосистемах. Микотрофны все лесобразующие породы, хотя и в разной степени. У взрослых деревьев микоризы образуются до глубины 2.5–3 м (Лобанов, 1971). В древесном ярусе лесных экосистем микотрофность близка к 100%, снижаясь в кустарниковом и кустарниково-травяном ярусе до 60% и 20–40% (Селиванов, 1981; Каратыгин, 1993; Hogberg *et al.*, 1996).

Микоризные грибы преимущественно аэробы, поэтому их развитие и разнообразие снижается в переувлажненных экотопах. Нежелательна и сухость почвы. Низкая освещенность угнетает фотосинтез и снижает поступление фотоассимилятов в микобионт, подавляя его развитие (Селиванов, 1981; Robertson *et al.*, 2006). Большинство микоризных грибов мало специфичны и могут образовывать микоризы у различных деревьев (Лобанов, 1971; Селиванов, 1981), но не исключаются и предпочтения грибов в колонизации определенных видов деревьев (Rasmussen *et al.*, 2018).

Функционирование микоризных комплексов в лесных экосистемах. В почвенном профиле сапротрофные грибы могут доминировать в верхнем слое подстилки, с оборотом массы горизонта ~4 лет (Šnajdr *et al.*, 2008; Lindahl, Tunlid, 2015), тогда как ЭКМ грибы, могут играть важную роль в более разложившемся гумусовом слое (Bödeker *et al.*, 2014; Baskaran *et al.*, 2017). Гифы микоризных грибов значительно увеличивают ассимиляционную поверхность корневых систем растений.

На функционирование микориз влияет целый комплекс внешних и внутренних факторов. Когда доступность азота для растения снижается, увеличивается интенсивность микоризной инфекции и (или) возрастает трансферное отношение – количество элемента, перемещенного грибом из общего потока в растение-хозяина. С увеличением прихода элемента поток углерода в микоризу снижается. Таким образом, растения, отдавая микоризным грибам часть своих фотоассимилятов для роста и дыхания, регулируют свою потребность в элементах питания (Michelsen *et al.*, 1996;

Baskaran *et al.*, 2017). Это определяет соотношение “ущерб—выгода” и баланс мутуализма и паразитизма в симбиозе растения и гриба. Данная проблема является одной из главных при исследовании микоризных комплексов.

Улучшение роста у саженцев лесных деревьев с микоризами многократно отмечалось с начала XX в. (Лобанов, 1971; Baxter, Dighton, 2001; Смит, Рид, 2012; Simard *et al.*, 2012; Bennett *et al.*, 2017). Полагают, что саженцы получают больше пользы от симбиоза, чем взрослые растения (van der Heijden *et al.*, 2015). В целом, отношения между партнерами в симбиозе очень динамичны и могут варьировать в течение вегетации, этапа сукцессии и жизненного цикла от мутуализма до паразитизма, когда гриб переключает “на себя” большую часть фотоассимилятов растения, что ухудшает их рост (Dicke *et al.*, 2015; Ibáñez, McCarthy-Neumann, 2016; Baskaran *et al.*, 2017; Ågren *et al.*, 2019). Известно, что снижение роста в симбиотрофных растениях происходит и из-за усиления иммобилизации азота микоризным мицелием (Correa *et al.*, 2012; Grman, Robinson, 2013; Sponseller *et al.*, 2016), а содержание азота в листьях отрицательно коррелирует с длиной гиф (Groenigen *et al.*, 2015). Указанные процессы не являются взаимоисключающими (Ågren *et al.*, 2019).

Стехиометрическое несоответствие между органическим веществом почвы с низким содержанием азота и грибом с высоким содержанием азота оказалось узким местом в выполнении грибом функции источника дополнительного азота для растений (Ågren *et al.*, 2019). При росте на бедных азотом почвах, гриб будет неизбежно иммобилизовать значительную часть поглощаемого им азота. Растение увеличивает долю фотоассимилятов, поставляемых грибам, чтобы увеличить поток азота от грибов, но это еще в большей степени стимулирует рост грибов и усиливает ассимиляцию элемента. Гриб начинает “обманывать” дерево и по углероду, и по азоту, что может привести к ухудшению роста деревьев на бедных азотом почвах, особенно на стадии поздней сукцессии. На этом этапе могут отмечаться отрицательные корреляции между ростом деревьев и численностью ЭКМ (van der Heijden *et al.*, 2015; Groenigen *et al.*, 2015; Sponseller *et al.*, 2016; Lin *et al.*, 2016).

АМ облигатны и во многих (но не во всех) случаях мутуалистичны, для них характерна меньшая доля фотоассимилятов, направляемых растением-хозяином в микоризу — 10–20%, против 20–50% у растений с ЭКМ (van der Heijden *et al.*, 2015; Smith, 2015).

Увеличение поступления азота с атмосферными осадками, внесение удобрений, высокий уровень нетто-минерализации азота в почве, часто сдерживало развитие одних микориз (Holopainen, Heinonen-Tanski, 1993; Nilsson *et al.*, 2007; Lilleskov

et al., 2008), снижало биоразнообразие ЭРМ (Van Geel *et al.*, 2020), но могло стимулировать развитие других микоризных комплексов из групп ЭКМ и ЭРМ (Kranabetter, Mac-Kenzie, 2010). Добавочный азот снижал активность лигнинолитических ферментов, но увеличивал протеолиз (Lucas, Casper, 2008). В редких случаях внесенный азот не изменял уровень развития ЭКМ (Rossi *et al.*, 2012). В растениях с АМ только PO_4^- и NO_3^- уменьшали колонизацию корней, а калий, кальций, магний, сульфат и железо, не влияли на развитие микоризы (Wipf *et al.*, 2019). Добавление смеси фосфатов и извести в почву смешанного леса снижало рост ЭКМ деревьев и увеличивало рост деревьев с АМ (DeForest, Snell, 2020). Снижение биомассы ЭКМ-грибов вызывало увеличение потерь азота из почвы при вымывании, что указывает на регулируемую роль микориз в удержании азота лесом (Nilsson *et al.*, 2007; Bahr *et al.*, 2013; van der Heijden *et al.*, 2015). В лесах с АМ отмечено более высокое выщелачивание нитратов, чем в ЭКМ-насаждениях (Midgley, Phillips, 2014).

Снижение потока фотоассимилятов в корневые системы деревьев вызванное кольцевой обрезкой ствола, повреждениями копытными и насекомыми-вредителями, значительно уменьшает количество микориз по сравнению с контролем (Rossow *et al.*, 1997; Hogberg *et al.*, 2007; Kaiser *et al.*, 2011; Brzostek *et al.*, 2015; Gorzelak *et al.*, 2015). Как сапротрофные, так и ЭКМ-грибы размножаются летом, в период высокой фотосинтетической активности, что подчеркивает их зависимость от фотоассимилятов автотрофов (Cheeke *et al.*, 2017).

Роль микоризных комплексов в цикле углерода. В бореальных лесах сток углерода преобладает над его эмиссией (Phillips *et al.*, 2014). Ежегодно первичной продукцией биомы связывается ~0.5 Гт С, большая часть которого в конечном итоге поступает в почву, содержащую 30% мировых запасов углерода (Phillips *et al.*, 2014; Scharlemann *et al.*, 2014). Развитие ЭРМ способствует формированию полифенол-белковых комплексов, повышающих устойчивость органического вещества почвы к разложению (Clemmensen *et al.*, 2013) и вместе с низкими температурами консервирующих углеродный пул почвы (Lindahl, Tunlid, 2015). В этих почвах от 50 до 70% накопленного углерода происходит от корней и связанных с ними микоризных комплексов (Clemmensen *et al.*, 2013). Биомасса ЭКМ оценивается до 600 kg ga^{-1} , при близких значениях продукции (Wallander *et al.*, 2004), что составляет не менее 30% всей микробной биомассы (Pellitier, Zak, 2018) и ~50% общей массы грибов в почвах бореальных лесов (Clemmensen *et al.*, 2013).

На основе работы (Gadgil, Gadgil, 1971), показавшей, что ЭКМ грибы могут подавлять сапротрофную активность почвы, исследований (Orwin *et al.*, 2011; Clemmensen *et al.*, 2013; Baskaran *et al.*, 2017)

была разработана концепция конкурентных отношений между растениями, микоризными грибами и сапротрофной микрофлорой за азот, что может снижать активность свободноживущих микроорганизмов и способствовать накоплению ОБ в лесной почве в виде мицелиальных остатков (Lindahl, Tunlid, 2015; Zak *et al.*, 2019; Wipf *et al.*, 2019; Smith, Peay, 2020). Это согласуется с выводами (Averill *et al.*, 2014), показавших, что почва в экосистемах с преобладанием ЭКМ, содержит на 70% больше углерода на единицу азота, чем почва экосистем с АМ. Это объясняет накопление углерода в почвах бореальных лесов и его стабильность, а также является более сильным детерминантом запасов углерода в почве, чем климатические переменные. Однако с ЭКМ деревьями сравнивались насаждения с АМ не бореальной зоны, а из тропиков и субтропиков, что не вполне корректно. Дальнейшие исследования лесов США показали, что большее накопление углерода в почвах ЭКМ лесов по сравнению с АМ лесами происходит при низких уровнях поступления азота с атмосферными осадками. При высоком приходе азота количество углерода в почве ЭКМ-лесов снижается и разница с АМ-лесами исчезает (Averill *et al.*, 2018). Экспериментальное исключение микориз ускорило разложение подстилки только в сосновом лесу, но не влияло на ее деструкцию в других типах леса (Матвиенко, 2017; Fernandez *et al.*, 2020), а ферментативная активность ЭКМ проб почвы в северных лесах была близка к активности сапротрофной микрофлоры или немного превосходила ее (Phillips *et al.*, 2014). В глобальном аспекте вклад микориз в “дыхание почвы” оценивается в 15% (Han *et al.*, 2021). В целом, признается ключевая роль ЭКМ-грибов в цикле углерода в бореальных лесах при ограниченности знаний об их функционировании (Lindahl, Tunlid, 2015; Zak *et al.*, 2019; Ågren *et al.*, 2019; Smith, Peay, 2020).

Роль микориз в снабжении растений элементами питания. Снабжение растений элементами питания является главной функцией микориз. Участие микориз в снабжении растений азотом, фосфором, калием было многократно продемонстрировано в экспериментах с саженцами многих лесобразующих пород (Смит, Рид, 2012).

Используя мощный аппарат гидролитических и окислительных экзоферментов, ЭКМ разлагают белки, полифенол–белковые комплексы, хитин, липиды, целлюлозу, целлобиозу, гемицеллюлозу, пектин, монофенолы, полифенолы, фосфорорганические полимеры (Read, Perez-Moreno, 2003). Отдельные виды минерализуют лигнин (Brzostek, Finci, 2011). Микоризы поглощают образованные в результате гидролиза азотсодержащих комплексов аминокислоты и минеральный азот и передают корням растений, снижая зависимость последних от сапротрофной микрофлоры (Lindahl, Tunlid, 2015). Есть утверждение, что деполимеризация

белково-полифенольных комплексов ЭКМ-грибами происходит при участии сапротрофной микрофлоры (Groenigen *et al.*, 2015).

В клетках гриба минеральный азот превращается в глутамин и глутамат. Ионы ортофосфата перемещаются в мицелий белковыми транспортерами, где внутри грибной клетки он может оставаться в форме иона PO_4^- , превращаться в полифосфат или нуклеозид-трифосфат. Полагают, что грибковые вакуоли служат основными хранилищами соединений азота и фосфора. Конкретные механизмы транспорта этих элементов в растение-хозяин до конца неясны (Nehls, Plassard, 2018).

Увеличение разнообразия видов грибов, образующих ЭКМ у проростков березы (2 вида против 1) улучшало их рост, а при большем разнообразии (до 4 видов) возросло содержание *N* и *P* в растении, хотя фактор разнообразия объяснял всего 11 и 18% вариации концентраций этих элементов (Baxter, Dighton, 2001). Поглощение фосфора также возрастало по мере увеличения разнообразия грибов (Kanekar *et al.*, 2018).

Полагают, что ЭКМ-комплексы используют ОБ почвы не столько как источник метаболического углерода, а для метаболической деградации сложных *N*-содержащих комплексов, освобождая азот из органических пулов (Lindahl, Tunlid, 2015; Baskaran *et al.*, 2017; Pellitier, Zak, 2018). Микоризный образ жизни привел к потере генов, отвечающих за синтез ферментов, разрушающих углеродный скелет органического вещества почвы (Waller *et al.*, 2018). ЭКМ геномы имеют меньше лигноцеллюлозолитических генов, чем их сапротрофные предки (van der Heijden *et al.*, 2015; Pellitier, Zak, 2018). Эксперименты в чистых культурах ЭКМ показали, что окисление органического вещества и экспрессия связанных ферментов и гидроксильных радикалов запускаются добавлением глюкозы, предполагая, что углевод может поступать из растения-хозяина. С учетом этих данных была разработана гипотеза “*N*-майнинга”, предполагающая, что ЭКМ-грибы окисляют органическое вещество в разной степени, чтобы получить небольшие органические азотсодержащие молекулы (пептиды), оставляя после себя относительно богатые углеродом субстраты. Однако прямых доказательств реализации этого процесса в природе нет (Pellitier, Zak, 2018; Zak *et al.*, 2019). Для выхода из этой ситуации не исключают перенос бактериальных генов, кодирующих расщепляющие ферменты, грибам (Dicke *et al.*, 2015).

Оценки вклада микоризных комплексов в азотный и фосфорный режимы растений варьируют в широких пределах, от 0 до 80% (van der Heijden *et al.*, 2015) и, вероятно, в верхних границах представляются излишне оптимистичными. Кроме того, в лесах умеренной зоны затраты азота на годовую продукцию фитоценоза и продук-

тивность минерализации соединений азота в почве близки (Nadelhoffer *et al.*, 1985), что ставит под сомнение значительное участие микориз в азотном цикле.

Значительный интерес представляют исследования микориз, выполненные методом изотопной индикации не в лаборатории (каких большинство), а в природе. В тундрах и хвойных лесах Аляски и Скандинавии ЭКМ и ЭРМ поставляют через мембранный транспорт фитоценозу обедненные ^{15}N олигопептиды и аминокислоты, что приводит к снижению величины $\delta^{15}\text{N}$ в листьях и хвое до $-8.5\ldots-11\%$ по отношению к грибам. С ростом доступности азота преимущественный поток ^{14}N от грибов к растениям сокращается, $\delta^{15}\text{N}$ в растении возрастает (Michelsen *et al.*, 1998; Hobbie, 2008). Микоризные грибы обеспечивают 30–60% азотной потребности фитоценоза тундры (Макаров, 2019). Это подтверждает и низкий уровень минерализации азота в почве этих экосистем (Hart, Gunther, 1989), не компенсирующий затраты азота на формирование годичного прироста фитоценозов (Shaver, Chapin, 1991).

В насаждении ели черной (США, штат Аляска) значения $\delta^{15}\text{N}$ и концентрации N в хвое положительно коррелировали с ростом деревьев, но скорость роста отрицательно коррелировала с поглощением азота микоризой. На вершине склона ель в меньшей степени зависела от поглощения азота микоризами, чем у подножья, где ухудшалась доступность азота почвы (Tanaka-Oda *et al.*, 2016). Эта необычная ситуация менялась на более распространенную в катенах Фенноскандии, где растения с ЭКМ и ЭРМ размещались в верхней части склона с низкими значениями pH почвы и малым содержанием неорганического азота. Внизу катены с более высокими показателями pH почвы доминировали потенциально АМ или безмикоризные травы, концентрации минерального азота были высокие. Содержание азота в листьях и корнях резко увеличивалось от верхней к нижней части катены (Giesler *et al.*, 1998).

В лесах умеренной зоны (США, штат Нью-Гэмпшир) обеднение листьев и хвои изотопом ^{15}N значительно меньше, $\delta^{15}\text{N}$ варьировала от -0.7 до -4.7% , составляя в среднем, -1.7% . У клена с АМ эта величина составила от -2.41 до -4.7% , а у бука с ЭКМ от -0.74 до -1.51% (Averill, Finzi, 2011; Pardo *et al.*, 2013). Эти различия могут указывать на разный вклад микориз в азотный режим растений с изменением географической широты.

Возможно, роль микориз в изотопной индикации носит региональный характер. В лесах Европы, Северной Америки, Чили, корреляция между $\delta^{15}\text{N}$ в листьях и приходом азота с атмосферными осадками отсутствовала в ЭКМ-деревьях и была положительной в деревьях с АМ (Макаров, 2019). Также известно, что фракционирование изотопов азота

может зависеть от источников азотного питания, преобладания нитрификации в цикле азота почвы, и ландшафтной истории участка, а не только от функционирования микориз (Pardo *et al.*, 2013).

Активность ЭРМ рододендрона (Аппалачи, США) по способности извлекать азот из полифенол-белковых комплексов почвы была выше, чем у растений с ЭКМ и АМ (Wurzburger, Hendrick, 2007). В другом исследовании отмечаются близкие активности ЭРМ и ЭКМ в получении азота из органических источников (Adamczyk *et al.*, 2017).

АМ-грибы активно участвуют в фосфорном питании растений. АМ колонизирует корни актиноморфных растений (ольху), с актиномицетом Frankia, и корни бобовых (клевера), образуя “двойной симбиоз”, обеспечивая энергетически затратный процесс азотфиксации Р для синтеза АТФ и возможно, молибденом, входящим в состав нитрогеназ (Смит, Рид, 2012). Почвенный фосфор входит в состав ортофосфатов и органических соединений, представленных преимущественно фосфолипидами, нуклеотидами и нуклеиновыми кислотами. Соединения фосфора прочно сорбируются на гидрооксидах железа и алюминия и труднодоступны для растений (Lang *et al.*, 2017). Растения могут поглощать ортофосфат из почвенного раствора только через специфические белки-переносчики фосфата, экспрессируемые в корнях, образуя зону фосфатного истощения вокруг корня. Гифы АМ растут за пределами зоны истощения и, имеют доступ к ресурсам, недоступным для корней растений. Затем фосфат поглощается гифами и передается в арбускулы. Механизм передачи иона в апопластном интерфейсе растению остается неизвестным (Wipf *et al.*, 2019).

Возможности АМ грибов выделять экзоферменты, разлагающие органическое вещество почвы очень ограничены (Groenigen *et al.*, 2015), но есть сообщения о наличии у них кислых фосфатаз, разлагающих фосфорсодержащие органические соединения (Martin *et al.*, 2018). Гифы грибов с АМ поглощают как ионы NH_4^+ и NO_3^- , так и аминокислоты, и пептиды. Эти соединения превращаются в аргинин и передаются в этой форме через гифы к корням хозяина (Wipf *et al.*, 2019). Способности АМ растений усваивать минеральные и органические формы азота подтверждены экспериментально (Read, Perez-Moreno, 2003; Kranabetter, MacKenzie, 2010). Причем растения с АМ (овсяница алтайская и иван-чай) в лесах Аляски ассимилировали больший набор аминокислот, чем немикоризные виды (Groenigen *et al.*, 2015). В целом, многие черты биологии АМ остаются неисследованными (Martin *et al.*, 2018).

Микоризные сети (МС) и их роль в бореальных лесах. ЭКМ-грибы образуют физическую оболочку вокруг молодых питающих корней, обеспечивая более высокую защиту от антагонистов, чем АМ-

грибы (Bennett *et al.*, 2017). В лесных экосистемах гифы эктомикоризных чехлов связывают между собой отдельные деревья из различных ярусов, образуя единую экологическую сеть (Селиванов, 1981). Кустарники и травы подлеска связаны между собой мицелием АМ (van der Heijden *et al.*, 2015). Одной из причин образования МС является универсальность отношений между грибами и растениями.

Через МС проходят потоки воды, углерода, азота, фосфора, микроэлементов передается множество соединений ризосферы – ауксинов, алкалоидов, терпенов, цитокининов. Это сигналы, регулирующие многие аспекты симбиоза – уровень инвазии, углеродный баланс в системе “дерево–гриб”, стресс, гормональный баланс. Эти сигналы поступают и от микоризы и имеют перекрестный характер. Сигналы стресса передаются от поврежденных растений к здоровым через МС даже быстрее, чем аминокислоты и вода, соответственно (одни сутки и 1–3 сут). Через гифальный мицелий перемещаются также аллелохимические соединения, тиофены, пестициды, снижающие рост растений-приемников (Gorzelak *et al.*, 2015).

В смешанном лесу (Канада, Британская Колумбия) направление переноса углерода фотосинтеза дважды менялось за вегетацию. Сначала углерод передавался весной от быстрорастущей дугласии к березе, с распускающимися почками. Летом этот поток был направлен от березы к дугласии и осенью вновь шел от дугласии к березе, с желтеющей листвой (Simard, 2009). Так через МС происходило перераспределение потоков углерода, с реализацией принципа наибольшей потребности. Механизмы передвижения веществ не вполне ясны, но полагают, что оно происходит по градиенту концентраций в системе “источник–сток” (Simard *et al.*, 2012).

В лесу МС связывают молодые деревья со старыми, что улучшает рост саженцев снятием острой конкуренции с другими растениями, перемещая к их корням дополнительную влагу и элементы питания, что в значительной степени способствует лесовосстановлению (Simard *et al.*, 2012; Barker *et al.*, 2013; Gorzelak *et al.*, 2015). Саженцы колонизируются микоризными грибами очень быстро, в течение 3–6 дней после появления всходов (van der Heijden *et al.*, 2015).

МС не могут быть основным путем поглощения воды для растения-хозяина, но они могут быть полезными в эпизоды засухи, благодаря своей способности обеспечивать минимальные требования для выживания растения. Пока снабжающая роль ЭКМ водой показана только для саженцев (Lehto, Zwiazek, 2011). Отмечена более низкая эффективность АМ в условиях низких температур и засухи по сравнению с ЭКМ (Kilpeläinen *et al.*, 2020).

В зрелых лесах микоризы выполняют структурообразующую функцию. ЭКМ-деревья стимулируют рост окружающих их ЭКМ-саженцев, а деревья с АМ угнетают развитие АМ-растений из своего окружения (Johnson *et al.*, 2018; Sasaki *et al.*, 2019). ЭКМ-грибы защищают деревья от патогенов и вредителей, способствуя выработке монотерпенов, лучше, чем АМ (Bennett *et al.*, 2017; Kanekar *et al.*, 2018; Waller *et al.*, 2018).

Полагают, что МС поддерживают жизнь бесхлорофильных и низко хлорофильных растений. В МС уровень передачи углерода бесхлорофильным микогетеротрофным видам и видам с пониженным содержанием хлорофилла (грушанковые и орхидные) составляет 95–100% и 0–85% соответственно, что не превышает 10% от необходимого у автотрофных членов сетей (Simard *et al.*, 2012).

В лесных экосистемах деревья являются главным источником, снабжающим углеродом микоризные сети и оказывают наследственное влияние на сетевые микоризные грибы, почвенные микроорганизмы, сообщества беспозвоночных и птиц, что позволяет предположить групповой отбор. Этот фактор способен объяснить, почему леса, с большим видовым разнообразием, более продуктивны и более устойчивы к атакам насекомых и болезням, чем монокультуры (Gorzelak *et al.*, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микоризные грибы выполняют широкий спектр экосистемных функций – снабжают растения элементами питания, способствуют почвообразованию и агрегации почвы, увеличивают устойчивость растений к засухе, загрязнению тяжелыми металлами, болезням, патогенам и стрессу, участвуют в лесовосстановлении и влияют на структуру лесных сообществ.

Микоризные комплексы во многом обеспечивают функционирование биогеохимического цикла углерода в бореальных лесах. В цикле азота роль микориз значительна в экосистемах высоких широт и менее выражена в лесах умеренной зоны. Микоризы могут существенно сократить потери азота из лесных почв при вымывании. Микоризы участвуют в разложении органического вещества почвы для получения доступного азота, но ферментативные механизмы этого процесса во многом неизвестны. Не до конца известны и конкретные механизмы передачи азота и фосфора от гриба к растению.

Грань между мутуализмом и паразитизмом в микоризных комплексах остается весьма тонкой. В некоторых почвенно-экологических ситуациях микоризы ограничивают рост растений.

Микоризы изучают преимущественно в лаборатории, что создает проблему экстраполяции полученных результатов на природные экосистемы.

Исследования микориз в природе остаются единичными и далекими от получения полных количественных оценок функционирования симбиотических комплексов, поэтому работы в этом направлении необходимы и очень важны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веселкин Д.В.* Реакция эктомикориз хвойных на техногенное загрязнение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16.экология). Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УРО РАН, 1999. 18 с.
- Воронина Е.Ю.* Зри в корень: что нам известно о природе микоризного симбиоза и что еще предстоит узнать // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 22–28 апреля 2018 г. 2018 СП.: БИН РАН. С. 10–13.
- Каратыгин И.В.* Коэволюция грибов и растений. С-П.: Гидрометеиздат, 1993. 116 с.
- Лобанов Н.В.* Микотрофность древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1971. 216 с.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В.* Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Макаров М.И.* Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 220–223.
- Матвиенко А.И.* Влияние азота на минерализацию углерода в почвах под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной. Автореф. дис... канд. биол. наук (03.02.08–экология). Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2017. 21 с.
- Меняйло О.В., Матвиенко А.И., Степанов А. Л., Макаров М.И.* Определение потока CO₂ из почв: роль глубины колец // Экология. 2015. № 2. С. 120–124.
- Селиванов И.А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 183 с.
- Сизоненко Т.А.* Дыхательная активность эктомикориз ели сибирской и сосны обыкновенной в средней тайге // Лесоведение, 2017, № 3, С. 196–204.
- Смит С.Э., Рид Д.Дж.* Микоризный симбиоз. Пер. с 3-го англ. издания Е.Ю. Ворониной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 775 с.
- Adamczyk B., Simon J., Kitunen V., Adamczyk S., Smolander A.* Tannins and their complex interaction with different organic nitrogen compounds and enzymes: old paradigms versus recent advances // Chemistry Open. 2017. V. 6. P. 610–614.
- Ågren G., Hyvönen R., Baskaran P.* Ectomycorrhiza, friend or foe? // Ecosystems. 2019. V. 22. P. 1561–1572.
- Anthony M., Stinson K., Moore J. Frey S.* Plant invasion impacts on fungal community structure and function depend on soil warming and nitrogen enrichment // Oecologia. 2020. V. 194. P. 659–672.
- Averill C., Finzi A.* Increasing plant use of organic nitrogen with elevation is reflected in nitrogen uptake rates and ecosystem δ¹⁵N // Ecology. 2011. V. 92. P. 883–891.
- Averill C., Turner B.L., Finzi A.C.* Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage // Nature. 2014. T. 505. P. 543–546.
- Averill C., Dietze C., Bhatnagar J.* Continental-scale nitrogen pollution is shifting forest mycorrhizal associations and soil carbon stocks // Global Change Biology. 2018. V. 24. P. 4544–4553.
- Bahr A., Ellstrom M., Akselsson C., Ekband A., Mikusinska A., Wallander H.* Growth of ectomycorrhizal fungi mycelium along spruce forest nitrogen deposition gradient and its effect on nitrogen leakage // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 59. P. 38–48.
- Baldrian P., Kohout P.* Interactions of saprotrophic fungi with tree roots: can we observe the emergence of novel ectomycorrhizal fungi? // New Phytol. 2017. V. 215. P. 511–513.
- Barker S., Simard S., Jones M., Durall D.* Ectomycorrhizal fungal community assembly on regenerating Douglas-fir after wildfire and clearcut harvesting // Oecologia. 2013. V. 172. P. 1179–1189.
- Baskaran P., Hyvönen R., Berglund S., Clemmensen K., Ågren G., Björn D., Lindahl B., Manzoni S.* Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems // New Phytol. 2017. V. 213. P. 1452–1465.
- Baxter W., Dighton J.* Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host–symbiont culture conditions // New Phytol. 2001. V. 152. P. 139–149.
- Bennett A., Maherali H., Reinhart K., Lekberg Y., Hart M., Klironomos J.* Plant–soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics // Science. 2017. V. 355. P. 181–184.
- Bödeker I., Clemmensen E., Boer W., Martin F., Olson Å., Lindahl D.* Ectomycorrhizal Cortinarius species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems // New Phytol. 2014. V. 203. P. 245–256.
- Brzostek E., Dragoni D., Brown Z., Richard P. Phillips R.* Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest // New Phytol. 2015. V. 206. P. 1274–1282.
- Brzostek E., Finci A.* Substrate supply, fine root, and temperature control proteolytic enzyme activity in temperate forest soils // Ecology. 2011. V. 92. P. 892–902.
- Cheeke T., Phillips R., Brzostek E., Rosling A., Bever J., Fransson P.* Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function // New Phytol. 2017. V. 214. P. 432–442.
- Clemmensen K., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R., Wardle D., Lindahl B.* Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // Science. 2013. V. 339. P. 1615–1618.
- Correa A., Gurevitch, J., Martins-Loucao, M.A., Cruz C.* C allocation to the fungus is not a cost to the plant in ectomycorrhizae // Oikos. 2012. V. 121. P. 449–463.

- Cornell S. Atmospheric nitrogen deposition: revisiting the question of the importance of the organic component // Environ. Poll. 2011. V. 159. P. 2214–2222.
- DeForest J., Snell R. Tree growth response to shifting soil nutrient economy depends on mycorrhizal associations // New Phytol. 2020. V. 225. P. 2557–2566.
- Dickie I., Alexander I., Lennon S., Öpik M., Selosse M.-A., van der Heijden M., Martin F. Evolving insights to understanding mycorrhizas // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1369–1374.
- Fernandez C., See C., Kennedy P. Decelerated carbon cycling by ectomycorrhizal fungi is controlled by substrate quality and community composition // New Phytol. 2020. V. 226. P. 569–582.
- François P., Melanie D., Jones D., Dickie J. Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance // New Phytol. 2020. V. 225. P. 1835–1851.
- Gadgil R. & Gadgil P. Mycorrhiza and litter decomposition // Nature. 1971. V. 233. P. 133.
- Giesler R., Högborg M., Högborg P. Soil chemistry and plants in fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient // Ecology. 1998. V. 79. P. 119–137.
- Gorzela M., Asay F., Pickles B., Simard S. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities // AoB PLANTS. 2015. V. 7. P. 1–13.
- Grman E., Robinson T.M.P. Resource availability and imbalance affect plant-mycorrhizal interactions: a field test of three hypotheses // Ecology. 2013. V. 94. P. 62–71.
- van Groenigen J., Huygens D., Boeckx P., Kuyper Th., Lubbers I., Rütting T., Groffman P. The soil N cycle: new insights and key challenges // SOIL. 2015. V. 1. P. 235–256.
- Han M.G., Feng J.G., Chen Y., Sun L.J., Fu L.C., Zhu B.A. Mycorrhizal mycelial respiration: a substantial component of soil respired CO₂ // Soil Biol. & Biochem. 2021. V. 163. P. 108454.
- Hart S., Gunther M. In situ estimates of annual net mineralization and nitrification in subarctic watershed // Oecologia. 1989. V. 80. P. 284–288.
- van der Heijden M.G.A., Martin M., Selosse M.-A., Sanders R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1406–1423.
- Hobbie E., Hobbie J. Natural abundance of ¹⁵N in nitrogen-limited forests and tundra can estimate nitrogen cycling through mycorrhizal fungi: a review // Ecosystems. 2008. V. 11. P. 815–830.
- Hogberg P., Hogberg L., Schinkel H., Hogberg M., Johannisson C., Walimark H. ¹⁵N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils // Oecologia. 1996. V. 108. P. 207–214.
- Hogberg M., Hogberg P., Myrold D. Is microbial community composition in boreal forest soil determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? // Oecologia. 2007. V. 150. P. 590–601.
- Holopainen T., Heinonen-Tanski H. Effect different nitrogen sources on the growth of Scots pine seedlings and the ultrastructure and development of their mycorrhizae // Can. J. For. Res. 1993. V. 23. P. 362–372.
- Ibáñez I., McCarthy-Neumann S. Effects of mycorrhizal fungi on tree seedling growth: Quantifying the parasitism—mutualism transition along a light gradient // Can. J. For. Res. 2016. V. 46. P. 48–57.
- Johnson D., Clay K., & Phillips R. Mycorrhizal associations and the spatial structure of an old-growth forest community // Oecologia. 2018. V. 186. P. 195–204.
- Kaiser C., Fuchslueger L., Koranda M., Gorfer M., Stange K., Kitzner B. et al. Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by below-ground C allocation // Ecology. 2011. V. 92. P. 1036–1051.
- Kanekar S., Cale J., Erbilgin N. Ectomycorrhizal fungal species differentially affect the induced defensive chemistry of lodgepole pine // Oecologia. 2018. V. 188. P. 395–404.
- Kariman K., Scanlan G., Boitt G., Rengel Z. Feremycorrhizal symbiosis confers growth and nutritional benefits to mycorrhizal and non-mycorrhizal crops Soil // Biol. Biochem. 2020. V. 151. P. 108060.
- Kilpeläinen, J., Aphalo J., Lehto, T. (2020). Temperature affected the formation of arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas in *Populus angustifolia* seedlings more than a mild drought // Soil Biol. Biochem. 2020. V. 146. 107798.
- Kranabetter J., Mac-Kenzie W. Contrasts among mycorrhizal plant guilds in foliar nitrogen concentration and $\delta^{15}\text{N}$ along productivity gradients of a Boreal forest // Ecosystems. 2010. V. 13. P. 108–117.
- Lang F., Kruger J., Amelung W., Willbold S., Frossard E., Bunemann E., Bauhus J., Nitschke R. et al. Soil phosphorus supply controls P nutrition strategies of beech forest ecosystems in Central Europe // Biogeochemistry. 2017. V. 136. P. 5–29.
- Lehto T., Zwiade J. Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review // Mycorrhiza. 2011. V. 21. P. 71–90.
- Lilleskov E., Wargo P., Vogt K., Vogt D. Mycorrhizal fungal community relationship to root nitrogen concentration over a regional atmospheric nitrogen deposition gradient in the northeastern USA // Can. J. For. Res. 2008. V. 38. P. 1260–1266.
- Lin G., McCormack M., Ma C., Guo D. Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests // Ambio. 2016. V. 45(Suppl. 2). P. 175–187.
- Lindahl B., Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1443–1447.
- Lucas R., Casper B. Ectomycorrhizal community and extracellular enzyme activity following simulated atmospheric N deposition // Soil Biol. & Biochem. 2008. V. 40. P. 1662–1669.
- Martin F., Harrison M., Lennon S., Lindahl B., Öpik M., Polle A., Requena N., Selosse M.-A. Cross-scale integration of mycorrhizal function // New Phytol. 2018. V. 220. P. 941–946.
- Michelsen A., Schmidt I., Jonasson S., Quarmby C., Sleep D. Leaf ¹⁵N abundance of subarctic plant provides field evidence that ericoid ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species different sources of soil nitrogen // Oecologia. 1996. V. 105. P. 53–63.
- Michelsen A., Quarmby C., Sleep D., Jonasson S. Vascular plant ¹⁵N 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.
- Midgley M., Phillips R. Mycorrhizal associations of dominant trees influence nitrate leaching responses to N // *Biogeochemistry*. 2014. V. 117. P. 241–253.
- Nadelhoffer K., Aber J., Melillo J. Fine root, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis // *Ecology*. 1985. V. 66. P. 1377–1390.
- Nehls U., Plassard C. Nitrogen and phosphate metabolism in ectomycorrhizas // *New Phytologist*. 2018. V. 220. P. 1047–1058.
- Nilsson L., Baath E., Falkengren-Grerup U., Wallander H. Growth of ectomycorrhizal mycelia and composition of soil microbial communities in oak forest soils: along a nitrogen deposition gradient // *Oecologia*. 2007. V. 153. P. 375–384.
- 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 // *Ecology Letters*. 2011. V. 14. P. 493–502.
- Pardo L., Semaoune P., Schaberg P., Eagar C., Sebilo M. Patterns in $\delta^{15}N$ in roots, stems, and leaves of sugar maple and American beech seedlings, saplings, and mature trees // *Biogeochemistry*. 2013. V. 112. P. 275–291.
- Phillips L., Ward V., Jones M. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests // *ISME J.* 2014. V. 8. P. 699–713.
- Pellitier P., Zak D. Ectomycorrhizal fungi and the enzymatic liberation of nitrogen from soil organic matter: why evolutionary history matters // *New Phytol.* 2018. V. 217. P. 68–73.
- Pickles B., Truong C., Watts-Williams S., Bueno C. Mycorrhizas for a sustainable world // *New Phytol.* 2020. V. 225. P. 1065–1069.
- Rasmussen A., Busby R., Hoeksema J. Host preference of ectomycorrhizal fungi in mixed pine–oak woodlands // *Can. J. For. Res.* 2018. V. 48. P. 153–159.
- Read D., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // *New Phytol.* 2003. V. 157. P. 475–492.
- Robertson S., Taskaberry L., Egger K., Massicotte H. Ectomycorrhizal fungi communities of black spruce differ between wetland and upland forests // *Can. J. For. Res.* 2006. V. 36. P. 972–985.
- Rossi S., Bordoleau A., Houle D., Morin H. Effect of chronic ammonium nitrate addition on the ectomycorrhizal community in a black spruce stand // *Can. J. For. Res.* 2012. V. 42. P. 1204–1212.
- Rossow J., Bryant J., Kiellán K. Effects of above-ground browsing by mammals on mycorrhizal infection in an early successional taiga ecosystem // *Oecologia*. 1997. V. 110. P. 94–98.
- Sasaki T., Konno M., Hasegawa Y., Imaji A., Terabaru M., Nakamura R., Ohira N., Matsukura K., Seiwa K. Role of mycorrhizal associations in tree spatial distribution patterns based on size class in an old-growth forest // *Oecologia*. 2019. V. 189. P. 971–980.
- Scharlemann J.P., Tanner E.V., Hiederer R., Kapos V. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool // *Carbon Management*. 2014. V. 5. P. 81–91.
- Shaver G., Chapin F. Production: biomass relationships and element cycling in contrasting arctic vegetation types // *Ecol. Monographs*. 1991. V. 61. P. 1–31.
- Simard S. Mycorrhizal networks and complex system: contributions of soil ecology science to managing climate change effects in forested ecosystems // *Can. J. For. Res.* 2009. V. 89. P. 369–382.
- Simard S., Beiler K., Bingham M., Deslippe J., Philip L., François P., Teste F. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modeling // *Fungal Biol. Reviews*. 2012. V. 26. P. 39–60.
- Smith G., Peay K. Stepping forward from relevance in mycorrhizal ecology // *New Phytol.* 2020. V. 226. P. 292–294.
- Smith A., Smith S. How harmonious are arbuscular mycorrhizal symbioses? Inconsistent concepts reflect different mindsets as well as results // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 1381–1384.
- Šnajdr J., Valášková V., Merhautová V., Herinková J., Cajthaml T., Baldrian P. Spatial variability of enzyme activities and microbial biomass in the upper layers of *Quercus petraea* forest soil // *Soil Biol. Biochem.* 2008. V. 40. P. 2068–2075.
- Sponseller R., Gundale M., Fitter M., Ring E., Nordin A., Naessholm T., Laudon H. Nitrogen dynamics in managed boreal forests: recent advances and future research directions // *Ambio*. 2016. V. 45. P. 175–187.
- Steidinger S., Crowther W., Liang J., Van Nuland E., Werner A., Reich B., Nabuurs J., De-Miguel S., Zhou M., Picard N. et al. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses // *Nature*. 2019. V. 569. P. 404–408.
- Tanaka-Oda A., Kenzo T., Toriyama J., Matsuura Y. Variability in the growth rates and foliage $\delta^{15}N$ values of black spruce trees across a slope gradient in the Alaskan // *Can. J. For. Res.* 2016. V. 46. P. 1483–1490.
- Van Geel M., Jacquemyn H., Peeters G., van Acker R., Honnay O., Ceulemans T. Diversity and community structure of ericoid mycorrhizal fungi in European bogs and heathlands across a gradient of nitrogen deposition // *New Phytol.* 2020. V. 228. P. 1640–1651.
- Wallander H., Goransson H., Rosengren U. Production, standing biomass and natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types // *Oecologia*. 2004. V. 139. P. 89–97.
- Waller L., Felten J., Hiiesalu I., Vogt-Schilb H. Sharing resources for mutual benefit: crosstalk between disciplines deepens the understanding of mycorrhizal symbioses across scale // *New Phytol.* 2018. V. 217. P. 29–32.
- Wipf D., Krajinski F., van Tuinen D., Recorbet C., Courty P.-E. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks // *New Phytol.* 2019. V. 223. P. 1127–1142.
- Wurzburger N., Hendrick R. Rhododendron thickets alter N cycling and soil extracellular enzyme activities in southern Appalachian hardwood forests. // *Pedobiologia*. 2007. V. 50. P. 563–576.
- Zak D., Pellitier P., Buck W., Lucas J., Nave E., Averill C., Beidler K., Bhatnagar J., Blesh J., Classen T. Exploring the role of ectomycorrhizal fungi in soil carbon dynamics // *New Phytol.* 2019. V. 223. P. 33–39.

Mycorrhizal Complexes and Their Role in the Ecology of Boreal Forests

S. M. Razgulin[#]

Institute of Forest Science RAS, st. Sovetskaya, 21, p. Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Region, 143030 Russia

[#]e-mail: root@ilan.ras.ru

The functioning of mycorrhizal associations in forest ecosystems is discussed. Mycorrhiza are involved in supplying plants with nutrients and improve their growth, but they can also inhibit plant development. The level of participation of ecto-ericoid mycorrhiza in the carbon cycle of boreal forests is considered to be very significant. According to isotope indications, the role of mycorrhiza in the nitrogen cycle is high in the tundra and less pronounced in boreal forests. Mycorrhiza are involved in the decomposition of soil OM to obtain available nitrogen, but the enzymatic mechanisms of this process and the pathways for the movement of *N* and *P* from fungal cells to plants are largely unknown. Mycorrhiza prevent nitrogen losses from forest soils during leaching. Mycorrhizal networks contribute to the processes of reforestation and structuring of plantations, protect against pathogens and pests.

Keywords: mycorrhizal symbioses, ecto-ericoid and arbuscular mycorrhiza, saprophytic microflora, soil organic matter, exozymes, nitrogen isotopes