

УДК 581.524.33:581.55(251.1)+581.557.24

СООТНОШЕНИЕ РАСТЕНИЙ РАЗНОГО МИКОРИЗНОГО СТАТУСА В ХОДЕ ПАСТБИЩНОЙ ДИГРЕССИИ СТЕПЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2013 г. Д. В. Веселкин*, **, Л. М. Морозова*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина
620083 Екатеринбург, просп. Ленина, 51
e-mail: denis_v@ipae.uran.ru; morozova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.01.2013 г.

Проанализированы закономерности участия растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, в пастбищной дигрессии в степной зоне Южного Урала. Оценки богатства и обилия групп растений разного микоризного статуса в сообществах разной нарушенности получены в результате совмещения оригинальных данных о строении фитоценозов с опубликованными сведениями о способности видов формировать микоризы. Показано, что в ходе пастбищной дигрессии существенно снижаются количество и обилие облигатно микоризных видов при соответствующем увеличении доли и обилия видов, менее зависимых или независимых от симбиоза — факультативно микоризных и облигатно немикоризных.

Ключевые слова: сукцессии растительности, выпас, пастбищная дигрессия, степная зона, степи, микоризность, арбускулярная микориза, микоризные растения, немикоризные растения, стратегии растений.

DOI: 10.7868/S0367059713060127

Изучение закономерностей трансформации травяных экосистем (степей и лугов) под влиянием пресса животных-фитофагов — один из давних и традиционных вопросов экологии наземных экосистем и геоботаники, сохраняющий значимость и в настоящее время. Несмотря на большое количество публикаций по этой теме, их основную тематику можно свести к трем направлениям. Первое — выявление и фитоценотическая характеристика стадий пастбищной дигрессии растительности, сопряженные, как правило, с оценками оптимальной или экономически целесообразной интенсивности выпаса. Работы второго направления ориентированы на анализ таких механизмов перестроек фитоценозов и экосистем под влиянием выпаса, как биоэкологические свойства растений или закономерности трансформации других биотических и абиотических компонентов экосистем. Третье направление экспериментальное, в его рамках осуществляется поиск способов коррекции состояния и неистощительной эксплуатации кормовых угодий.

Настоящая работа посвящена второму направлению и состоит в выявлении особенностей встречаемости и обилия растений, по-разному взаимодействующих с микоризными арбускуляр-

ными грибами, в ходе пастбищной дигрессии степных сообществ. Актуальность такого анализа обусловлена накапливающимися данными о возможности участия микоризных симбиозов в динамических процессах растительности. Экспериментально доказано, что исход конкурентных отношений между растениями в значительной степени определяется предрасположенностью и успешностью их взаимодействия с микоризными грибами (Heijden et al., 1998; 2003; Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007). Эти свидетельства подтверждаются возрастанием тесноты микоризных связей и оценками важности для растений микотрофного способа питания в ходе прогрессивных эндоэкогенетических сукцессий (Miller, 1979; Gemma, Koske, 1990; Jumpponen et al., 2002; Ahlu et al., 2005; Pezzani et al., 2006; Lambers et al., 2008). Выяснение специфики микоризообразования в нарушенных выпасом сообществах может способствовать более глубокому пониманию механизмов их изменения, поскольку позволит анализировать взаимосвязи экосистемного плана — взаимосвязи между почвой и организмами разных трофических уровней: автотрофными растениями, крупными животными-фитофагами и почвенными гетеротрофами.

Таблица 1. Исходная растительность, условия экотопов и число пробных площадей на геоботанических профилях (по: Морозова, 1988)

№ профиля	Исходная растительность (формация), почвы и положение в рельефе	Количество площадей соответствующей стадии дигрессии				Число видов на профиле, шт.
		I	II	III	IV	
1	Степномятликово-залесскоковыльные (<i>Stipa zalesskii</i> Wilenski + <i>Poa transbaicalica</i> Roshev.) дерновинно-злаковые степи на южных карбонатных маломощных (до 40 см) черноземах по неглубоким ложбинам юго-восточных склонов	1	2	1	1	97
2	Пустынноовсецовые (<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski) дерновинно-злаковые степи на южных карбонатных маломощных (до 30 см) черноземах по выровненным северным склонам	2	1	1	1	95
3	Типчакково-ковыльковые (<i>Stipa lessengiana</i> Trin. & Rupr. + <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin) дерновинно-злаковые степи на южных карбонатных маломощных (до 30 см) черноземах по шлейфу юго-западных склонов	1	1	1	1	44
4	Петрофитноразнотравные (<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin + <i>Potentilla arenaria</i> Borkh.) каменистые степи на малоразвитых щебнисто-каменистых почвах по хребтам сопок	1	нет	1	1	64

Примечание. Нарушенность участков: I – фоновые и косимые; II, III и IV – соответственно слабые, средние и сильные (полный сбой) пастбищные нагрузки.

РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проводились в районе Губерлинского мелкосопочника на Южном Урале (Гайский район Оренбургской области; 51°07'–51°10' с.ш., 57°50'–58°03' в.д.). Территория сильно расчленена глубоко врезанными долинами рек, ручьев и балок. Водоразделы характеризуются обилием скалистых сопок с каменистыми осыпями по склонам. Самые высокие вершины имеют высоту 360–440 м над ур. м. Относительная высота сопек над уровнем р. Урал составляет 200–250 м. Климат резко континентальный. Средняя температура января –15.4°C, июля +22.2°C. Среднегодовая сумма осадков 280–310 мм. Водный режим почв неустойчивый, вероятность засух составляет 30–40%. Почвенный покров в связи со значительной расчлененностью рельефа неоднороден: на выровненных участках преобладают черноземы южные карбонатные; на склонах – черноземы южные от слабо до сильно смытых; на положительных элементах рельефа – малоразвитые среднещебнисто-каменистые почвы с выходами горных пород; в отрицательных элементах рельефа – лугово-черноземные и дерново-лугово-лесные почвы. Зональная растительность представлена настоящими дерновинно-злаковыми степями, но обилие форм рельефа обуславливает пестроту растительного покрова, который меняется в зависимости от экспозиции и крутизны склонов, материнских пород и мощности почв.

Фитоценологические исследования закономерностей пастбищной дигрессии степных фитоценозов под воздействием выпаса коз были проведены в 1982–1985 гг. на четырех эколого-топографических профилях. Три профиля заложены в настоящих дерновинно-злаковых степях на склонах разной экспозиции, один – в каменистых степях по положительным элементам рельефа. Такое размещение профилей было обусловлено необходимостью выявить особенности процессов деградации сообществ настоящих дерновинно-злаковых степей, сформированных разными видами степных злаков в разных экотопах (табл. 1). Каждый профиль состоял из 3–5 площадей, расположенных на разном расстоянии от мест концентрации коз (загоны, кошары) и поэтому различающихся уровнем пастбищной нагрузки. В период исследований пастбищные нагрузки превышали оптимальные в 4–6 раз (Морозова, 1985; 1991). На каждой площади размером 10 × 10 м на протяжении 3–4 лет ежегодно несколько раз в течение вегетационного периода выполняли геоботанические описания с регистрацией обилия всех видов растений по шкале Друде.

Выделены следующие стадии дигрессии степной растительности: фоновые (стадия дигрессии I; к этой стадии отнесены и косимые, но не подверженные выпасу участки), слабо нарушенные (II), средне нарушенные (III) и сильно нарушенные до полностью выбитых (IV) участки. При анализе

участки со слабыми и средними нагрузками рассматривали совместно (II + III), так как на хребтах сопков не удалось найти сообществ со слабым уровнем нарушения. Последнее обусловлено отсутствием стадии слабо нарушенных сообществ (стадия II) в дигрессионном ряду каменистых степей в связи с особыми условиями экотопов, растительность в которых выбивается значительно быстрее по сравнению с настоящими дерновинно-злаковыми степями.

Микоризный статус видов растений устанавливали по литературным данным, стремясь использовать для характеристики каждого вида максимальное количество доступных источников. Всего использованы сведения порядка 30 публикаций: работы группы пермских ботаников, выполненные под руководством И.А. Селиванова, свердловских (екатеринбургских) ботаников, выполненные под руководством Т.С. Чибрик, публикации Л.М. Нозадзе и сводки (Harley, Harley, 1987; Wang, Qiu, 2006). Виды, для которых во всех публикациях было указано отсутствие микориз, считали немикоризными. К факультативно микоризным относили виды, которые в одних источниках фигурируют как микоризные, а в других – как не образующие микориз. Виды, образующие арбускулярные микоризы в соответствии со всеми источниками, считали облигатно микоризными. Названия видов растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995).

При анализе данных для оценки значимости различий представленности и обилия видов разного микоризного статуса в разных фитоценозах использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA), при проведении которого значения признаков, выражающих доли, предварительно подвергали арксинус-преобразованию. Учетной единицей в дисперсионном анализе была величина признаков на одной площади. При переводе баллов шкалы Друде в доли проективного покрытия использовали следующие величины покрытия: sol – 1%; sp – 5%; cop_1 – 15%; cop_2 – 33%; cop_3 – 75%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на 17 пробных площадях зарегистрировано 132 вида растений. Из них для 101 установлен микоризный статус, 10 видов оказались немикоризны в соответствии со всеми доступными литературными источниками, 16 – факультативно микоризны, 75 видов, т.е. их большая часть, – облигатно микоризны. Не удалось найти данных о способности к микоризообразованию для 31 вида (23% общего списка). Значительное количество видов с неизвестным микоризным статусом не позволяет априорно исключить их из рассмотре-

ния. Поэтому первый этап анализа выполнен для массива данных, включающего все 132 вида.

В серии двухфакторных ANOVA охарактеризованы два источника изменчивости оценок богатства и проективного покрытия групп видов разного микоризного статуса – различия между сообществами разных стадий дигрессии и различия между сообществами, расположенными в разных элементах рельефа (табл. 2). Предваряя анализ изменчивости соотношения растений разной микоризности, отметим, что общее число видов в описаниях и их суммарное проективное покрытие значительно варьируют только в связи с фактором “пастбищная нагрузка”, ожидаемо снижаясь на сильно нарушенных участках, но не различаясь на разных профилях, т.е. в разных элементах рельефа.

Облигатно микоризные виды составляют флористическую (около 60–90% видовых списков) и фитоценотическую (около 70–95% общего проективного покрытия) основу ненарушенных фитоценозов. В частности, облигатно микоризны такие типичные степные доминанты, как *Achillea nobilis* L., *Festuca rupicola* Heuff., *F. valesiaca* Gaudin, *Galatella villosa* (L.) Rchb., *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., *S. tirsia* Steven, *S. zaleskii* Wilensky, *Thymus marschallianus* Willd. Под воздействием выпаса в одном описании количество видов этой группы в среднем снижается в 3.3 раза, а доля в видовых списках – в 1.5 раза. Также с ростом интенсивности выпаса значимо снижается суммарное обилие облигатно микоризных видов. На сильно сбитых участках их абсолютное проективное покрытие в 9.3 раза ниже, чем в ненарушенных сообществах, а вклад в общее покрытие фитоценозов меньше в 3.4 раза. Таким образом, при сильной пастбищной нагрузке для облигатно микоризных растений создаются неблагоприятные условия.

Факультативно микоризные виды в отличие от облигатно микоризных реагируют на усиление пастбищной нагрузки, скорее, положительно, чем отрицательно. К этой группе относятся такие типичные рудеральные растения, обычные или обильные в условиях интенсивного выпаса, как *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medikus, *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Besser, *Chenopodium album* L., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach, *Polygonum aviculare* L., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. На сильно нарушенных площадях по сравнению с ненарушенными доля факультативно микоризных видов в общих списках увеличивается в 2.1 раза, а в суммарном проективном покрытии – в 3.7 раза. На сбитых участках IV стадии дигрессии виды этой группы наиболее обильны, формируя 35–70% суммарного покрытия, в то время как в ненарушенных степях их участие в общем проективном покрытии составляет 2–20%.

Таблица 2. Среднее ($m \pm SE$) видовое богатство и проективное покрытие групп видов разного микоризного статуса в ходе пастбищной депрессии степной растительности и оценки значимости разных источников изменчивости

Группы видов	Стадии пастбищной депрессии*		Источники изменчивости**						
	I	II + III	IV	[1] пастбищная нагрузка ($df = 2$)		[2] положение в рельефе ($df = 3$)		взаимодействие [1] x [2] ($df = 3$)	
				F	P	F	P		
Абсолютное количество видов в описании, экз.									
Облигатно микоризные	31.6 ± 3.5	16.4 ± 1.8	9.5 ± 2.1	26.29	0.0022	3.60	0.1008	1.36	1.6772
Факультативно микоризные	5.6 ± 1.1	6.5 ± 0.6	5.0 ± 1.7	1.18	0.3797	3.73	0.0952	1.68	0.2935
Немикоризные	2.6 ± 0.8	1.8 ± 0.4	2.5 ± 0.6	2.59	0.1693	8.90	0.0190	1.27	0.4039
Виды с неустановленным статусом	8.2 ± 2.3	6.3 ± 0.9	3.3 ± 1.0	5.07	0.0626	6.39	0.0366	1.41	0.3613
Всего видов	48.0 ± 7.2	31.0 ± 2.9	20.3 ± 4.4	11.96	0.0124	5.17	0.0544	1.38	0.3698
Доля видов в описании, %									
Облигатно микоризные	68.8 ± 5.7	52.5 ± 1.7	46.9 ± 6.4	51.18	0.0005	21.60	0.0027	8.45	0.8144
Факультативно микоризные	11.3 ± 1.0	21.4 ± 1.8	23.9 ± 4.6	6.34	0.0425	1.27	0.3799	0.81	0.6011
Немикоризные	4.7 ± 1.3	5.6 ± 0.9	13.2 ± 3.6	155.17	0.0000	89.33	0.0001	19.42	0.0025
Виды с неустановленным статусом	15.2 ± 4.3	20.5 ± 2.0	16.0 ± 4.5	2.40	0.1862	6.41	0.0364	1.30	0.3970
Проективное покрытие, %									
Облигатно микоризные	102 ± 10	59 ± 5	11 ± 3	21.66	0.0034	0.48	0.7125	0.56	1.0307
Факультативно микоризные	21 ± 8	13 ± 3	31 ± 9	8.09	0.0271	12.25	0.0097	1.03	0.4971
Немикоризные	3 ± 1	5 ± 2	10 ± 5	2.05	0.2239	2.04	0.2267	1.36	0.3761
Виды с неустановленным статусом	9 ± 3	8 ± 3	9 ± 3	0.72	0.5294	13.10	0.0084	5.69	0.0380
Общее покрытие	135 ± 20	85 ± 6	61 ± 14	7.55	0.0309	3.19	0.1219	0.84	0.5892
Доля в суммарном проективном покрытии, %									
Облигатно микоризные	78.3 ± 5.1	69.8 ± 3.7	22.8 ± 8.3	39.67	0.0009	3.01	0.1329	1.32	2.6173
Факультативно микоризные	13.3 ± 4.0	14.8 ± 2.8	49.6 ± 7.7	86.44	0.0001	15.20	0.0060	2.62	0.1552
Немикоризные	1.8 ± 0.4	5.7 ± 2.6	13.9 ± 5.9	2.98	0.1406	1.57	0.3074	0.79	0.6131
Виды с неустановленным статусом	6.6 ± 2.3	9.7 ± 2.9	13.7 ± 4.1	5.46	0.0552	15.74	0.0056	3.22	0.1099

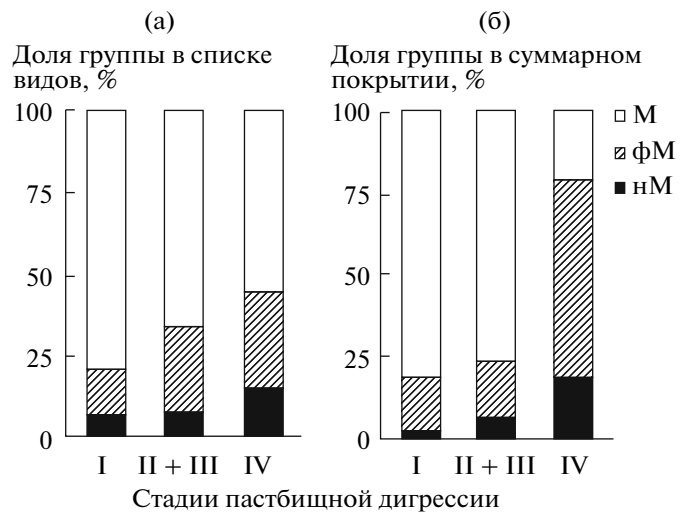
* Стадии депрессии: I – фоновые и косимые сообщества; II + III – слабо и средне нарушенные; IV – сильно нарушенные выпасом участки.

** df – число степеней свободы; F – значение критерия Фишера; P – достигнутый уровень значимости различий.

Немикоризные виды – минорный компонент степных фитоценозов. Как правило, на одной площади представлены (0)2–3 вида данной группы, и это количество существенно не изменяется в ходе пастбищной дигрессии, но доля немикоризных видов в общем составе фитоценозов при этом значимо увеличивается от 0–8% до 6–23% общего списка. Таким образом, если рассматривать немикоризные растения в целом, они, по-видимому, положительно реагируют на усиление выпаса, что дополнительно диагностируется по возрастанию их абсолютного и относительного проективного покрытия в нарушенных сообществах. Но экологически немикоризные растения существенно неоднородны. Фактически на сильно сбитых пастбищах заметно возрастает обилие только однолетника *Ceratocarpus arenarius* L. Другие немикоризные виды, например *Caragana frutex* (L.) K. Koch, характеризуются низким обилием как в нарушенных, так и в фоновых сообществах. Часть видов (*Eremogone longifolia* (M. Vieb.) Fenzl, *Euphrasia pectinata* Ten.) не отмечена при средних и сильных нарушениях. Такие виды, как сеgetальные *Amaranthus retroflexus* L. и *Chenopodium acuminatum* Willd., были зарегистрированы только при высоких нагрузках.

Распространение видов с неустановленным микоризным статусом не связано с фактором пастбищных нагрузок. В частности, с уровнем нарушения значимо не связаны ни абсолютное количество видов этой группы (в среднем 3–8 видов на площадь), ни их доля в видовых списках (в среднем 15–21% видового состава). Также не различаются в зависимости от стадии дигрессии проективное покрытие видов этой группы и доля в общем покрытии. В то же время встречаемость и распределение обилия видов с неизвестной микоризностью заметно детерминируются положением площадей в рельефе. Видов данной группы относительно много в каменистых степях на вершинах сопек. Здесь же повышены и оценки их обилия. Эту закономерность можно попытаться объяснить, предположив, что в каменистых степях и на выходах горных пород сконцентрировано много растений, ранее не проанализированных на микоризообразование, например редких или видов с узкими ареалами.

С методических позиций важно заключение об отсутствии существенной приуроченности видов с неизвестным микоризным статусом к сообществам определенной нарушенности. Это позволяет обоснованно не учитывать их при формулировке ответа на основной вопрос, как в ходе пастбищной дигрессии степных сообществ изменяется встречаемость растений разного микоризного статуса. Из данных, которые были обсуждены выше, ответ на этот вопрос однозначен: по мере усиления пастбищной нагрузки существенно снижаются коли-



Участие немикоризных (нМ), факультативно (фМ) и облигатно (М) микоризных растений в формировании видового состава (а) и суммарного проективного покрытия (б) фоновых и косых (I), слабо и средне нарушенных (II + III) и сильно нарушенных (IV) выпасом степных участков.

чество и обилие тех видов, которым для успешного развития необходимы симбиотические отношения с грибами арбускулярной микоризы; соответственно возрастают доля и обилие видов, менее зависящих от микоризного симбиоза – факультативно микоризных и немикоризных (см. рисунок).

Заметим, что основные закономерности трансформации растительности под влиянием выпаса в исследуемом районе ожидаемы – снижение видового богатства и продуктивности фитоценозов, изменение спектра жизненных форм и типов онтогенеза растений в сторону преобладания в условиях выпаса моноцентрических малолетников рудеральной ориентации (Морозова, 1985; 1990; 1991). Еще одним феноменом, сопровождающим пастбищную дигрессию степной растительности, является снижение тесноты микоризных взаимодействий. В условиях выпаса высокой интенсивности при общем упрощении фитоценозов преимущества получают растения, способные развиваться без микориз. Эта закономерность обратна по отношению к известным случаям увеличения значения микоризных растений при усложнении фитоценозов в ходе естественных эндоэкогенетических смен (Miller, 1979; Gemma, Koske, 1990; Ahulu et al., 2005; Püschel et al., 2007) и потому отчасти прогнозируема. Для ее объяснения можно привлечь предположение о сопряженности между типом стратегии растений, определяющей позиции видов в сукцессии, и их микоризным статусом. Положительная связь между рудеральной экологической стратегией, частными дифференцирующими

признаками которой являются короткий онтогенез или высокое репродуктивное усилие (Grime et al., 1988), и избеганием микоризных грибов ранее обсуждалась (Grime et al., 1988; Francis, Read, 1995; Cornelissen et al., 2001; Бетехтина, Веселкин, 2011). Ослабление позиций микоризных и усиление позиций немикоризных видов в ходе пастбищной сукцессии свидетельствуют о том, что способность к микоризообразованию положительно связана с конкурентоспособностью видов вне пастбищных нагрузок и отрицательно — со способностью к произрастанию в условиях переупаса.

Можно предполагать, что вследствие изменения соотношения между микоризными и немикоризными растениями должны происходить изменения в сообществах симбиотических организмов — арбускулярных грибов. Снижение на сильно сбитых участках объема доступных для них ресурсов, т.е. продуктов фотосинтеза растений, должно негативно отражаться на численности популяций грибных симбионтов и, вероятно, сопровождаться изменением состава видов. В свою очередь, учитывая многочисленные трофические и регуляторные взаимосвязи между арбускулярными грибами и другими группами почвенной биоты (Coleman, 2008), можно предположить, что нарушение микоризных связей может стать причиной других экосистемных перестроек. В настоящее время у нас нет оснований обсуждать подобные перестройки, но было бы интересно оценить масштаб трансформации экосистемных процессов, связанной с изменением преобладающих способов осуществления растениями почвенного питания в условиях пастбищного пресса.

В целом представленный анализ изменения соотношения растений разного микоризного статуса под воздействием выпаса коз позволяет несколько по-новому взглянуть на причины изменения растительных сообществ в ходе пастбищной дигрессии. Это свидетельствует об оправданности мнения, что учет факта микоризности растений может способствовать лучшему пониманию некоторых особенностей экологии растений и их сообществ (Мухин, Веселкин, 2004). С учетом этого общее описание рассмотренной дигрессионной сукцессии может быть, например, таким: в условиях интенсивного выпаса коз в настоящих дерновинно-злаковых и каменистых степях многолетние, полицентрические, вегетативно устойчивые, облигатно микоризные виды растений с высокой под- и надземной биомассой в значительной степени замещаются одно- и двулетними моноцентрическими, преимущественно немикоризными или факультативно микоризными видами с малой биомассой.

Работа выполнена при поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В.* Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–182. (*Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // *Rus. J. Ecol.* 2011. V. 42. № 3. P. 192–198. DOI 10.1134/S1067413611030040).
- Морозова Л.М.* Динамика степной растительности Южного Урала под воздействием выпаса // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск, 1985. С. 89–99.
- Морозова Л.М.* Пастбищная деградация степной растительности на Южном Урале: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1988. 294 с.
- Морозова Л.М.* Запасы и структура надземной фитомассы степных сообществ в связи с их пастбищной деградацией // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск, 1990. С. 3–16.
- Морозова Л.М.* Изменение степной флоры Южного Урала под воздействием выпаса // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991. С. 51–65.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В.* Эволюционное и экологическое значение микоризных ассоциаций // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Мат-лы VI всерос. популяц. семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 86–94.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- Ahulu E.M., Nakata M., Nonaka M.* Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizas in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan // *Mycorrhiza*. 2005. V. 15. № 2. P. 129–136.
- Coleman D.C.* From peds to paradoxes: linkages between soil biota and their influences on ecological processes // *Soil Biol. Biochem.* 2008. V. 40. № 2. P. 271–289.
- Cornelissen J.H.C., Aerts R., Cerabolini B., et al.* Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. V. 129. № 4. P. 611–619.
- Francis R., Read D.J.* Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure // *Can. J. Bot.* 1995. V. 73. № S1. P. 1301–1309.
- Gemma J.N., Koske R.E.* Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii // *Amer. J. Bot.* 1990. V. 77. №. 9. P. 1193–1200.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R.* Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Harley J.L., Harley E.L.* A check-list of mycorrhiza in the British flora // *New Phytol.* 1987. V. 105 (Suppl.) P. 1–102.

- Heijden van der M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M.* et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // *Nature*. 1998. V. 396. P. 69–72.
- Heijden van der M.G.A., Wiemken A., Sanders I.R.* Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between cooccurring plant // *New Phytol.* 2003. V. 157. № 3. P. 569–578.
- Jumpponen A., Trappe J.M., Cazares E.* Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation // *Mycorrhiza*. 2002. V. 12. № 1. P. 43–49.
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E.* Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23. № 2. P. 95–103.
- Miller R.M.* Some occurrences of vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert // *Can. J. Bot.* 1979. V. 57. № 6. P. 619–623.
- Pezzani F., Montana C., Guevara R.* Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16. № 4. P. 285–295.
- Püschel D., Rydlova J., Vosatka M.* Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks // *Basic Appl. Ecol.* 2007. V. 8. № 6. P. 510–520.
- Wang B., Qiu Y.-L.* Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.