

УДК 581.557.24

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ И ИНТЕНСИВНОСТЬ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА С РАЗНЫМИ ТИПАМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ

© 2011 г. А. А. Бетехтина*, Д. В. Веселкин**

* Уральский государственный университет им. А. М. Горького,
620083 Екатеринбург, просп. Ленина, 51
E-mail: betechtina@mail.ru

** Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 12.11.2010 г.

Исследованы распространенность арбускулярных микориз и обилие микоризных грибов в корнях травянистых растений Среднего Урала с разными типами первичных экологических стратегий Грайма–Раменского (конкуренты, рудералы и стресс-толеранты). Наиболее тесно с арбускулярными грибами связаны виды с конкурентной стратегией. По сравнению с ними у стресс-толерантов понижено обилие мицелия микоризообразователей в корнях. Среди рудералов относительно велика доля немикотрофных видов, вообще не взаимодействующих с арбускулярными грибами.

Ключевые слова: арбускулярная микориза, травянистые растения, экологические стратегии.

Способность вступать в микоризный симбиоз – важное биоэкологическое свойство видов, а иногда таксономических и экологических групп растений (один из последних обзоров проблемы: Brundrett, 2009). Основные типы микориз приурочены к разным жизненным формам растений: эктомикоризы характерны для большинства деревьев бореальной и умеренной зон, эндомикоризы – для большей части травянистых растений и части тропических древесных. Изучены микоризы у растений разных функциональных типов и жизненных форм, с разной длительностью онтогенеза и разным сукцессионным статусом. Первичные сукцессии часто начинаются с поселения немикотрофных или слабомикотрофных видов, сменяющихся в последующем микотрофными (Gemma, Koske, 1990; Lambers et al., 2008). В ходе сукцессии могут меняться характер преобладающих мофротипов микориз (Ahlu et al., 2005), а также взаимоотношения между растениями и грибами (Pezzan et al., 2006). При этом исход конкурентных взаимодействий между микотрофными и немикотрофными растениями определяется не только тем, есть или нет в почве микоризные грибы (Heijden et al., 1998), но и уровнем специфичности последних по отношению к растениям (Heijden et al., 2003; Puschel et al., 2007). Дж. Грайм с соавт. (Grime et al., 1988) привели сведения о способности растений разных стратегий образовывать микоризы наряду с такими фундамен-

тными характеристиками видов, как жизненная форма и длительность онтогенеза. В дальнейшем было показано (Cornelissen et al., 2001; Heijden, Cornelissen, 2002), что относительная скорость роста – характеристика, используемая при определении экологической стратегии Грайма–Раменского – закономерно увеличивается от растений с эрикоидными микоризами к эктомикоризным деревьям и эндомикоризным растениям.

Предпринятый в настоящей работе анализ специфики связи семенных растений Среднего Урала разных экологических стратегий с арбускулярными грибами связан с двумя обстоятельствами. Признано, что система стратегий Грайма–Раменского предельно обобщенно описывает способы адаптации растений к внешним условиям (Миркин и др., 1999), открыта для дополнения новыми данными и обладает операциональной и прогностической ценностью (Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001). Между тем об особенностях взаимодействия растений разных стратегий с арбускулярными грибами известно мало. Заметим, что в зависимости от типа микоризных ассоциаций проанализированы морфологические свойства растений, коррелирующие с типом стратегии Грайма–Раменского (Cornelissen et al., 2001; Heijden, Cornelissen, 2002). Изучено также микоризообразование у растений разных жизненных форм и жизненных циклов (Селиванов, 1981; Wil-

son, Hartnett, 1998; Hartnett, Wilson, 2002; Roumet et al., 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наши данные о распространенности и интенсивности микоризообразования (Бетехтина, Кондратов, 2003; Бетехтина, 2004; Бетехтина и др., 2004) получены преимущественно в районе биологической станции Уральского госуниверситета (56°37' с.ш., 61°04' в.д.), расположенной вблизи г. Екатеринбурга. Исследовано по 5–15 особей в генеративном возрастном состоянии 100 видов растений, собранных в типичных для них естественных условиях в середине вегетационного периода. Характеристики микоризообразования у 105 видов растений в техногенных местообитаниях Среднего Урала – на отвалах горнодобывающих и энергетических предприятий взяты из литературных источников (Чибрик и др., 1980; Чибрик, Саламатова, 1985; Глебова, 1992; Глазырина и др., 2007). Из 170 видов, в общей сложности исследованных в естественных и техногенных местообитаниях, отобрано 73 вида семенных растений, для которых в соответствии с литературными данными (Grime et al., 1988; Frank, Klotz, 1990) возможно установление первичной экологической стратегии Грайма–Раменского: конкурентной (С, виоленты по Л.Г. Раменскому (1971)), стресс-толерантной (S, пациенты) или рудеральной (R, эксплеренты) (табл. 1). Виды, для которых характерны эрикоидные (сем. Ericaceae, Rutaceae, Vacciniaceae) и орхидные (сем. Orchidaceae) микоризы, не анализировали.

Во всех случаях наличие и обилие арбускулярных грибов в корнях изучено на предварительно высушенном гербарном материале по стандартной методике (Селиванов, 1981), предусматривающей мацерацию корней в КОН и окрашивание мицелия анилиновым синим. Для характеристики тесноты связи растений с микоризными грибами использовали два показателя: первый – доля микотрофных видов (P), т.е. видов, хотя бы часть особей которых имела микоризы, описывает распространенность микоризообразования в какой-либо группе растений; второй – интенсивность микоризации (C) или доля заселенных арбускулярными грибами клеток паренхимы первичной коры описывает уровень развития микориз только у микотрофных видов, поскольку при его расчете немикотрофные виды во внимание не принимали.

Для сравнения долей микотрофных видов использовали критерий χ^2 для таблиц 2×2 с оценкой значимости различий по двустороннему критерию Фишера, для сравнения интенсивностей микоризации – критерий Крускала-Уоллиса (H).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В списке видов растений Среднего Урала с первичными стратегиями Грайма–Раменского, у которых охарактеризовано микоризообразование, больше всего (38 видов) растений с конкурентной стратегией, а стресс-толерантов проанализировано всего 11 видов (табл. 2). Непропорциональная представленность разных стратегий, с одной стороны, свидетельствует о неслучайном выборе видов для анализа, а с другой стороны, такая непропорциональность отчасти обусловлена объективными причинами, поскольку, например, стресс-толеранты в отличие от рудералов слабо представлены в техногенных местообитаниях.

В зависимости от того, в естественных или в техногенных местообитаниях произрастали растения, соотношение немикотрофных и микотрофных видов в группах С-, S- и R-стратегов варьирует незначительно (см. табл. 2) и статистически не различается. Высокая доля микотрофных видов (78–100%) характерна для конкурентов и стресс-толерантов. Среди рудералов доля микотрофных видов ниже – 56–69%. Статистическое заключение о разной распространенности микоризообразования подтверждается при сравнении групп С- и R-стратегов в естественных местообитаниях и при объединении данных из естественных и техногенных местообитаний. Из 38 проанализированных С-стратегов Среднего Урала немикотрофны 2 вида (*Geranium sylvaticum* и *Ranunculus acris*); из 11 видов S-стратегов – также 2 вида (*Carex caryophylla* и *Luzula pilosa*); из 24 R-стратегов – 9 видов (*Alisma plantago-aquatica*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Fumaria officinalis*, *Melandrium album*, *Polygonum aviculare*, *Spergula arvensis*, *Stellaria media*, *Viola tricolor*).

Учитывая немногочисленность проанализированных растений с толерантной стратегией, экстраполяция намеченной закономерности за пределы конкретного списка видов требует известной осторожности. Поэтому важно, на наш взгляд, что в группах видов одноименных стратегий на Среднем Урале и в Британии доли микотрофных видов близки. Из конкурентов арбускулярные микоризы образуют 95% (Урал) и 85% (Британия) видов; из стресс-толерантов – 82 и 75% соответственно; из рудералов – 63 и 65%. Во всех группах стратегий различия между Уралом и Британией по доле микотрофных видов незначимы: конкуренты – $\chi^2 = 1.82$ ($P = 0.1770$); стресс-толеранты – $\chi^2 = 0.25$ ($P = 0.9995$); рудералы – $\chi^2 = 0.07$ ($P = 0.7960$). Таким образом, меньшая распространенность арбускулярных микориз среди травянистых растений эксплерентной (R) стратегии по сравнению с виолентами (С) и пациентами (S) устанавливается относительно надежно. Ранее указывалось на возможность связи между рудеральной стратегией и “стратегией из-

Таблица 1. Интенсивность микоризообразования у 73 видов травянистых растений Среднего Урала с первичными экологическими стратегиями Грайма–Раменского (С, S, R), %

| № | Вид | Экологическая стратегия | Местообитания | |
|------------------|--|-------------------------|---------------|-------------|
| | | | естественные | техногенные |
| Микотрофные виды | | | | |
| 1 | <i>Achillea millefolium</i> L. | C** | 38 | 12 |
| 2 | <i>Aegopodium podagraria</i> L. | C** | 56 | |
| 3 | <i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl | C** | | 9 |
| 4 | <i>Arctium lappa</i> L. | C** | | 1 |
| 5 | <i>Artemisia dracunculus</i> L. | C** | | 86 |
| 6 | <i>Artemisia vulgaris</i> L. | C** | 52 | 10 |
| 7 | <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub | C** | | 43 |
| 8 | <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth | C** | 48 | |
| 9 | <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth | C** | | 26 |
| 10 | <i>Carex ovalis</i> Good. | S* | | 14 |
| 11 | <i>Carum carvi</i> L. | C** | 58 | |
| 12 | <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop. | C* | | 6 |
| 13 | <i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess. | C* | 54 | 21 |
| 14 | <i>Dactylis glomerata</i> L. | C** | 22 | |
| 15 | <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv. | C** | 24 | 10 |
| 16 | <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski | C** | 38 | 26 |
| 17 | <i>Erigeron acris</i> L. | R** | 28 | 22 |
| 18 | <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her. | R** | 22 | |
| 19 | <i>Euphorbia helioscopia</i> L. | R* | 38 | |
| 20 | <i>Festuca pratensis</i> Huds. | C** | 34 | 9 |
| 21 | <i>Festuca rubra</i> L. | C** | 20 | 6 |
| 22 | <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. | C** | 56 | |
| 23 | <i>Galium album</i> Mill. | C** | 30 | 4 |
| 24 | <i>Galium odoratum</i> (L.) Scop. | S** | 6 | |
| 25 | <i>Geranium pratense</i> L. | C** | 50 | |
| 26 | <i>Geum urbanum</i> L. | S* | | 6 |
| 27 | <i>Hylotelephium triphyllum</i> (Haw.) Holub | S* | 31 | |
| 28 | <i>Lathyrus pratensis</i> L. | C** | 86 | 14 |
| 29 | <i>Leontodon autumnalis</i> L. | R* | | 20 |
| 30 | <i>Lepidium ruderales</i> L. | R** | | 2 |
| 31 | <i>Lepidothea suaveolens</i> (Pursh) Nutt. | R* | 20 | |
| 32 | <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. | C** | 66 | 11 |
| 33 | <i>Lycopsis arvensis</i> L. | R* | 18 | |
| 34 | <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt | S** | 56 | |
| 35 | <i>Medicago lupulina</i> L. | R* | | 5 |

Таблица 1. Окончание

| № | Вид | Экологическая стратегия | Местообитания | |
|--------------------|--|-------------------------|---------------|-------------|
| | | | естественные | техногенные |
| 36 | <i>Oxalis acetosella</i> L. | S* | 22 | |
| 37 | <i>Phleum pratense</i> L. | C** | | 8 |
| 38 | <i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench | C** | | 11 |
| 39 | <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. | C** | | 15 |
| 40 | <i>Plantago major</i> L. | R* | 66 | 15 |
| 41 | <i>Poa annua</i> L. | R* | 18 | |
| 42 | <i>Poa pratensis</i> L. | C** | | 10 |
| 43 | <i>Primula veris</i> L. | S* | 2 | |
| 44 | <i>Ranunculus polyanthemos</i> L. | C** | 62 | |
| 45 | <i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. et Schult. | R** | | 3 |
| 46 | <i>Solanum dulcamara</i> L. | C** | | 13 |
| 47 | <i>Sonchus oleraceus</i> L. | R* | | 3 |
| 48 | <i>Stachys palustris</i> L. | C** | 40 | |
| 49 | <i>Tanacetum vulgare</i> L. | C** | | 14 |
| 50 | <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. | R* | 40 | 15 |
| 51 | <i>Trientalis europaea</i> L. | S** | 24 | |
| 52 | <i>Trifolium medium</i> L. | C** | 78 | 6 |
| 53 | <i>Trifolium pratense</i> L. | C** | | 8 |
| 54 | <i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip. | R* | 48 | 5 |
| 55 | <i>Urtica dioica</i> L. | C* | | 11 |
| 56 | <i>Veronica chamaedrys</i> L. | S* | 30 | |
| 57 | <i>Vicia cracca</i> L. | C** | 72 | 0 |
| 58 | <i>Vicia sativa</i> L. | R* | 52 | |
| 59 | <i>Vicia sepium</i> L. | C** | 38 | |
| 60 | <i>Vicia sylvatica</i> L. | C** | | 7 |
| Немикотрофные виды | | | | |
| 61 | <i>Alisma plantago-aquatica</i> L. | R* | 0 | |
| 62 | <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik. | R* | 0 | 0 |
| 63 | <i>Carex caryophyllea</i> Latourr. | S* | 0 | |
| 64 | <i>Chenopodium album</i> L. | R* | 0 | 0 |
| 65 | <i>Fumaria officinalis</i> L. | R* | 0 | |
| 66 | <i>Geranium sylvaticum</i> L. | C** | | 0 |
| 67 | <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd. | S* | 0 | |
| 68 | <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke | R* | 0 | |
| 69 | <i>Polygonum aviculare</i> L. | R* | 0 | 0 |
| 70 | <i>Ranunculus acris</i> L. | C** | | 0 |
| 71 | <i>Spergula arvensis</i> L. | R* | 0 | |
| 72 | <i>Stellaria media</i> (L.) Vill. | R* | 0 | |
| 73 | <i>Viola tricolor</i> L. | R** | | 0 |

* Grime et al. (1988). ** Frank, Klotz (1990).

Таблица 2. Доля микотрофных видов в группах видов с конкурентной (С), стресс-толерантной (S) и рудеральной (R) первичными экологическими стратегиями

| Местообитания | Всего видов, шт. | | | Доля микотрофных видов, % | | | Значимость различий долей микотрофных видов* | | |
|----------------------------------|------------------|----|----|---------------------------|-----|----|--|--------|--------|
| | С | S | R | С | S | R | С – S | С – R | S – R |
| Урал, естественные | 21 | 9 | 18 | 100 | 78 | 56 | 0.0828 | 0.0007 | 0.4059 |
| Урал, техногенные | 29 | 2 | 13 | 93 | 100 | 69 | 0.9995 | 0.0628 | 0.9995 |
| Урал, естественные и техногенные | 38 | 11 | 24 | 95 | 82 | 63 | 0.2136 | 0.0020 | 0.4354 |
| Британские острова** | 34 | 84 | 78 | 85 | 75 | 65 | 0.3267 | 0.0406 | 0.2282 |

* Достигнутый уровень значимости различий по двустороннему критерию Фишера для таблиц 2×2 .

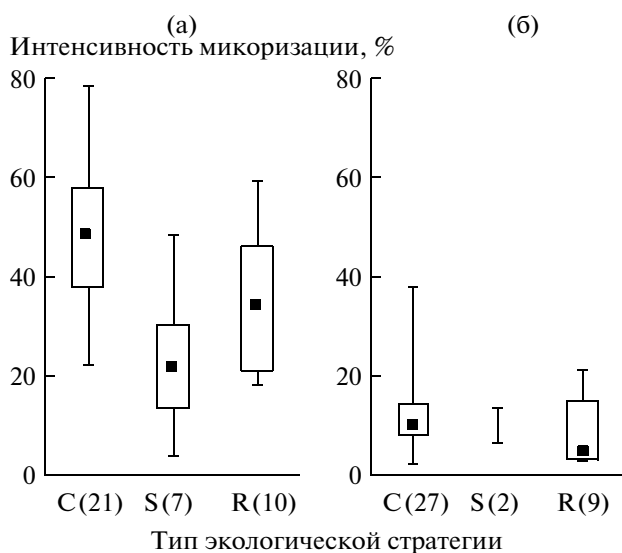
** Наш расчет по данным Grime et al. (1988).

бегания микоризных грибов” (Francis, Read, 1995; Cornelissen et al., 2001).

Обилие мицелия в корнях микотрофных растений в техногенных местообитаниях независимо от типа стратегии в 2.7–3.5 раза ниже, чем в естественных (см. рисунок). Анализ техногенно обусловленных различий микоризообразования не входил в наши задачи. Отметим, однако, несколько обстоятельств, важных для понимания обсуж-

даемых данных. Снижение заселенности корней травянистых растений арбускулярными грибами в техногенных местообитаниях является ожидаемым (Vosatka, Dodd, 1998; Трубина, 2002; Бетехтина, Кондратков, 2003; Глазырина и др., 2007). Необходимо учитывать, что оценки микоризообразования в естественных и техногенных биотопах получены разными исследователями и нельзя исключить, что это могло повлиять на конкретные величины обилия грибов. Таким образом, невозможно разделить вероятные биотопические (между естественными и техногенными местообитаниями) и методические (между разными исследователями) и видовые (между разными видами, списки которых в естественных и техногенных местообитаниях пересекаются мало) различия. Поэтому необходимо или анализировать данные из разных местообитаний независимо друг от друга или использовать специальные подходы, нивелирующие различия между двумя массивами оценок.

Наибольшее обилие мицелия арбускулярных грибов в корнях и в естественных, и в техногенных местообитаниях наблюдается у растений с конкурентной стратегией, а наименьшие оценки интенсивности микоризации характерны для стресс-толерантных видов (см. рисунок). В естественных биотопах средняя интенсивность микоризообразования у S-стратегов по сравнению с С-стратегиями понижена в 1.8 раза (различия значимы: $H_{(2, N=38)} = 8.32$; $P = 0.0155$). В техногенных местообитаниях аналогичная разность составляет 1.5 раза, но различия незначимы ($H_{(2, N=38)} = 0.63$; $P = 0.7263$) из-за малого количества – всего 2 вида – проанализированных стресс-толерантов. При объединении данных из разных типов биотопов (с предварительной стандартизацией внутри естественных и техногенных местообитаний, устраняющей различия между местообитаниями, но полностью сохра-



Интенсивность микоризации у микотрофных растений с конкурентной (С; цифры в скобках – количество видов), стресс-толерантной (S) и рудеральной (R) первичными экологическими стратегиями в естественных (а) и техногенных (б) местообитаниях Среднего Урала.

Квадрат – медиана; прямоугольник – размах между 25-м и 75-м перцентилями; вертикальные линии – размах между 5-м и 95-м перцентилями.

Таблица 3. Теснота связи с арбускулярными грибами в группах видов с конкурентной (С), стресс-толерантной (S) и рудеральной (R) первичными экологическими стратегиями

| Тип экологической стратегии | Доля микотрофных видов (P)*, % | Интенсивность микоризации (С)**, % | Теснота связи с микоризными грибами (T) |
|-----------------------------|------------------------------------|------------------------------------|---|
| С | Высокая (85–95) | Высокая (38–58) | Высокая |
| S | Средняя (75–82) | Низкая (14–31) | Средняя или низкая |
| R | Низкая (63–65) | Средняя (21–46) | Средняя или низкая |

* Размах значений на Среднем Урале и в Британии (по: Grime et al., 1988).

** Интерквартильный размах в естественных местообитаниях Среднего Урала.

няющей различия между разными видами растений) различия между конкурентами и стресс-толерантами по интенсивности микоризации также подтверждаются, но на низком уровне значимости ($H_{(2, N=76)} = 6.57$; $P = 0.0373$). Различий в заселенности корней микоризными грибами между конкурентами и рудералами не обнаружено.

Для интегральной характеристики связи с грибами растений разных стратегий удобно ввести понятие тесноты как функции двух признаков: $T = f(P, C)$, где P – доля микотрофных видов, C – интенсивность микоризации. Наиболее тесно с арбускулярными грибами связаны растения с конкурентной стратегией, поскольку для них характерны как высокая распространенность микоризообразования, так и высокое обилие грибов (табл. 3). Теснота связи с микоризообразователями в группах S- и R-видов ниже, чем у С-стратегов, но по разным причинам, поскольку между двумя характеристиками микоризообразования нет однозначной взаимосвязи. Пониженная теснота связи с микоризообразователями в группе рудералов объясняется преимущественно уменьшением доли микотрофных видов, в то время как обилие мицелия в корнях микотрофных С- и R-стратегов сопоставимо. Пониженная теснота связи с микоризообразователями в группе стресс-толерантных растений, напротив, объясняется в первую очередь низкими показателями обилия грибов, а соотношение микотрофных и немикотрофных видов у С- и S-стратегов не различается.

Представленные материалы позволяют наметить некоторые соответствия между векторами изменения условий среды в “треугольнике Грайма” (по: Миркин и др., 1999) и микоризообразованием. Соотношение микотрофных и немикотрофных видов связано, вероятно, со стабильностью условий среды, поскольку высокая доля микотрофных видов характерна для относитель-

но стабильных условий (С- и S-стратегии), а при интенсивных нарушениях (R-стратегия) она понижена. Интенсивность микоризации, видимо, в большей степени определяется богатством местообитаний, поскольку относительно повышенные оценки обилия грибов характерны для С- и R-стратегов, произрастающих в богатых ресурсами местообитаниях, а пониженные – для S-стратегов, адаптированных к существованию в стрессовых условиях при минимуме ресурсов.

Приведенные выше рассуждения не носят абсолютного характера в силу уже упоминавшихся причин, а именно: 1) неслучайного формирования списков видов; 2) малого количества проанализированных видов, особенно в группе S-стратегов, на фоне их значительного функционального разнообразия (Работнов, 1985; Миркин и др., 1999); 3) невозможности разделения биотопических и методических различий в анализируемом массиве данных. Высказанные гипотезы требуют проверки в ходе специальных исследований. Поэтому мы не считаем возможным обоснованно обсуждать какие-либо причины отмеченных особенностей микоризообразования у растений разных стратегий. В самом общем виде для объяснения наблюдаемых закономерностей могут быть выдвинуты две группы гипотез, отдающие предпочтение соответственно или морфофизиологическим свойствам собственно растений, или условиям среды, к существованию в которых растения той или иной стратегии наиболее адаптированы.

Таким образом, тип экологической стратегии растений по С-S-R-системе Грайма–Раменского связан не только с определенными значениями морфофизиологических характеристик особей (Grime, 1979; Grime et al., 1988; Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000) и специфической химической композицией листьев (Пьянков и

др., 2001), но также сопряжен с разными уровнями тесноты взаимодействия между растениями и микоризными грибами. Наиболее тесно с арбускулярными грибами связаны травянистые растения с конкурентной стратегией. По сравнению с ними у стресс-толерантных растений понижено обилие мицелия грибов в корнях. Среди растений с рудеральной стратегией относительно велика доля видов, вообще не взаимодействующих с арбускулярными грибами.

Работа завершена при поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279) и Программы поддержки исследований молодых кандидатов наук (контракт П2192 от 09.11.2009). Авторы благодарны за ценные замечания по содержанию рукописи канд. биол. наук С.А. Зимницкой (Уральский госуниверситет) и канд. биол. наук Л.А. Ивановой (Ботанический сад УрО РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина А.А.* Биоэкологические особенности микотрофных и немикотрофных видов растений // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Екатеринбург, 2004. С. 29–35.
- Бетехтина А.А., Кондратков П.В.* Эндомикоризы сегетальных растений в условиях техногенного загрязнения различных типов // Проблемы глобальной и региональной экологии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2003. С. 15–18.
- Бетехтина А.А., Кондратков П.В., Гладких К.В.* Эндомикоризы цветковых и споровых растений // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург, 2004. Вып. 4. С. 12–18.
- Глазырина М.А., Лукина Н.В., Чибрик Т.С.* К вопросу восстановления фиторазнообразия на терриконах угольных шахт Урала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. С. 149–168.
- Глебова О.В.* Микосимбиотрофизм фитоценозов, формирующихся на золоотвалах Южноуральской ГРЭС // Растения и промышленная среда. Екатеринбург, 1992. С. 95–101.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г.* Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 581–594.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А.* Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х.* Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.
- Работнов Т.А.* О типах стратегии растений // Экология. 1985. № 3. С. 3–12.
- Раменский Л.Г.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Селиванов И.А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Трубина М.Р.* Микосимбиотрофизм в сообществах в условиях аэротехногенного загрязнения. Ч. 1. Характеристика видов // Исследование лесов Урала: Мат-лы науч. чтений, посвященных памяти Б.П. Колесникова. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. С. 65–68.
- Чибрик Т.С., Нагибина Т.И., Рябкова Т.Е.* О микотрофности растений на отвалах угольных разработок Урала // Растения и промышленная среда. Свердловск, 1980. С. 33–79.
- Чибрик Т.С., Саламатова Н.А.* Микосимбиотрофизм культурфитоценозов Коркинского угольного разреза // Растения и промышленная среда. Свердловск, 1985. С. 54–69.
- 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.
- Brundrett M.C.* Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // Plant and Soil. 2009. V. 320. № 1–2. P. 37–77.
- 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.
- Frank D., Klotz S.* Biologisch-ökologische Daten zur Flora in der DDR. Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität, 1990. 167 s.
- 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.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R.* Comparative plant ecology: a functional approach to common British. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Hartnett D.C., Wilson G.W.T.* The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands // Plant and Soil. 2002. V. 244. № 1–2. P. 319–331.
- Heijden van der M.G.A., Cornelissen J.H.C.* The critical role of plant-microbe interactions on biodiversity and ecosystem functioning: arbuscular mycorrhizal associations as an example // Biodiversity and ecosystem functioning – synthesis and perspectives / Loreau M., Naeem, S. Inchausti P. Eds. Oxford: University Press, 2002. P. 181–192.
- 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.

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.

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.

Puschel 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.

Roumet C., Urcelay C., Diaz S. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field // New Phytol. 2006. V. 170. № 2. P. 357–368.

Vosatka M., Dodd J.C. The role of different arbuscular mycorrhizal fungi in the growth of *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa* in experiments with simulated acid rain // Plant and Soil. 1998. V. 200. № 2. P. 251–263.

Wilson G.W.T., Hartnett D.C. Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie // Amer. J. Bot. 1998. V. 85. № 11. P. 1732–1738.