

УДК 581.557.24:581.524.34

## СООТНОШЕНИЕ МИКОРИЗНЫХ И НЕМИКОРИЗНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ПЕРВИЧНЫХ ТЕХНОГЕННЫХ СУКЦЕССИЯХ

© 2015 г. Д. В. Веселкин\*, \*\*, Н. В. Лукина\*, Т. С. Чибрик\*

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

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

Поступила в редакцию 15.08.2014 г.

Проанализированы 58 оригинальных оценок соотношения микоризных и немикоризных видов травянистых растений в первичных эндоэкогенетических сукцессиях в техногенных местообитаниях лесостепной и таежной зон Урала. Доля видов, формирующих арбускулярные микоризы, однотипно увеличивается в ходе зарастания техногенных субстратов в обеих зонах. На этапе простой растительной группировки микоризные виды составляют 50–65% общего состава, на этапе фитоценоза в техногенном местообитании – 75–85%, в естественных сообществах – 80–90%. Сила влияния на величину доли микоризных видов убывает в ряду характеристик: сукцессионная стадия; тип местообитания по способу формирования; абсолютная длительность зарастания; природная зона.

*Ключевые слова:* техногенные сукцессии, первичные сукцессии, зарастание отвалов, микориза, микоризные растения, травянистые растения.

DOI: 10.7868/S0367059715050200

Сукцессии в техногенных биотопах – это почти идеальные модели формирования сообществ и экосистем, возникшие в результате “стихийных” экспериментов. Их главными факторами выступают климатические и зональные макроусловия и локальные геоморфологические и физико-химические условия экотопов. С учетом обычной неблагоприятности свойств техногенных субстратов управление сукцессиями возможно почти исключительно путем регуляции связи между растениями и субстратами. Этот тезис служит обоснованием всех мероприятий практической рекультивации. При некоторой тривиальности идея об управлении сукцессиями путем коррекции взаимодействия “почва–растения” содержит один важный, но редко обсуждаемый момент: она указывает на необходимость учета представлений о способах почвенного питания растений. Наиболее важный и распространенный способ – микориза. Большинство видов растений (80% и более) осуществляют почвенное питание в симбиозе с микоризными грибами (Селиванов, 1981; Wang, Qiu, 2006).

По современным представлениям, микоризообразование тесно и функционально связано с процессами формирования структуры, разнообразия и устойчивости сообществ растений (Miller,

1979; Gemma, Koske, 1990; Ahulu et al., 2005; Pezani et al., 2006; Püschel et al., 2007; Lambers et al., 2008; Веселкин, 2012а, б). При этом всегда осознавалась важность учета феномена микотрофности для решения прикладных задач. Например, всплеск интереса к изучению микориз в СССР в 1950–1960-х годах был связан с запросами сельского и лесного хозяйства, в том числе с проблемой степного лесоразведения. Мы продолжительное время изучаем микоризы в техногенных местообитаниях Урала (Чибрик и др., 1980; Лукина, 1997, 2009; Веселкин, 2004, 2006; Глазырина и др., 2007; Лукина, Рязанова, 2012), считая эти исследования важной частью комплексной проблемы разработки теоретических основ рекультивации нарушенных земель. Работы ведутся в направлении обоснования представлений, что микоризообразование – это важный показатель сформированности сообществ (Чибрик и др., 1980) и фактор успешности адаптации растений в техногенных местообитаниях (Веселкин, 2006; Лукина, Ударцева, 2009).

Цель настоящей работы – выявить закономерности встречаемости растений разного микоризного статуса в первичных техногенных сукцессиях на основе анализа оригинальных эмпирических данных. Сукцессионная динамика соотношения

между микоризными и немикоризными видами проанализирована в зависимости от двух факторов: способа формирования техногенных местообитаний и их зональной приуроченности.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оригинальные оценки участия микоризных растений в техногенных сообществах географически распределены следующим образом: степная зона – 2 оценки, лесостепная – 24, таежная – 32 (табл. 1). Поэтому данные для степной и лесостепной зон объединены и обозначены как относящиеся к лесостепной зоне или к аридным условиям в противоположность гумидным условиям таежной зоны, которую на подзоны не дифференцировали. По способу формирования местообитания разделены на четыре группы: 1) отвалы вскрышных пород угольных месторождений; 2) терриконы угольных шахт; 3) золоотвалы тепловых электростанций; 4) разные отвалы, куда включены единично обследованные дражные отвалы, отвалы кальцийсодержащих пород, отвалы и шламохранилища металлургических предприятий. Основные типы местообитаний обследованы в обеих природных зонах. Чаще всего в пределах одного промышленного района однократно исследовали несколько местообитаний. В двух случаях (на терриконах шахт Буланашского угольного месторождения и на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС) оценки микоризности получены повторно в одних и тех же местообитаниях с интервалом 20–26 лет. В каждом конкретном местообитании растения отбирали на типичных, средних по характеристикам участках, наиболее репрезентативно характеризующих состояние растительности. Таким образом, из рассмотрения исключены как наиболее экстремальные участки каждого местообитания, так и те, где растительность в силу локальных условий развивалась опережающими темпами.

В каждом местообитании анализировали 5–10 особей некоторого числа видов: обычно – 20–30, минимально – 9, максимально – 52. Во всех случаях изучали только травянистые растения, не рассматривая древесные, даже если они были представлены. Помимо этого, анализировали только случаи формирования арбускулярной микоризы, т.е. растения с орхидной и эрикоидной микоризой не рассматривали. Наличие или отсутствие грибов арбускулярной микоризы в корнях изучено после фиксации в этаноле или на гербаризованном материале по единой стандартной методике (Селиванов, 1981), предусматривающей мацерацию корней в КОН и окрашивание мицелия анилиновым синим. Поскольку наличие арбускулярных грибов в корнях определяли прямым наблюдением, для обозначения статусов видов использовали термины “микоризный” и “немикоризный”; не использовали термины “микотрофный” и “неми-

котрофный”, указывающие на степень приспособленности растения к микоризным взаимодействиям (Селиванов, 1981).

Ход сукцессий характеризовали двумя способами: во-первых, учитывая абсолютную (в годах) длительность зарастания или возраст местообитаний и, во-вторых, выделяя качественные сукцессионные этапы. В последнем случае на основании значений проективного покрытия надземных частей растений идентифицировали этапы сукцессий в соответствии со схемой А.Г. Воронова (1973) в модификации Л.Я. Курочкиной и В.В. Вухрер (1987): I – простая растительная группировка; II – сложная растительная группировка; III – фитоценоз в техногенном местообитании. В некоторых случаях не удалось установить длительность зарастания, что связано с непрерывностью процесса формирования биотопов. В отношении части местообитаний отсутствуют характеристики этапов сукцессий. Общее количество оригинальных оценок (обследованных местообитаний) – 58 (лесостепная зона – 26, таежная – 32); длительность зарастания известна для 51 местообитания (21 и 30 соответственно), этапы сукцессии – для 48 местообитаний (26 и 22 соответственно). Для сравнения использованы 26 литературных характеристик соотношения микоризных и немикоризных видов в зональных сообществах (IV): степь и лесостепь – 9, тайга – 17 оценок.

Статистический анализ выполнен в пакете STATISTICA 6.0. Применение параметрических методов при оценке значимости различий средних значений (ANOVA) и проведении корреляционного анализа обосновано удовлетворительными результатами предварительной проверки нормальности распределения переменных и оценки однородности дисперсий по критерию Левена. Учетной единицей во всех случаях было значение доли микоризных видов в одном местообитании. При выборе оптимальных моделей, включающих разные комбинации характеристик местообитаний в качестве предикторов, а долю микоризных видов – в качестве результирующей переменной, использовали методологию мультимодельного вывода (Burnham, Anderson, 2002) с расчетом состоятельного информационного критерия Акаике (CAIC). Для сравнения качества моделей абсолютные величины CAIC трансформировали в значения нормализованного относительного правдоподобия каждой модели или CAIC-весов, которые интерпретируют как вероятность того, что модель лучшая из всех исследованных.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Сукцессионная динамика доли микоризных видов в разных природных зонах.* В обеих анализируемых природных зонах доли видов, формирующих арбускулярные микоризы, последовательно возрас-

Таблица 1. Характеристики анализируемых местообитаний и оценки встречаемости микоризных видов

№ п.п.	Населенный пункт, промышленный объект, месторождение	Местообитание			Всего изучено видов, экз.	Доля микоризных видов, %	Источник <sup>3</sup>
		тип <sup>1</sup>	длительность зарастания, лет	сукцессионная стадия <sup>2</sup>			
Степная зона							
1	г. Кумертау, Кумертауский разрез	(1)	21	III	26	73	[1]
2	То же	(1)	13	II	25	48	[1]
Лесостепная зона							
3	г. Коркино, Коркинский разрез	(1)	21	III	23	74	[1]
4	То же	(1)	13	III	18	67	[1]
5	п. Красногорский, Красносельский разрез	(1)	21	III	26	73	[1]
6	То же	(1)	13	III	22	68	[1]
7	г. Еманжелинск, Батуринский разрез	(1)	24	III	23	100	[1]
8	То же	(1)	15	I	12	58	[1]
9	г. Коркино, шахта Коркинская	(2)	28	II	29	66	[1]
10	То же	(2)	28	I	21	62	[1]
11	»	(2)	28	II	29	66	[1]
12	г. Коркино, шахта Калачаевская	(2)	–	II	30	67	[1]
13	То же	(2)	–	I	27	56	[1]
14	»	(2)	–	II	22	55	[1]
15	г. Копейск, шахта Капитальная	(2)	28	II	34	62	[1]
16	То же	(2)	28	I	26	50	[1]
17	»	(2)	28	II	23	52	[1]
18	г. Копейск, шахта Подозерная	(2)	6	I	24	50	[1]
19	То же	(2)	6	I	13	38	[1]
20	»	(2)	6	I	17	41	[1]
21	п. Красноселка, шахта Кулярская	(2)	–	I	27	52	[1]
22	То же	(2)	–	I	19	47	[1]
23	г. Еманжелинск, шахта Южная	(2)	26	I	23	65	[1]
24	То же	(2)	26	I	19	42	[1]
25	г. Южноуральск, Южноуральская ГРЭС	(3)	25	II	21	52	[2]
26	То же	(3)	25	II	23	65	[2]
Таянская зона							
27	г. Карпинск, Веселовский разрез	(1)	20	III	26	73	[1]
28	То же	(1)	14	III	19	68	[1]
29	г. Карпинск, Южный разрез	(1)	27	III	24	75	[1]
30	То же	(1)	20	III	35	66	[1]
31	п. Буланаш, шахта Буланаш 2–5	(2)	16	II	31	71	[1]
32	То же	(2)	16	I	20	60	[1]
33	»	(2)	16	II	24	58	[1]
34	»	(2)	42	III	21	90	[3]
35	п. Буланаш, шахта Буланаш 2–5	(2)	42	III	36	81	[3]
36	п. Буланаш, шахта Буланаш 3	(2)	16	II	29	72	[1]
37	То же	(2)	16	I	19	68	[1]
38	»	(2)	16	II	26	65	[1]
39	»	(2)	42	III	13	85	[3]
40	»	(2)	42	III	11	73	[3]

Таблица 1. Окончание

№ п.п.	Населенный пункт, промышленный объект, месторождение	Местообитание			Всего изучено видов, экз.	Доля микоризных видов, %	Источник
		тип <sup>1</sup>	длительность зарастания, лет	сукцессионная стадия <sup>2</sup>			
41	г. Невьянск, дражные отвалы	(4)	13	—	52	92	[4]
42	п. Билимбай, месторождение известняка	(4)	19	—	29	100	[4]
43	г. Асбест, месторождение асбеста	(4)	33	—	16	69	[4]
44	п. Билимбай, месторождение доломита	(4)	13	—	36	78	[4]
45	То же	(4)	33	—	31	97	[4]
46	г. Нижний Тагил, железорудное месторождение	(4)	18	—	16	75	[4]
47	То же	(4)	33	—	9	89	[4]
48	г. Краснотурьинск, Богословский алюминиевый завод	(4)	—	—	28	82	[4], [5]
49	г. Краснотурьинск, Богословская ТЭЦ	(3)	35	—	24	96	[4], [5]
50	г. Качканар, Качканарский горно-обогатительный комбинат	(4)	—	—	13	85	[4], [5]
51	г. Верхний Тагил, Верхнетагильская ГРЭС	(3)	20	III	25	92	[2]
52	То же	(3)	20	III	37	89	[2]
53	»	(3)	20	III	30	87	[2]
54	»	(3)	20	III	31	90	[2]
55	»	(3)	40	III	42	93	[6]
56	»	(3)	40	III	19	100	[6]
57	»	(3)	40	III	25	100	[6]
58	»	(3)	40	III	27	100	[6]

<sup>1</sup> Типы техногенных местообитаний: (1) – отвалы вскрышных пород угольных месторождений; (2) – терриконы угольных шахт; (3) – золоотвалы; (4) – отвалы разные.

<sup>2</sup> Сукцессионные стадии: I – простая растительная группировка; II – сложная растительная группировка; III – фитоценоз в техногенном местообитании.

<sup>3</sup> Источники: [1] – Чибрик и др., 1980; [2] – Лукина, 1997; [3] – Глазырина и др., 2007; [4] – Лукина, 2009; [5] – Лукина, Ударцева, 2009; [6] – Лукина, Рязанова, 2012.

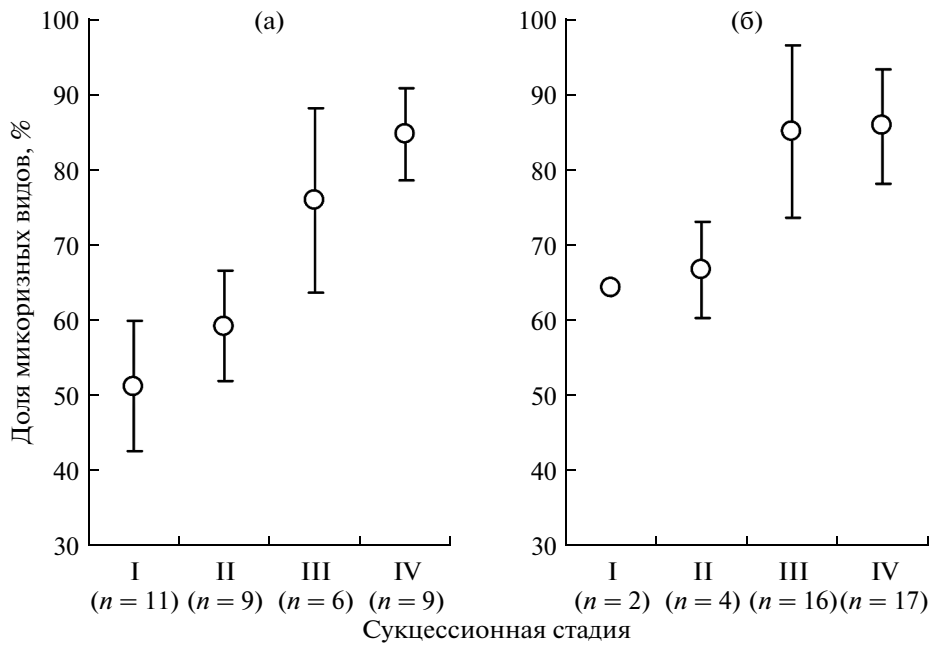
Прочерк означает отсутствие информации.

тают при переходе от стадии простых растительных группировок к сложным группировкам и далее к фитоценозам (рис. 1). В двухфакторном ANOVA всего массива данных, включающего оценки и для техногенных, и для естественных сообществ, статистически подтверждаются и сукцессионные ( $F_{\text{стадия}}(3;73) = 27.38; P < 0.0001$ ), и зональные ( $F_{\text{зона}}(1;73) = 9.20; P = 0.0035$ ) различия долей микоризных видов. Участие микоризных видов в составе сообществ увеличивается от 50–65% на этапе простой растительной группировки до 75–85% на этапе фитоценоза в техногенном местообитании. При этом в естественных сообществах в среднем микоризы образуют 80–90% видов. Зональные различия проявляются в том, что в аридных условиях в техногенных местообитаниях доли микоризных растений на 10–20% ниже, чем в тайге. Это особенно характерно для ранних этапов зарастания. Статистически значимого вза-

имодействия между факторами “природная зона” и “сукцессионная стадия” не установлено ( $F_{\text{стадия} \times \text{зона}}(3;73) = 1.15; P = 0.3343$ ).

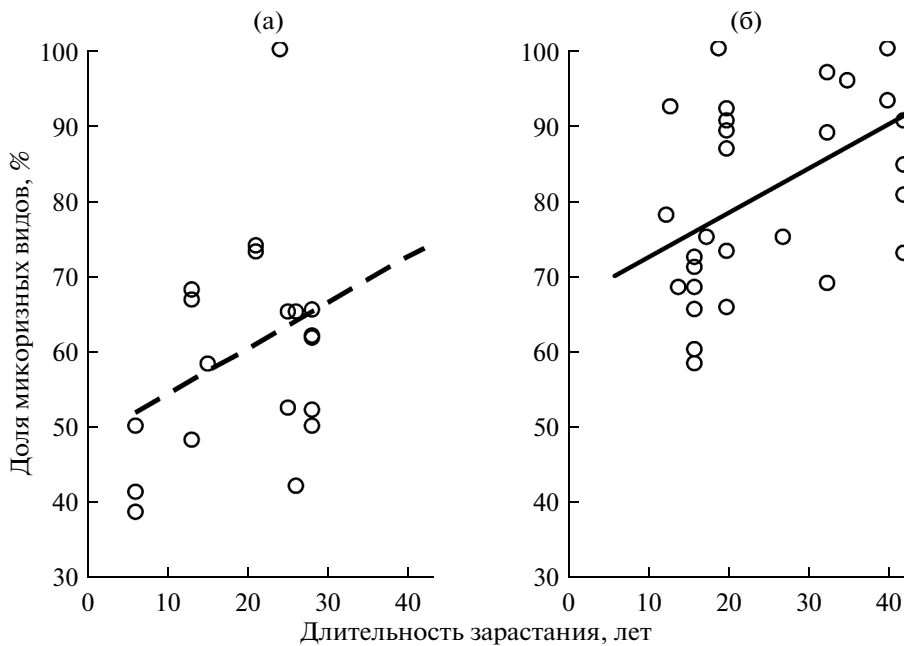
Значимость эффектов обсуждаемых зональных и сукцессионных источников изменчивости соотношения микоризных и немикоризных растений полностью воспроизводится и при анализе усеченного массива данных, из которого исключены естественные местообитания:  $F_{\text{стадия}}(2;47) = 18.32, P < 0.0001$ ;  $F_{\text{зона}}(1;47) = 8.07, P = 0.0069$ ;  $F_{\text{стадия} \times \text{зона}}(2;47) = 0.17, P = 0.8480$ . Таким образом, качественные изменения сообществ при первичном зарастании техногенных субстратов в обеих зонах сопровождаются однотипным увеличением участия микоризных растений: их доля возрастает от 50–65 до 80–90%, т.е. различия между крайними этапами достигают 1.3–1.5 раза.

Зависимость между возрастом местообитаний, т.е. давностью их формирования, и долей мико-



**Рис. 1.** Возрастание доли микоризных видов в ходе первичных сукцессий в техногенных местообитаниях лесостепной (а) и таежной (б) зон.

Здесь и на рис. 3 стадии: I, II – простая и сложная растительные группировки, III, IV – фитоценозы в техногенных местообитаниях и естественные; цифры в скобках – количество наблюдений; вертикальные линии – стандартное отклонение.



**Рис. 2.** Рост доли микоризных видов при увеличении периода зарастания техногенных субстратов в лесостепной (а) и таежной (б) зонах.

ризных растений статистически значима только в таежной зоне:  $r = +0.64$ ;  $n = 22$ ;  $P = 0.0014$  (рис. 2). При любой длительности зарастания наблюдается значительная изменчивость долей микоризных видов.

*Сукцессионная динамика доли микоризных видов в разных типах местообитаний.* Увеличение доли микоризных видов растений – закономерность, общая не только для разных природных зон, но и для разных типов местообитаний (рис. 3). С ва-

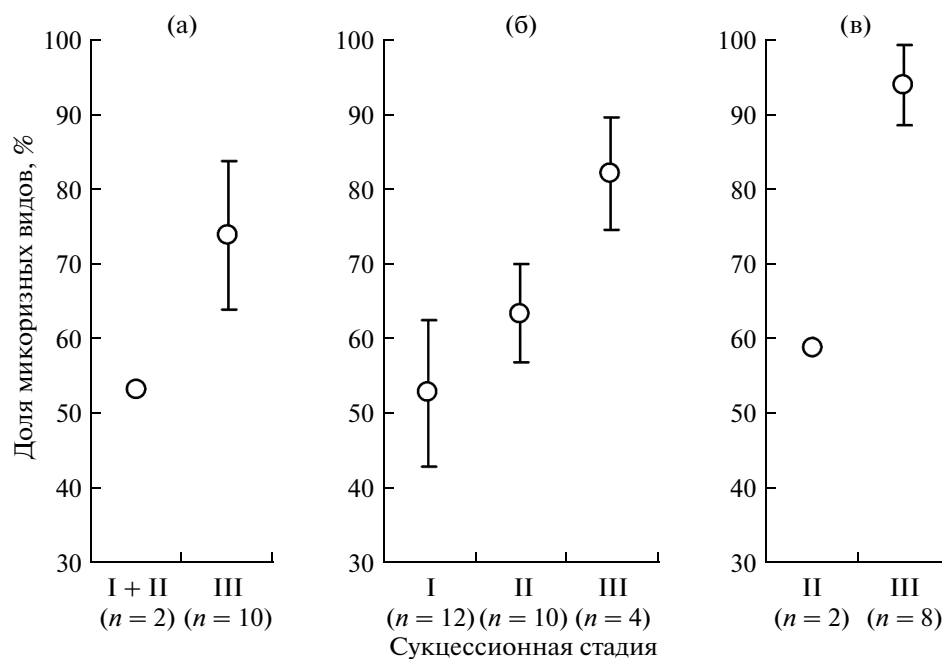


Рис. 3. Возрастание доли микоризных видов в ходе первичных сукцессий на отвалах вскрышных пород угольных разрезов (а), терриконах угольных шахт (б) и золоотвалах (в).

рырующим уровнем статистической поддержки сукцессионное увеличение роли микоризных видов в составе сообществ видно при раздельном анализе данных для вскрышных пород угольных разрезов (однофакторный ANOVA:  $F_{(1;10)} = 7.65$ ;  $P = 0.0199$ ), для шахтных терриконов ( $F_{(2;23)} = 19.11$ ;  $P < 0.0001$ ) и золоотвалов ( $F_{(1;8)} = 55.18$ ;  $P < 0.0001$ ). Данные рис. 3 иллюстрируют еще одну закономерность: на стадиях простой и сложной группировки особенности типов субстратов существенно не сказываются на соотношении микоризных и немикоризных видов, однако на стадии фитогенеза в техногенном местообитании участие микоризных видов выше на золоотвалах по сравнению с участками на отвалах вскрышных пород и терриконах. Эти различия высоко значимы (только оценки в сообществах на стадии фитогенеза в техногенных местообитаниях:  $F_{(2;19)} = 13.92$ ;  $P = 0.0002$ ).

Как и при анализе данных, сгруппированных для разных природных зон, в разных типах местообитаний пропорции между микоризными и немикоризными растениями не всегда строго связаны с абсолютной длительностью зарастания. Соответствующие коэффициенты корреляции составляют: для отвалов угольных разрезов  $r = +0.67$ ,  $n = 12$ ,  $P = 0.0164$ , для терриконов  $r = +0.67$ ,  $n = 21$ ,  $P = 0.0009$ , для золоотвалов  $r = +0.48$ ,  $n = 11$ ,  $P = 0.1395$ ; для сборной группы отвалов, не подпадающих под вышеперечисленные категории,  $r = +0.01$ ,  $n = 7$ ,  $P = 0.9829$ .

*Относительная значимость факторов, влияющих на соотношение микоризных и немикоризных*

*растений.* Доля микоризных видов в первичных техногенных сукцессиях может зависеть от большого числа характеристик сообществ или местообитаний. В нашем случае это сукцессионная стадия формирования растительного сообщества (стадия), абсолютная длительность периода зарастания (возраст), природная зона (зона), тип местообитания по способу формирования (тип местообитания). В табл. 2 сопоставлены относительная значимость или важность этих факторов. Оптимальная по соотношению качество/сложность модель включает всего два предиктора — стадию сукцессии и тип местообитания. Качество этой модели существенно лучше, чем ближайшей к ней, включающей три предиктора (стадия + тип местообитания + возраст): соотношение весов САИС равно  $0.56/0.24 = 2.33$ . По значениям относительного суммарного веса переменных, численно характеризующего их важность, использованные характеристики местообитаний образовали следующий ряд в порядке убывания: 1) сукцессионная стадия формирования растительного сообщества ( $\Sigma W = 0.98$ ); 2) тип местообитания по способу его формирования ( $\Sigma W = 0.89$ ); 3) абсолютная длительность периода зарастания ( $\Sigma W = 0.39$ ); 4) природная зона ( $\Sigma W = 0.25$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В соответствии с полученными результатами участие микоризных растений в составе сообществ техногенных местообитаний детерминиру-

**Таблица 2.** Сравнение качества моделей, описывающих долю микоризных видов в зависимости от характеристик местообитаний

№	Комбинация предикторов	<i>CAIC</i>	$\Delta CAIC$	<i>W</i>
1	Стадия + тип местообитания	319.11	0.00	0.56
2	Стадия + тип местообитания + возраст	320.81	1.69	0.24
3	Стадия + тип местообитания + зона	322.35	3.24	0.11
4	Стадия + тип местообитания + зона + возраст	323.10	3.99	0.08
5	Стадия + зона + возраст	328.49	9.37	0.01
6	Стадия + возраст	328.76	9.64	0.00
7	Тип местообитания + зона + возраст	330.14	11.03	0.00
8	Стадия + зона	330.55	11.44	0.00
9	Стадия	333.43	14.32	0.00
10	Тип местообитания + возраст	340.46	21.35	0.00
11	Тип местообитания + зона	342.28	23.17	0.00
12	Зона + возраст	346.92	27.80	0.00
13	Зона	354.39	35.27	0.00
14	Тип местообитания	354.65	35.53	0.00
15	Возраст	355.94	36.83	0.00

ется прежде всего сукцессионным этапом их развития. Разграничение этапов сукцессий основано на значениях общего проективного покрытия (Курочкина, Вухрер, 1987). Поэтому можно считать, что доля микоризных видов увеличивается с ростом обилия растений и, следовательно, косвенно — с ростом сложности и замкнутости сообществ. Важно, что соотношение микоризных и немикоризных растений заметно сильнее детерминируется качественно выделяемыми этапами развития сообществ, чем абсолютной длительностью зарастания. Это свидетельствует о том, что изменение соотношения между числом видов разного микоризного статуса отражает качественные перестройки в сообществах и коррелирует с изменением уровней замкнутости и сформированности их внутренней среды.

Усиление позиций микоризных растений, по видимому, — общая закономерность для разных первичных сукцессий: поствулканических (Gemma, Koske, 1990; Ahulu et al., 2005), постледниковых (Jumpponen et al., 2002), прибрежных (Püschel et al., 2007) и иных (Miller, 1979; Pezzani et al., 2006). Основной вывод из этих работ заключается в том, что в эндоэкогенетических сукцессиях теснота связи растений с микоризными грибами и важность микотрофного способа питания увеличиваются. Косвенный анализ, основанный на совмещении раздельно полученных данных о ходе сукцессий и микоризном статусе участвующих в них растений, свидетельствует о том, что усиление роли микоризных видов характерно и для вторичных сукцессий в ареале травяной растительности (Веселкин, Бетехтина, 2011; Веселкин,

2012а, б). Наши материалы подтверждают универсальность векторизированного увеличения встречаемости микоризных растений в первичных техногенных сукцессиях в двух природных зонах внутриконтинентальных районов Евразии. Надежность выводов обусловлена тем, что проанализирован большой массив прямых, а не косвенных оценок микоризности. Немаловажно, что наши данные позволяют выстроить иерархию факторов, влияющих на соотношение микоризных и немикоризных растений.

Значительно влияют на величину доли микоризных видов особенности конкретных местообитаний. Вероятно, в данном случае имеют место эффекты, связанные с разными причинами. Прежде всего, естественным выглядит предположение о неблагоприятности физико-химических свойств техногенных субстратов. Другая возможная причина различий между разными типами местообитаний состоит в том, что часть обследованных участков была рекультивирована.

Универсальность проявления общей реакции сукцессионного усиления позиций микоризных видов несильно, но значимо модифицируется принадлежностью местообитаний к таежной или лесостепной зонам. На начальных этапах зарастания в аридных условиях по сравнению с гумидными выше доля немикоризных растений. На первый взгляд, это не согласуется с известными оценками большей распространенности микориз в лесостепной и степной зонах, где микоризы образуют соответственно 90 и 89% видов (Селиванов и др., 1964; Селиванов, 1981), по сравнению с южной тайгой, где микоризы представлены у

74%, а в луговой ценофлоре — у 70% видов (Селиванов, 1981). Но учитывая, что в техногенных местообитаниях состав и облик растительных сообществ формируются как ксеро варианты зональных (Чибрик, Елькин, 1991), наблюдаемая картина получает удовлетворительное объяснение, так как в северных пустынях микоризы есть лишь у 65% видов (Елеусенова, Селиванов, 1973). При обсуждении зональных особенностей надо учитывать, что в таежной зоне в местообитаниях, зарастающих более 20 лет, формируются лесные сообщества. Это сопровождается не только формированием специфической системы внутриспецифических взаимодействий между растениями, но и перестройками микоризных связей, так как для бореальных деревьев свойственно формирование эктомикоризы.

В зависимости от того, на каких аспектах акцентируется внимание при общем обсуждении результатов, они могут относиться преимущественно к областям или геоботанической, или экологической проблематики. В первом случае можно ограничиться обсуждением группового состава фитоценозов (микоризные/немикоризные виды) в связи с их сукцессионным развитием и в разных внешних условиях. Во втором случае можно обсуждать закономерности распространности микоризных взаимодействий, т.е. взаимодействий между автотрофными (растения) и гетеротрофными (микоризные грибы) организмами. Эти позиции, очевидно, не исключают друг друга. Геоботанический подход в качестве одного из главных ставит вопрос о конкурентоспособности растений в связи с их способностью к микоризообразованию. Например, одним из объяснений преобладания микоризных растений на заключительных этапах сукцессий может быть предположение об их большей конкурентной мощности по сравнению с немикоризными (Бетехтина, Веселкин, 2011). С позиций функциональной экологии наиболее важным представляется анализ роли микориз в формировании круговорота биогенных элементов, т.е. фактически их роли в становлении целостности и функциональной полнотности экосистем. С обеих позиций усиление роли микоризных растений кажется важным, возможно, даже ключевым процессом, сопряженным с накоплением биомассы и усложнением сообществ и экосистем в первичных сукцессиях.

Таким образом, общее изменение соотношения немикоризных и микоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях происходит в сторону преобладания на заключительных и близких к ним сукцессионных стадиях видов, осуществляющих почвенное питание в симбиозе с грибами арбускулярной микоризы. Этот вывод равно справедлив для сообществ лесостепной и таежной зон Урала. Общая законо-

мерность сукцессионного усиления позиций микоризных растений лишь в ограниченной степени модифицируется конкретными эдафическими и геоморфологическими особенностями разных техногенных биотопов. В качестве гипотетического тезиса, требующего тщательной проверки, кажется оправданным высказать следующее: показатель доля микоризных видов в сообществе может, вероятно, рассматриваться в качестве важной функционально значимой характеристики не только фитоценозов, т.е. сообществ растений, но и экосистем в целом, поскольку имеются основания предполагать сопряженность этого показателя с уровнем интенсивности конкуренции и параметрами экосистемного круговорота.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14-04-90019) и Программы повышения конкурентноспособности УрФУ.

## 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. 176–183. [*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. Ecology*. 2011. V. 42. № 3. P. 192–198. DOI: 10.1134/S1067413611030040.]
- Веселкин Д.В.* Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98. [*Veselkin D.V.* Anatomical structure of ectomycorrhiza in *Abies sibirica* Ledeb. and *Picea obovata* Ledeb. under conditions of forest ecosystems polluted with emissions from copper-smelting works // *Rus. J. Ecology*. 2004. V. 35. № 2. P. 71–78. DOI: 10.1023/B:RUSE.0000018930.17569.09.]
- Веселкин Д.В.* Морфология корневых систем и микоризообразование у ювенильных пихты сибирской и ели сибирской в условиях выбросов медеплавильного комбината // Лесоведение. 2006. № 4. С. 52–60.
- Веселкин Д.В.* Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса — один из аттракторов прогрессивных сукцессий? // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012а. Т. 14. № 1(5). С. 1206–1209.
- Веселкин Д.В.* Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании “агроктепи” // Экология. 2012б. № 4. С. 270–275. [*Veselkin D.V.* Participation of plants of different mycotrophic status in the succession leading to “agrosteppe” formation // *Rus. J. Ecology*. 2012. V. 43. № 4. P. 289–293. DOI: 10.1134/S1067413612030174.]
- Веселкин Д.В., Бетехтина А.А.* Участие растений разного микотрофного статуса в техногенно обусловленных сукцессиях в степной зоне Урала // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2011. № 12. (131). С. 44–47.
- Воронов А.Г.* Геоботаника. М.: Высшая шк., 1973. 384 с.



- Глазырина М.А., Лукина Н.В., Чибрик Т.С. К вопросу восстановления фиторазнообразия на террикониках угольных шахт Урала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. С. 149–168.
- Елеусенова Н.Г., Селиванов И.А. Микотрофность растений во флоре северных пустынь Казахстана // Микориза растений: Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1973. Т. 112. С. 100–111.
- Курочкина Л.Я., Вухрер В.В. Развитие идей В.Н. Сукачева о сингенезе // Вопросы динамики биогеоценозов: Докл. IV чтений памяти акад. В.Н. Сукачева. М., 1987. С. 5–27.
- Лукина Н.В. Микосимбиотрофизм фитоценозов золототалов // Экологические исследования на Урале. Екатеринбург: УрГУ, 1997. С. 109–120.
- Лукина Н.В. Некоторые особенности микоризообразования на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Пермь: ПГПУ, 2009. С. 124–127.
- Лукина Н.В., Рязанова С.В. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012. Вып. 7. С. 261–269.
- Лукина Н.В., Ударцева Н.О. Микориза как фактор адаптации растений к техногенным субстратам // Эколого-биологические проблемы Сибири и сопредельных территорий. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2009. С. 88–93.
- Селиванов И.А., Бейрах Э.А., Мельникова С.Л., Саламатова Н.Г. К инвентаризации микотрофных растений лесостепного Зауралья // Уч. зап. Пермского гос. ун-та. Т. 114. Биология. Пермь, 1964. С. 63–78.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Чибрик Т.С., Елькин Ю.А. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях (биологическая рекультивация). Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. 220 с.
- 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.
- 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.
- Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretical approach. N.Y.: Springer-Verlag, 2002. 488 p.
- Gemma J.N., Koske R.E. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii // Amer. J. Bot. 1990. V. 77. № 9. P. 1193–1200.
- 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.