

УДК 581.557.24

УЧАСТИЕ РАСТЕНИЙ РАЗНОГО МИКОТРОФНОГО СТАТУСА В СУКЦЕССИИ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ “АГРОСТЕПИ”

© 2012 г. Д. В. Веселкин*, **

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

**Центр классического образования
Уральского федерального университета им. Б.Н. Ельцина
620083 Екатеринбург, просп. Ленина, 51

E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 25.04.2011 г.

Проанализировано участие видов растений разного микотрофного статуса в сукцессии формирования “агrostепи” — целенаправленно запущенной восстановительной сукцессии степного фитоценоза. В ходе сукцессии возрастает доля видов, облигатно связанных с грибами арбускулярной микоризы, а доля факультативно микотрофных видов снижается. Соотношение видов разного микотрофного статуса стабилизируется после двух лет сукцессии, несмотря на то, что и общее количество и состав видов растений активно изменяются в более поздние периоды.

Ключевые слова: арбускулярная микориза, микотрофные растения, немикотрофные растения, сукцессии, степная зона, “агrostепь”.

Интерес к изучению взаимодействия растений с микоризными грибами в ходе динамики фитоценозов обусловлен тем, что со спецификой микоризных взаимодействий могут быть связаны некоторые механизмы сукцессий (Heijden et al., 1998, 2003; Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007; Lambers et al., 2008). Особенности микоризообразования у растений охарактеризованы преимущественно в первичных эндозоогенетических сукцессиях — поствулканических (Gemma, Koske, 1990; Ahulu et al., 2005), постледниковых (Chapin et al., 1994; Jumpponen et al., 2002), техногенных (Püschel et al., 2007) и в меньшей степени — во вторичных (Miller, 1979; Pezzani et al., 2006). Анализ работ показывает, что в ходе спонтанного развития фитоценозов теснота и важность для растений микоризных связей возрастают. В то же время безмикоризная, или автономная, стратегия почвенного питания рассматривается как специализированная адаптация к существованию в экологически неблагоприятных местообитаниях (Olsson, Tyler, 2004; Shane et al., 2005), в том числе в позднесукцессионных фитоценозах (Lambers et al., 2008).

Представляет интерес сопоставить закономерности протекания естественных сукцессий с аналогичными закономерностями, проявляющимися при искусственно инициированных восстановительных сменах растительности, например, при создании “агrostепей”. Цель настоящей работы — анализ динамики соотношения видового богат-

ства групп растений разной микотрофности в ходе целенаправленно запущенной сукцессии восстановления степного фитоценоза.

В 1995 г. была опубликована статья М.Р. Абдулина и Б.М. Миркина, освещающая особенности протекания сукцессий при восстановлении степных фитоценозов в Башкирском степном Зауралье методом “агrostепи”. Суть метода заключается во внесении на деградированные участки степей сено-семенной смеси, заготовленной в естественных степных сообществах. При использовании такого подхода уже через 4–5 лет в “агrostепи” представлена большая часть видов эталонного сообщества.

Представленный в цитированной статье (Абдуллин, Миркин, 1995) хроноклин изменения видового состава фитоценозов в одном из вариантов экспериментальной сукцессии и сведения о видовом составе эталонного участка степи, на котором заготавливали сено-семенную смесь, мы использовали для анализа закономерностей участия в сукцессии видов растений, по-разному взаимодействующих с арбускулярными микоризными грибами. Микотрофный статус видов, т.е. тип и уровень облигатности их микоризных связей, охарактеризовали на основании литературных данных (см. таблицу). Виды, для которых во всех публикациях было указано отсутствие микориз, считали немикотрофными. К факультативно микотрофным относили виды, которые в одних ис-

Микотрофный статус растений, зарегистрированных в ходе наблюдения за сукцессией в "агростепи" и на эталонном степном участке

Вид*	Микотрофный статус**	Год наблюдения***					Степь	Вид	Микотрофный статус	Год наблюдения					Степь
		1990	1991	1992	1993	1994				1990	1991	1992	1993	1994	
<i>Atriplex sagittata</i>	нМ	+	+	-	-	-	-	<i>Festuca rupicola</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Achillea millefolium</i>	фМ	+	+	+	+	+	+	<i>F. valesiaca</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Berteroa incana</i>	фМ	+	+	-	-	-	-	<i>Helictotrichon schellianum</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	фМ	+	+	-	-	-	-	<i>Inula britannica</i>	М	-	-	+	+	+	-
<i>Convolvulus arvensis</i>	фМ	+	+	-	+	-	-	<i>I. hirta</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Galeopsis bifida</i>	фМ	+	+	-	+	-	-	<i>Medicago falcata</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Lappula squarrosa</i>	фМ	+	+	-	+	+	+	<i>Pastinaca sativa</i>	М	-	-	+	+	+	-
<i>Sonchus asper</i>	фМ	+	+	-	-	-	-	<i>Pimpinella saxifraga</i>	М	-	-	+	+	+	-
<i>Artemisia vulgaris</i>	М	+	+	-	-	-	-	<i>Poa angustifolia</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Avena fatua</i>	М	+	+	+	+	-	-	<i>Polygala comosa</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Cirsium setosum</i>	М	+	+	-	-	-	-	<i>Verbascum phoeniceum</i>	М	-	-	+	+	+	-
<i>Taraxacum officinale</i>	М	+	+	+	+	+	+	<i>Veronica spicata</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	М	+	+	+	+	-	-	<i>V. spuria</i>	М	-	-	+	+	+	+
<i>Dianthus versicolor</i>	нМ	-	+	+	+	+	-	<i>Aconogonon alpinum</i>	нМ	-	-	-	+	+	+
<i>Amoria montana</i>	М	-	+	+	+	+	+	<i>Pedicularis uralensis</i>	нМ	-	-	-	+	+	+
<i>Filipendula vulgaris</i>	М	-	+	+	+	+	+	<i>Aster alpinus</i>	фМ	-	-	-	+	+	+
<i>Medicago romanica</i>	М	-	+	+	+	+	-	<i>Vicia cracca</i>	фМ	-	-	-	+	+	+
<i>Potentilla impolita</i>	М	-	+	+	+	+	-	<i>Achillea nobilis</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Thymus marschallianus</i>	М	-	+	+	+	+	+	<i>Adonis vernalis</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Festuca pratensis</i>	фМ	-	-	+	+	+	+	<i>Artemisia armeniaca</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>F. rubra</i>	фМ	-	-	+	+	+	-	<i>A. latifolia</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Lactuca tatarica</i>	фМ	-	-	+	+	+	-	<i>Campanula patula</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Lepidium ruderale</i>	фМ	-	-	+	+	+	-	<i>Dracocephalum thymiflorum</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Potentilla erecta</i>	фМ	-	-	+	+	+	+	<i>Fragaria viridis</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Rumex thyrsoflorus</i>	фМ	-	-	+	+	+	+	<i>Galium boreale</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Sisymbrium officinale</i>	фМ	-	-	+	+	+	-	<i>Genista tinctoria</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Agropyron pectinatum</i>	М	-	-	+	+	+	+	<i>Hieracium echinoides</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Asparagus officinalis</i>	М	-	-	+	+	+	+	<i>Onobrychis sibirica</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Bromopsis erecta</i>	М	-	-	+	+	+	-	<i>Plantago urvillei</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Echinops ritro</i>	М	-	-	+	+	+	-	<i>Ranunculus polyanthemus</i>	М	-	-	-	+	+	+
<i>Eryngium planum</i>	М	-	-	+	+	+	-								
<i>Festuca pseudovina</i>	М	-	-	+	+	+	-								

Таблица. Окончание

Вид*	Микотрофный статус**	Год наблюдения***					Степь	Вид	Микотрофный статус	Год наблюдения					Степь
		1990	1991	1992	1993	1994				1990	1991	1992	1993	1994	
<i>Scorzonera purpurea</i>	М	–	–	–	+	+	+	<i>Dactylis glomerata</i>	фМ	–	–	–	–	–	+
<i>Seseli libanotis</i>	М	–	–	–	+	+	+	<i>Pyrethrum corymbosum</i>	фМ	–	–	–	–	–	+
<i>Silaum silaus</i>	М	–	–	–	+	+	+	<i>Valeriana officinalis</i>	фМ	–	–	–	–	–	+
<i>Thalictrum minus</i>	М	–	–	–	+	+	+	<i>Viola ambigua</i>	фМ	–	–	–	–	–	+
<i>T. simplex</i>	М	–	–	–	+	+	+	<i>Artemisia sericea</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Caragana frutex</i>	нМ	–	–	–	–	+	–	<i>Bromopsis inermis</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Carex pediformis</i>	нМ	–	–	–	–	+	+	<i>Calamagrostis epigeios</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Galium verum</i>	фМ	–	–	–	–	+	+	<i>Centaurea ruthenica</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Phleum phleoides</i>	фМ	–	–	–	–	+	+	<i>Elytrigia lolioides</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Astragalus danicus</i>	М	–	–	–	–	+	–	<i>Galatella biflora</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Centaurea scabiosa</i>	М	–	–	–	–	+	+	<i>Potentilla arenaria</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	М	–	–	–	–	+	+	<i>Primula macrocalyx</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Phlomis tuberosa</i>	М	–	–	–	–	+	+	<i>Salvia stepposa</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Stipa pennata</i>	М	–	–	–	–	+	+	<i>Sanguisorba officinalis</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>S. tirsia</i>	М	–	–	–	–	+	+	<i>Stipa capillata</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>S. zalesskii</i>	М	–	–	–	–	+	+	<i>Tragopogon dubius</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Scorzonera stricta</i>	?	–	–	–	–	+	+	<i>T. orientalis</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Eremogone longifolia</i>	нМ	–	–	–	–	–	+	<i>Trommsdorffia maculata</i>	М	–	–	–	–	–	+
<i>Erysimum hieracifolium</i>	нМ	–	–	–	–	–	+	<i>Galium octonarium</i>	?	–	–	–	–	–	+
<i>Gypsophila altissima</i>	нМ	–	–	–	–	–	+	<i>Koeleria sclerophylla</i>	?	–	–	–	–	–	+
<i>Melampyrum cristatum</i>	нМ	–	–	–	–	–	+	<i>Lathyrus litvinovii</i>	?	–	–	–	–	–	+
<i>Silene nutans</i>	нМ	–	–	–	–	–	+	<i>Silene baschkirorum</i>	?	–	–	–	–	–	+

* Здесь и в тексте названия растений приведены по С.К. Черепанову (1995).

** ? – не удалось установить микотрофный статус; нМ – немикотрофный вид; фМ – факультативно микотрофный вид; М – арбускулярные микоризы.

*** Присутствие (+) или отсутствие (–) вида в описаниях.

точниках фигурируют как микотрофные, а в других – как не образующие микориз. Виды, образующие микоризы в соответствии со всеми источниками, считали облигатно микотрофными.

Микотрофный статус установлен у 101 из 106 видов, зарегистрированных на эталонном

участке и в ходе наблюдения за сукцессией. Облигатно и факультативно микотрофны 90 видов (89%). Это соответствует известной оценке распространения микотрофизма для подзоны северной лесостепи Зауралья – 90% (Селиванов и др., 1964). Среди 68 видов, образующих арбускуляр-

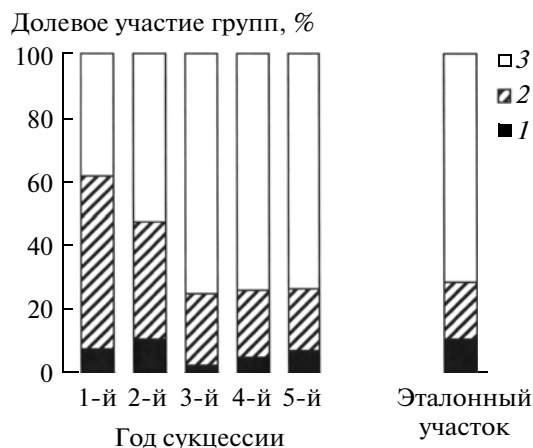


Рис. 1. Изменение доли видов разного микотрофного статуса в ходе сукцессии формирования “агростепи”: 1 – немикотрофные; 2 – факультативно микотрофные; 3 – микотрофные.

ные микоризы облигатно, больше всего представителей Asteraceae (19 видов), Poaceae (15) и Fabaceae (7). Из 22 факультативно микотрофных видов 5 относятся к Asteraceae и по 4 – к Brassicaceae и Poaceae, из 11 немикотрофных видов 4 относятся к Caryophyllaceae. Практически все виды, обилие которых на эталонном участке превышает 1 балл по системе Браун-Бланке (т.е. проективное покрытие больше 4%), представлены облигатными микотрофами, преимущественно злаками. Среди обычных и обильных видов только *Galium verum* факультативно микотрофен.

В первый год после внесения сено-семенной смеси на экспериментальном участке преимущественно были представлены факультативные ми-

котрофы (см. таблицу и рис. 1). В последующем среди вновь регистрируемых видов преобладали микотрофные. Начиная с третьего года сукцессии доля облигатно микотрофных видов стабилизировалась на уровне 74–75%, что близко к их представленности на эталонном участке – 72%.

Соотношение групп видов разного микотрофного статуса после второго года сукцессии оставалось относительно неизменным, несмотря на продолжавшееся увеличение общего числа регистрируемых видов и изменения в составе групп микотрофности. В первые три года наблюдений за восстанавливающейся “агростепью” было зарегистрировано 1–2 немикотрофных вида, затем их количество увеличилось до 3–5 и до 8 на эталонном участке (рис. 2а). Общими для сериальных сообществ 4–5-го года и эталонного участка оказались всего 3 немикотрофных вида (*Aconogonon alpinum*, *Carex pediformis*, *Pedicularis uralensis*). За пять лет наблюдений за восстанавливаемым участком на нем зарегистрировано 6 немикотрофных видов, а 5 видов, т.е. чуть меньше половины общего состава группы, характерны только для эталонного участка. Значительное своеобразие состава немикотрофных растений богаторазнотравно-ковыльной степи по сравнению с сериальными сообществами четко иллюстрирует восходящий отрезок кумуляты впервые зарегистрированных видов между сообществом 5-го года сукцессии и зональным эталоном (рис. 2б). Состав факультативно и облигатно микотрофных видов в ходе формирования “агростепи” изменялся иным образом. Общее количество видов к 5-му году наблюдений практически сравнялось с тем, что установлено для эталонного участка. Также и сходство видового состава между

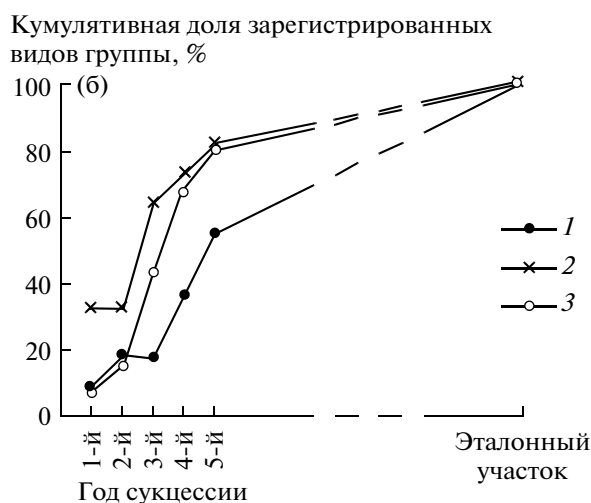
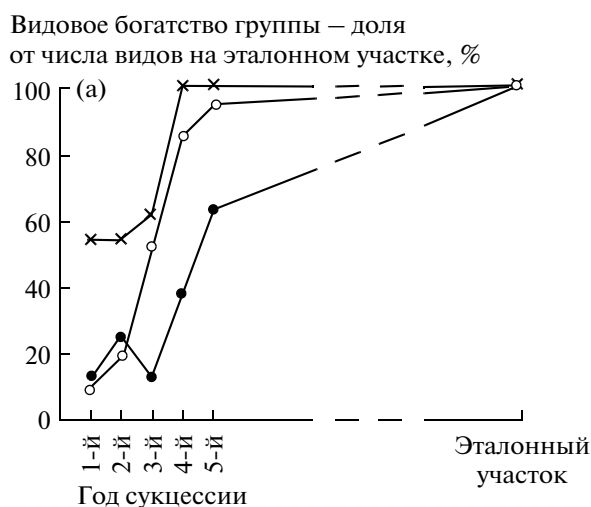


Рис. 2. Изменение общего видового богатства (а) и полноты представленности (б) групп видов разного микотрофного статуса в ходе сукцессии формирования “агростепи”:

1 – немикотрофные, 2 – факультативно микотрофные, 3 – микотрофные.

сообществом последнего года наблюдения за сукцессией и эталонным фитоценозом было значительно выше, чем в группе немикотрофных видов. К 5-му году в “агростепи” было выявлено около 80% микотрофных видов, в целом зарегистрированных в ходе исследования.

Сукцессия в “агростепи” на протяжении охваченного наблюдениями пятилетнего периода протекает в соответствии с моделью нейтральности, а последующие этапы описываются моделью толерантности (Абдуллин, Миркин, 1995). Соответственно в разные периоды ведущие механизмы преобразования растительных сообществ различаются: сначала — относительно автономное развитие слабо взаимодействующих между собой популяций разных видов, а позднее — конкуренция между видами, сопровождающаяся дифференциацией ниш (Миркин, Наумова, 1998). Как результат усиливающейся по ходу сукцессии конкуренции можно интерпретировать снижение участия в составе сообществ факультативно микотрофных видов. Например, возможно такое рассуждение. Растения со специализированными стратегиями взаимодействия с микоризными грибами, т.е. облигатно микотрофные и облигатно немикотрофные, наиболее конкурентоспособны в разных диапазонах условий и обеспеченности ресурсами, а факультативные микотрофы занимают лауну между специалистами. В таком случае факультативная микотрофность группы обильных в начале сукцессии видов рудеральной ориентации (*Berteroa incana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Convolvulus arvensis*, *Galeopsis bifida*, *Lappula squarrosa*, *Sonchus asper*) отражает их низкую специализацию к почвенно-климатическим условиям, положительно коррелирующую со способностью быстро осваивать свободные местообитания. Низкая специализация оборачивается неспособностью конкурировать с более стенотопными видами, в результате чего факультативные микотрофы быстро уступают позиции специализированным облигатным микотрофам — лугово-степным и степным многолетникам.

Необходимо подчеркнуть, что обсуждаемые в работе данные не следует интерпретировать как прямое свидетельство изменения уровня микоризообразования у растений в ходе развития “агростепи”. Обосновано лишь заключение, что при формировании степного фитоценоза закономерно изменяется соотношение видов растений, специфически взаимодействующих с микоризными грибами.

Основные особенности динамики соотношения видов разной микотрофности в ходе демультипликативной сукцессии формирования “агростепи” можно резюмировать следующим образом. В ходе сукцессии увеличивается абсолютное количество видов всех групп микотрофности, но в наиболь-

шей степени — количество облигатных микотрофов. В результате их доля в общем составе возрастает, а доля факультативных микотрофов снижается. Доля немикотрофных видов в ходе сукцессии меняется незначительно и регистрируемый в других условиях (Miller, 1979; Ahulu et al., 2005; Pezzani et al., 2006) этап их преобладающего обилия не выражен. Изменения соотношения видов разного микотрофного статуса неравномерны во времени. Первый ясно заметный период качественных изменений зарегистрирован между 2-м и 3-м годом. Он диагностируется по стабилизации доли облигатно микотрофных видов и совпадает с рубежом, выделенным М.Р. Абдуллиным и Б.М. Миркиным (1995) на основании многих фитоценологических признаков. Второй рубеж — между 5-м годом наблюдения и последующими — выделяется менее надежно, так как документально не описан; в это время прекращается быстрое изменение видового состава облигатно и факультативно микотрофных растений. Заслуживает дальнейшего внимательного анализа закономерность быстрой стабилизации группового состава растений по типу их микотрофного статуса, которая наблюдается несмотря на то, что общее количество и состав видов активно изменяются в более поздние периоды.

Работа завершена при поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллин М.Р., Миркин Б.М. Опыт создания “агростепей” в Башкирском степном Зауралье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. № 5. С. 77–84.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Селиванов И.А., Бейрах Э.А., Мельникова С.Л., Саламатова Н.Г. К инвентаризации микотрофных растений лесостепного Зауралья // Уч. зап. Пермского государственного университета. Т. 114. Биология. Пермь, 1964. С. 63–78.
- 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.
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie C.L., Sharman L.C. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // Ecological Monographs. 1994. V. 64. № 2. P. 149–175.
- Gemma J.N., Koske R.E. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii // Amer. J. Bot. 1990. V. 77. № 9. P. 1193–1200.
- 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. 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.
- Olsson P.A., Tyler G.* Occurrence of non-mycorrhizal plant species in south Swedish rocky habitats is related to exchangeable soil phosphate // *J. Ecol.* 2004. V. 92. № 5. P. 808–815.
- 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.
- Shane M.W., Dixon K.W., Lambers H.* The occurrence of dauciform roots amongst Western Australian reeds, rushes and sedges, and the impact of phosphorus supply on dauciform-root development in *Schoenus unispiculatus* (Cyperaceae) // *New Phytol.* 2005. V. 165. № 3. P. 887–898.