

СТРОЕНИЕ ПОГЛОЩАЮЩИХ КОРНЕЙ ИНВАЗИВНОГО И АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ КЛЕНА

© 2017 г. Д. В. Веселкин^{a, b, *}, С. В. Пьянков^b, М. А. Сафонов^{c, ***}, А. А. Бетехтина^{b, **}

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^bУральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
620083 Екатеринбург, ул. Мира, 19

^cОренбургский государственный педагогический университет,
460014 Оренбург, ул. Советская, 19

*e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

**e-mail: betechtina@mail.ru

***e-mail: safonovmaxim@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.11.2016 г.

Изучали особенности строения поглощающих корней инвазивного *Acer negundo* в сравнении с корнями местных в Южном Предуралье видов кленов *Acer platanoides* и *A. tataricum*. Сравнивали диаметр тонких корней, размеры стелы и коры, встречаемость корней с сохраненной первичной корой, корневыми волосками, арбускулярной микоризой и темными септированными эндофитами у инвазивного и аборигенных видов в четырех местообитаниях (по два местообитания в лесостепной и степной зонах). *A. negundo* дополнительно исследован в двух его моновидовых насаждениях. Установлено, что строение поглощающих корней инвазивного и аборигенных видов значительно различается: у *A. negundo* корни крупнее, на них хуже развиты корневые волоски и реже встречаются темные септированные эндофиты. В моновидовых насаждениях у *A. negundo* очень низка встречаемость микоризы, совсем нет арбускул и темных септированных эндофитов. Сделан вывод, что особенности строения поглощающего подземного аппарата *A. negundo* преимущественно обусловлены его автономно реализуемыми признаками растения, а не характеристиками симбиотических взаимодействий. Не подтверждено предположение о способности инвазивного вида использовать почвенные ресурсы полнее или быстрее по сравнению с таксономически близкими аборигенными видами.

Ключевые слова: *Acer negundo*, биологические инвазии, инвазивные растения, поглощающие корни, тонкие корни, арбускулярная микориза, темные септированные эндофиты, корневые волоски, Южное Предуралье.

DOI: 10.7868/S0367059717040163

Существует значительная неопределенность в отношении функциональных особенностей инвазивных растений в подземной сфере. Например, в двух обзорах свойств инвазивных растений, основанных на мета-анализе, из параметров подземных органов использованы самые общие — подземная биомасса и соотношение подземной и надземной биомасс, а список признаков надземных органов существенно шире [1, 2]. Поэтому считается, что особенности подземных органов инвазивных растений изучены хуже, чем надземных [3].

Также неоднозначны представления о значении микоризных взаимодействий для инвазий в растительном мире. С одной стороны, как и большинство растений, многие чужеродные растения зависят от арбускулярной микоризы (АМ) [4].

При этом космополитизм и низкая специфичность грибов АМ обычно обеспечивают возможность формирования микоризы инвазивными видами в новых условиях [4–6]. Продемонстрирована возможность благоприятных эффектов для инвазивных растений после обусловленных их вторжением изменений сообществ грибов арбускулярной микоризы [7]. С другой стороны, в аридных регионах значительная часть пришлых видов безмикоризны или факультативно микоризны [8–10]. В умеренной зоне безмикоризные инвазивные виды преимущественно осваивают сильно нарушенные местообитания, а микоризные присутствуют в поздне-сукцессионных сообществах [6].

Модельный вид нашего исследования — инвазивный для Евразии клен ясенелистный *Acer ne-*

Таблица 1. Характеристики местообитаний

№ местообитания	Координаты	Биотоп	Почва	Сомкнутость крон, %	ПП ТКЯ*
Предгорья: окрестности с. Ташла, Тюльганский р-н; <i>A. negundo</i> , <i>A. platanoides</i>					
I	52°24'52" с.ш., 56°14'04" в.д.	Дендропарк в верхней части склона г. Шихан	Чернозем выщелоченный среднегумусный	70–80	20–30
II	52°24'14" с.ш., 56°13'23" в.д.	Окраина широколиственного леса на шлейфе склона г. Лушная	Чернозем выщелоченный среднегумусный	30–50	50–70
Равнина: окрестности г. Оренбурга; <i>A. negundo</i> , <i>A. tataricum</i>					
III	51°42'04" с.ш., 54°44'28" в.д.	Лесозащитная полоса на пологом склоне Урало-Илекского междуречья	Чернозем южный малогумусный	50–70	50–70
IV	51°43'50" с.ш., 54°36'25" в.д.	Первая надпойменная терраса р. Урал; разреженный пойменный лес	Чернозем обыкновенный среднегумусный	30–50	70–80
Моногруппы: сомкнутые моновидовые насаждения <i>A. negundo</i> в г. Оренбурге					
V	51°44'21" с.ш., 55°05'40" в.д.	Куртина <i>A. negundo</i> под автомобильным мостом	Чернозем обыкновенный, трансформированный в урбиквазизем	60–70	0–5
VI	51°44'51" с.ш., 55°05'37" в.д.	Куртина <i>A. negundo</i> на обочине автодороги	Чернозем обыкновенный, трансформированный в урбиквазизем	70–90	0–2

* Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %.

gundo L. [11, 12], активно распространяющийся в том числе в лесостепной и степной зонах, внедряющийся в естественные сообщества и трансформирующий их. Мы проверяли предположение о том, что *A. negundo* как вид-трансформер, возможно, обладает такими особенностями подземных поглощающих органов, которые позволяют ему полнее или быстрее по сравнению с таксономически и экологически близкими аборигенными видами использовать почвенные ресурсы. Цель работы – выявить особенности строения поглощающих корней инвазивного *Acer negundo* в сравнении с корнями местных видов *Acer platanoides* L. и *A. tataricum* L. с учетом экологической изменчивости, т.е. в разных местообитаниях.

Под признаками поглощающих корней понимали: а) признаки, автономно формируемые растениями, – поперечный размер корней, встречаемость корневых волосков, сохранность первичной коры; б) симбиотические характеристики – признаки микоризообразования и встречаемость мицелия темных септированных эндофитов (ТСЭ). Некоторые из этих признаков рекомендовано использовать при изучении функциональных свойств растений [13]. Для *A. negundo* есть данные об образовании арбускулярной микоризы в первичном ареале [14, 15]. Известно также, что в Евразии *A. negundo* может формировать АМ [16–18] или не формировать [19].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала выполнен в третьей декаде июня 2016 г. в Оренбургской области. Два местообитания расположены в предгорьях Южного Урала, четыре – в центральной равнинной части области, в г. Оренбурге и его окрестностях (табл. 1).

Ландшафты предгорного района – низкогорные с высотами 400–660 м над ур. м., равнинного – сыртово-увальные и сыртово-равнинные с высотами 90–120 м над ур. м. Климат резко континентальный, лето жаркое ($T_{\text{июль}} = +20.4...+22.2^{\circ}\text{C}$), зима холодная ($T_{\text{январь}} = -15.4...-13.7^{\circ}\text{C}$). Сумма температур выше $+10^{\circ}\text{C}$ в предгорьях составляет 2300...2400 $^{\circ}\text{C}$, на равнине – 2600...2700 $^{\circ}\text{C}$. Средняя годовая сумма осадков варьирует от 420 мм в предгорьях до 370 мм на равнине. В почвенном покрове в предгорьях преимущественно представлены черноземы оподзоленные и выщелоченные, на равнине – черноземы обыкновенные и южные. Предгорный район относится к подзоне лесостепи с широколиственными, березовыми и осиновыми лесами и луговыми степями, равнинный – к подзоне типичных дерновинно-злаковых степей с березовыми и осиновыми колками и пойменными лесами. Ландшафты центральной части Оренбургской области сильно антропогенно трансформированы, большая часть земель распашана или используется как пастбища.

Acer negundo давно присутствует в регионе. В 1936–1938 гг. его доля по составу в парках г. Оренбурга была 20%, в 1971 г. – 40–60% [20]. Начало активной инвазии *A. negundo* в экосистемы региона связано с созданием государственной защитной лесополосы “г. Вишневая–Каспийское море” в 1949–1952 гг. Позднее *A. negundo* высаживали в полезащитных лесополосах, из которых он широко расселился по всему региону в пойменных и урбанизированных биотопах, внедряясь в естественные древостои и замещая в них *A. platanoides* [21, 22]. Для сравнения с *A. negundo* использовали два вида: *A. platanoides* – обычный вид широколиственных предгорных и пойменных лесов региона и *A. tataricum* – спорадически представленный в регионе в пойменных лесах как дикорастущий, однако больше распространенный в разных искусственных насаждениях.

В четырех местообитаниях инвазивный и один из двух местных видов кленов произрастали совместно. В предгорном районе (местообитания I–II) *A. negundo* сравнивали с *A. platanoides*, в равнинном (местообитания III–IV) – с *A. tataricum*. В Оренбурге (местообитания V–VI) *A. negundo* изучали в его сомкнутых одновидовых насаждениях – “моноклупах”.

В каждом местообитании образцы корней последних порядков отбирали у 4–5 генеративных особей, что считают достаточным для изучения особенностей строения подземных органов [13]. Для надежной видовой идентификации проб при отборе образцов визуальную прослеживали связь между тонкими корнями, несущими их более толстыми корнями и стволами деревьев.

У каждой особи диаметр тонких корней и диаметр центрального цилиндра определяли на тонких (15–20 мкм) поперечных срезах 5–10 корней последнего порядка, не имевших признаков деградации. Срезы делали на замораживающем микротоме. У каждой особи микоризную колонизацию определяли в 15 случайно отобранных фрагментах тонких корней последнего и предпоследнего порядков длиной 1 см. Корни мацерировали 1 ч в КОН, окрашивали анилиновым синим и готовили давленные препараты. В каждом фрагменте в 5 полях зрения микроскопически (Leica DM 5000; $\times 100$) оценивали встречаемость – доли полей зрения с соответствующими образованиями: а) сохранившейся первичной коры; б) корневых волосков; в) любых структур АМ (гиф, везикул, арбускул); г) арбускул; д) везикул; е) мицелия ТСЭ – широко распространенной мало специализированной группы грибных корневых симбионтов [23].

Статистический анализ выполнен с использованием пакета Statistica 8.0. Различия признаков оценивали с помощью иерархического дисперсионного анализа (ANOVA) и многомерного дисперсионного анализа (MANOVA). Учетная еди-

ница во всех случаях – особь. Для долей выполняли арксинус-преобразование.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для выяснения общих особенностей строения корней инвазивного *A. negundo* по сравнению с корнями аборигенных видов использовали однофакторный MANOVA, а массивы данных формировали двумя способами. В первом случае анализировали только оценки из местообитаний I–IV, в которых *A. negundo* произрастал совместно с *A. platanoides* или *A. tataricum*. Во втором случае анализировали полный массив данных, включая оценки из моноклуп *A. negundo*. В обоих случаях по изученному комплексу из 9 признаков поглощающих корней инвазивный вид значительно отличается от местных: для массива оценок из местообитаний совместного произрастания *A. negundo* и *A. platanoides* или *A. tataricum* – $\lambda = 0.33$; $F_{(9, 29)} = 6.68$; $P < 0.0001$; для полного массива оценок – $\lambda = 0.35$; $F_{(9, 38)} = 7.79$; $P < 0.0001$.

Чтобы установить, по каким конкретно признакам и с какой амплитудой различаются поглощающие корни инвазивного и аборигенных видов, дальнейший анализ выполнен с учетом дополнительных, помимо инвазивного статуса, факторов изменчивости корней. Анализировали данные из местообитаний I–IV, в которых инвазивный *A. negundo* и местные *A. platanoides* или *A. tataricum* росли совместно. При этом оценивали два источника изменчивости: различия между видами и между местообитаниями. Под видовыми особенностями понимали в целом различия между инвазивным *A. negundo* и двумя аборигенными видами (фактор “инвазивный статус”). Различия между местообитаниями рассматривали в двух масштабах: географическом (фактор “район”), поскольку местообитания находились в разных геоморфологических районах, и локальном, т.е. экотопическом или экологическом (фактор “местообитание”, вложенный в “район”) (табл. 2).

Диаметр поглощающих корней и встречаемость корневых волосков различаются между видами, но не между местообитаниями. Более толстые корни характерны для *A. negundo* (292–338 мкм – здесь и далее размах средних значений в местообитании) по сравнению с *A. platanoides* и *A. tataricum* (250–286 мкм) (рис. 1а). Корневые волоски (рис. 1г) во всех местообитаниях чаще регистрировались у *A. platanoides* и *A. tataricum* (41–72%) по сравнению с *A. negundo* (17–43%). Размеры стелы и соотношение размеров стелы и коры были консервативны (рис. 1б) и установить источники их изменчивости не удалось. Сохранность первичной коры в тонких корнях (рис. 1в) в небольшой сте-

Таблица 2. Результаты трехфакторного иерархического ANOVA (над чертой – F -критерий, под чертой – значимость различий (P)) признаков поглощающих корней видов рода *Acer* в местообитаниях с совместным произрастанием *A. negundo* и *A. platanoides* или *A. tataricum* ($n = 39$)

Признак	Факторы			
	инвазивный статус ($dF = 1$)	район ($dF = 1$)	местообитание внутри района ($dF = 2$)	инвазивный статус × район ($dF = 1$)
Диаметр корня	10.90/0.0023*	0.70/0.4075	0.43/0.6566	1.00/0.3243
Диаметр стелы	4.04/0.0525	1.54/0.2241	0.23/0.7948	0.19/0.6646
Парциальный объем коры	0.79/0.3769	0.48/0.4944	1.47/0.2436	2.05/0.1614
Встречаемость:				
первичной коры	3.11/0.0871	5.93/0.0205	2.48/0.0991	0.11/0.7457
корневых волосков	13.00/0.0010*	1.54/0.2238	2.37/0.1092	5.22/0.0289
всех структур АМ	0.02/0.8981	0.02/0.8881	36.60/<0.0001*	0.05/0.8290
арбускул	0.11/0.7408	1.18/0.2844	47.79/<0.0001*	0.79/0.3814
везикул	0.51/0.4804	8.10/0.0076	12.73/0.0001*	0.65/0.4251
мицелия ТСЭ	14.68/0.0005*	15.82/0.0004*	1.16/0.3244	4.56/0.0403

* Различия значимы с учетом поправки для множественных проверок статистических гипотез Беньямини–Йекутили.

пени различалась между предгорным (83–98%) и равнинным (75–96%) районами.

Встречаемость гиф, везикул и арбускул АМ в корнях зависела от экологических факторов, поскольку в основном различалась между разными местообитаниями (рис. 2а–в). В одних и тех же местообитаниях признаки микоризообразования у инвазивного и аборигенных видов были одинаковыми. При этом изменчивость характеристик микоризообразования между местообитаниями у разных видов была согласована: например высокая встречаемость гиф, арбускул и везикул наблюда-

лась у *A. negundo* и *A. tataricum* в местообитании III, а низкая – в местообитании IV. Встречаемость ТСЭ различалась между географическими районами и видами деревьев (рис. 2г): ТСЭ чаще отмечены в предгорьях (1–10%) по сравнению с равнинным районом (0–2%) и у местных *A. platanoides* и *A. tataricum* (1–10%) по сравнению с инвазивным *A. negundo* (0–2%).

При однофакторных ANOVA данных из местообитаний I–IV (табл. 3), в которых инвазивный *A. negundo* и местные *A. platanoides* или *A. tataricum* росли совместно, подтвердились все различия между видами разного инвазивного статуса, установленные с учетом экологической изменчивости.

Выраженная связь между строением корней и экологическими условиями была обнаружена при анализе признаков корней *A. negundo* в зависимости от того, собраны ли образцы в смешанных или моновидовых насаждениях (табл. 4). В моногруппах значимо меньше диаметр корня и парциальный объем коры (см. рис. 1а–б), повышена встречаемость корневых волосков (см. рис. 1г), значимо ниже общая встречаемость АМ и арбускул (см. рис. 2а–б) и не зарегистрировано ТСЭ (см. рис. 2г). Интересна следующая закономерность: в местообитании III, где наблюдалась самая высокая встречаемость АМ, *A. negundo* посажен искусственно и, несмотря на активное семеношение, не возобновляется; в местообитаниях I, II и IV со средней успешностью микоризообразования *A. negundo* возобновляется, но не вытеснил другие растения; в местообитаниях V и VI, т.е. в моногруппах, где *A. negundo* абсолютно доминирует, встречаемость АМ минимальна.

Таблица 3. Результаты однофакторных ANOVA – F -критерий и значимость различий (P) – признаков поглощающих корней инвазивного и местных видов рода *Acer* ($dF = 1$) в местообитаниях с совместным произрастанием *A. negundo* и *A. platanoides* или *A. tataricum* ($n = 39$)

Признак	F	P
Диаметр корня	11.52	0.0017*
Диаметр стелы	4.40	0.0429
Парциальный объем коры	0.73	0.4000
Встречаемость:		
первичной коры	2.77	0.1047
корневых волосков	10.01	0.0031*
всех структур АМ	0.01	0.9320
арбускул	0.02	0.8889
везикул	0.21	0.6473
мицелия ТСЭ	9.20	0.0044*

* Различия значимы с учетом поправки для множественных проверок статистических гипотез Беньямини–Йекутили.

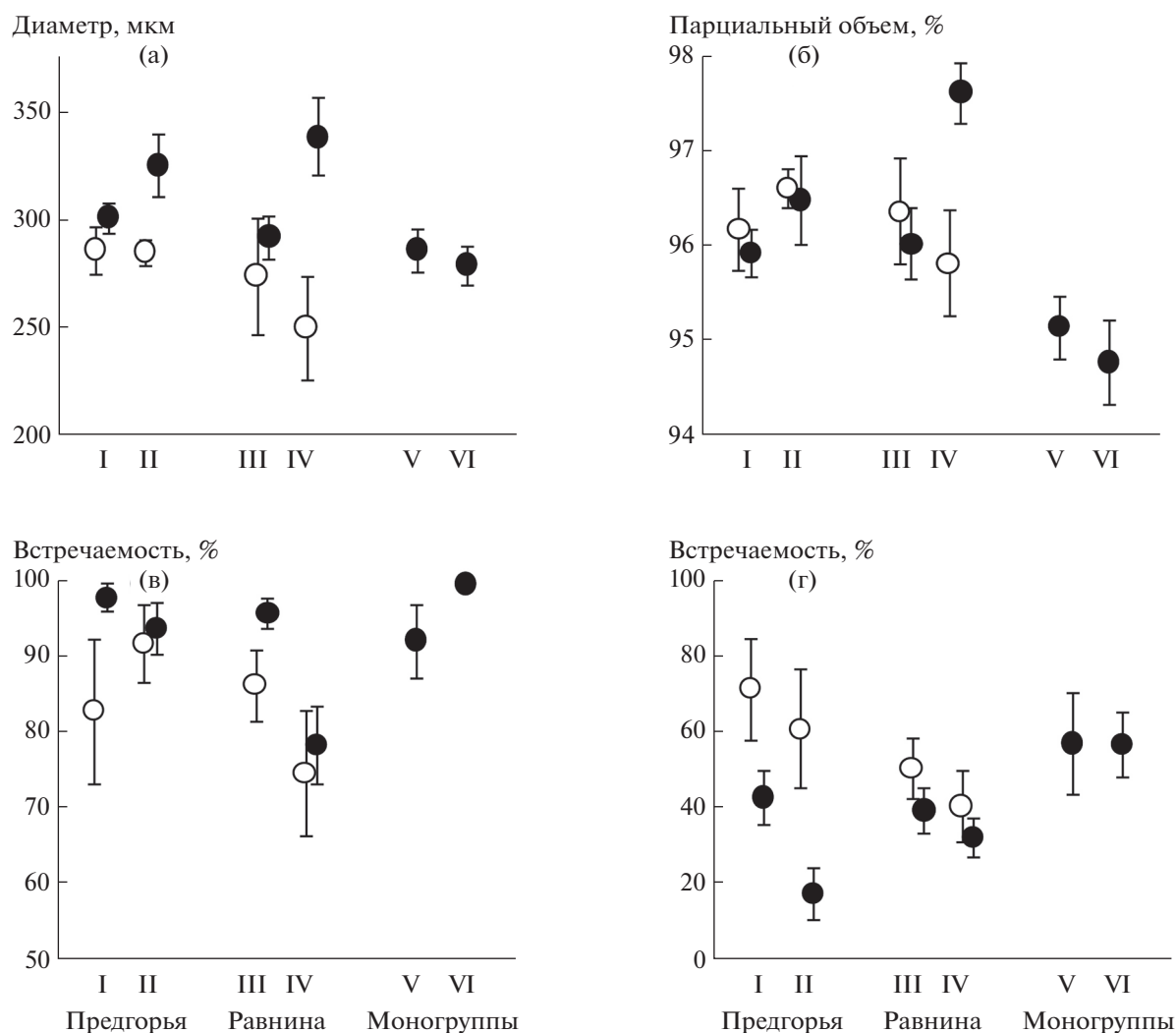


Рис. 1. Диаметр корня (а), парциальный объем коры (б), встречаемость сохраненной первичной коры (в) и корневых волосков (г) у *Acer negundo* (черные кружки) в сравнении с *A. platanoides* и *A. tataricum* (незалитые кружки) в разных районах и местообитаниях ($m \pm SE$).

В целом особенности конкретных местообитаний принципиально не модифицируют различия поглощающих корней между смешанными и моновидовыми насаждениями. Об этом свидетельствует совпадение оценок значимости различий признаков между этими типами насаждений, полученных при использовании двухфакторного и однофакторного ANOVA (см. табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Основной результат нашей работы – вывод о различии поглощающих корней местных и чужеродных таксономически и экологически близких видов деревьев. Наибольшие различия обнаружены по диаметру корней и развитию корневых волосков. В местах совместного произрастания инвазивного и местных видов диаметр корня выше у

A. negundo, тогда как корневые волоски активнее образуются у местных видов. У них же с большей частотой встречаются темные септированные эндодермы. Однако в моновидовых насаждениях диаметр корней у *A. negundo* меньше, чем в смешанных насаждениях, а корневых волосков больше.

Литературные сведения об особенностях строения корней инвазивных растений неоднозначны: диаметр корней и удельная длина корней (SRL – specific root length) последнего порядка у чужеродных растений может быть как больше, так и меньше, чем у местных [3, 24, 25].

В целом наши данные позволяют уверенно констатировать некоторые особенности в строении поглощающего почвенного аппарата чужеродного и местных видов кленов. Но однозначно интерпретировать эти особенности не удастся. В частности, по-разному можно объяснить разли-

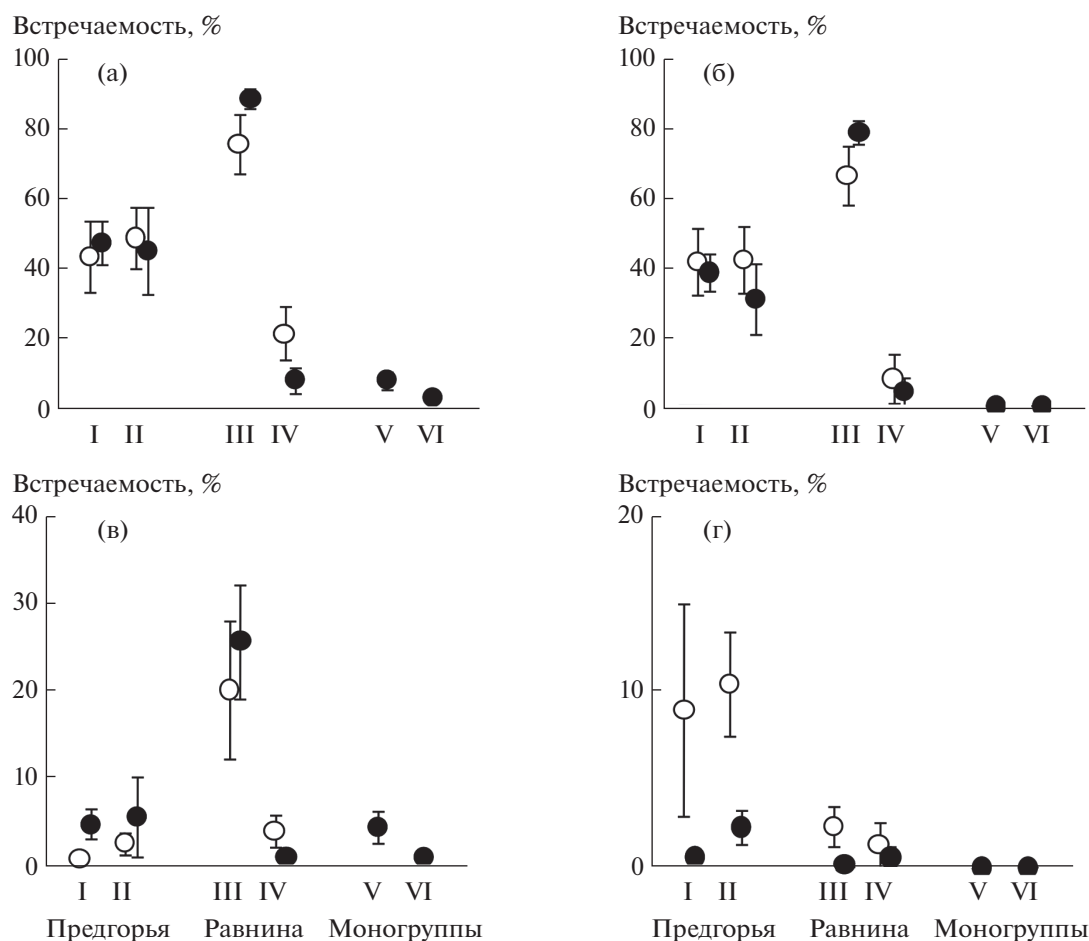


Рис. 2. Встречаемость ($m \pm SE$) структур арбускулярной микоризы (а), арбускулов (б), везикул (в), мицелия темных септированных эндифитов (г) у *Acer negundo* (черные кружки) в сравнении с *A. platanoides* и *A. tataricum* (незалитые кружки) в разных районах и местообитаниях.

чия размеров поглощающих корней. С одной стороны, диаметр поглощающих корней может быть положительно связан со скоростью роста растений: известно, что у быстрорастущих видов корни крупнее, чем у медленно растущих [26]. Поэтому возможно, что повышенный диаметр корней у *A. negundo* связан с высокой скоростью роста, предполагать которую позволяет его инвазивный статус. С другой стороны, известно, что большие поперечные размеры тонких корней характерны для микоризных видов по сравнению с немикоризными [27]. В нашем случае такое объяснение вряд ли оправданно, поскольку встречаемость АМ у чужеродного и местных видов не различалась, а парциальный объем коры у трех рассматриваемых видов соответствует типичным значениям для микоризных растений (91–96% [28]) и даже выше.

Полученные результаты не подтверждают наличие у *A. negundo* морфологически фиксируемых особенностей поглощающих органов, указывающих на его способность полнее или быстрее по

сравнению с таксономически близкими аборигенными видами использовать почвенные ресурсы. Функциональные признаки, связанные со способностью к поглощению почвенных ресурсов, — корневые волоски и арбускулярная микориза — у инвазивного вида развиты не лучше, чем у аборигенных, а равное соотношение объемов стелы и коры свидетельствует о сопоставимых уровнях поглотительной, симбиотической и проводящей функций тонких корней *A. negundo*, *A. platanoides* и *A. tataricum*.

Ранее мы уже изучали особенности микоризообразования у *A. negundo*, но не сравнивали в этом отношении инвазивный и местные виды [18]. В настоящем исследовании мы выполнили такое сравнение, учтя географическую и экологическую изменчивости поглощающих корней. В результате нам не удалось установить принципиальных особенностей микоризообразования у инвазивного *A. negundo* по сравнению с местными видами. Важно, однако, что такие особенности выявлены в отношении других признаков строе-

Таблица 4. Результаты ANOVA (над чертой – F -критерий, под чертой – значимость различий (P)) признаков поглощающих корней *A. negundo* в смешанных и моновидовых насаждениях ($n = 29$)

Признак	Однофакторный анализ с фактором “тип насаждения” ($dF = 1$)	Двухфакторный анализ с иерархически вложенными факторами	
		тип насаждения ($dF = 1$)	местообитание внутри типа насаждения ($dF = 4$)
Диаметр корня	7.51/0.0107	8.77/0.0070*	2.39/0.0805
Диаметр стелы	4.96/0.0344	4.82/0.0386	1.04/0.4092
Парциальный объем коры	15.34/0.0006*	22.43/0.0001*	4.43/0.0084
Встречаемость:			
первичной коры	2.49/0.1264	3.34/0.0805	5.03/0.0046*
корневых волосков	10.83/0.0028*	12.27/0.0019*	1.96/0.1340
всех структур АМ	15.36/0.0005*	60.07/<0.0001*	21.56/<0.0001*
арбускул	21.41/0.0001*	107.01/<0.0001*	28.27/<0.0001*
везикул	1.90/0.1795	3.17/0.0881	6.93/0.0008*
мицелия ТСЭ	4.83/0.0368	5.86/0.0238	2.51/0.0696

* Различия значимы с учетом поправки для множественных проверок статистических гипотез Беньямини–Йекутили.

ния поглощающих корней. То, что нам не удалось установить особенности микоризообразования у разных видов кленов, в немалой степени объясняется высокой изменчивостью уровня формирования АМ между разными местообитаниями. Эта изменчивость у *A. negundo* больше, чем у местных видов, и приближается к теоретически возможной. Абсолютный размах встречаемости АМ у *A. negundo* составляет 0.03–0.89 (без учета оценок в моногруппах – 0.08–0.89), а у аборигенных видов – 0.22–0.76. Превалирование в общей изменчивости микоризообразования экологической компоненты однозначно указывает на сильную детерминацию формирования АМ внешними условиями. Это соответствует современным представлениям о микоризном симбиозе, как об инструменте тонкой настройки поглощающего аппарата растений на функционирование в конкретных почвенных условиях.

Наши материалы позволяют предположить, что чем благоприятнее условия для проявления у *A. negundo* свойств растения-трансформера, тем менее тесны его микоризные связи и в целом симбиотические связи в подземной сфере. В моновидовых насаждениях, в которых *A. negundo* сильнее проявляет свойства вида-трансформера, преобразующего автохтонные сообщества, в его корнях не встречено арбускул, наличие которых считается критерием функционирующего симбиоза [29]. В моновидовых насаждениях также не встречены ТСЭ, но хорошо развиты корневые волоски. Такое сочетание признаков указывает на реализацию автономной, несимбиотической стратегии почвенного питания.

Возможность различных, подчас контрастных, способов организации корневой системы у одно-

го вида – известный факт. Например, типичный эктомикоризный вид *Pinus sylvestris* L. в постпирогенных местообитаниях в ювенильном возрасте формирует корневые системы и корни как слабомикоризное растение [30]. Известно, что у деревьев рода *Acer* разнообразие способов почвенного питания потенциально достаточно велико. В сводке для территории бывшего СССР *A. negundo* указан как факультативно микоризный вид [19], т.е. способный как формировать, так и не формировать АМ; *A. platanoides*, как и некоторые другие виды кленов, может быть безмикоризным, образовывать АМ или эктомикоризы [19, 31].

Таким образом, наблюдаемое в моновидовых насаждениях *A. negundo* отсутствие арбускул не противоречит ранее имевшимся сведениям о микоризообразовании у деревьев рода *Acer*. Тем не менее вывод о низкой микоризности *A. negundo* в моновидовых насаждениях нетривиален, поскольку считается, что обычно немикоризные и факультативно-микоризные виды приурочены к начальным этапам сукцессий [32]. В частности, это справедливо для сукцессий в дендроценозах в таежной зоне [33] и сукцессий травяной растительности в степной зоне [34–36]. Однако существуют и противоположные примеры, когда в ходе сукцессии древесные растения с хорошо развитой АМ сменяются видами с низкой встречаемостью микоризы [37].

Факт низкой микоризности *A. negundo* в моногруппах мы считаем важным, поскольку гипотетически это может сопровождаться изменениями в сообществах грибов арбускулярной микоризы [7, 38, 39]. Например, негативные эффекты для аборигенных сообществ микоризных грибов показа-

ны при внедрении безмикоризного европейского *Alliaria petiolata* в леса Северной Америки [38].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Строение поглощающих корней значимо различается у инвазивного *Acer negundo* и аборигенных в Южном Предуралье *A. platanoides* и *A. tataricum*. Устойчивые видовые особенности поглощающих корней *A. negundo* проявляются независимо от свойств конкретных местообитаний. Особенности тонких корней инвазивного вида сильнее выражены по комплексу признаков, автономно формируемых растением (диаметр, встречаемость корневых волосков), по сравнению с характеристиками развития симбиотических структур. Поглощающие корни инвазивного вида больше по диаметру, у них хуже развиты корневые волоски и реже встречаются темные септированные эндифиты. По-видимому, в некоторых ситуациях *A. negundo* может существовать без активно функционирующей арбускулярной микоризы. Большая изменчивость у *A. negundo* встречаемости АМ и корневых волосков и в меньшей степени размеров корня и соотношения стела/кора соответствует представлениям о повышенной морфологической пластичности инвазивных растений в подземной сфере [25] и в целом [2]. Возможно, что широкая норма реакции признаков подземных органов – это компонент общего инвазивного синдрома *A. negundo*, сопряженный с его способностью расселяться и конкурировать с местными видами в местообитаниях с разными сочетаниями условий среды.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 15-04-07770, 16-54-00105) и Программы повышения конкурентоспособности УрФУ (постановление Правительства РФ № 211, контракт № 02.А03.21.0006). Авторы признательны д.б.н. Е.Л. Воробейчику (Институт экологии растений и животных УрО РАН) за конструктивные комментарии к первому варианту рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. van Kleunen M., Weber E., Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species // *Ecol. Lett.* 2010. V. 13. № 2. P. 235–245.
2. Davidson M., Jennions M., Nicotra A. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis // *Ecol. Lett.* 2011. V. 14. № 4. P. 419–431.
3. Smith M.S., Fridley J.D., Goebel M. et al. Links between belowground and aboveground resource-related traits reveal species growth strategies that promote invasive advantages // *PLoS One.* 2014. V. 9. № 8. e104189. doi 10.1371/journal.pone.0104189
4. Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M. et al. Plant invasions – the role of mutualisms // *Biol. Rev.* 2000. V. 75. № 1. P. 65–93.
5. Fumanal B., Planchette C., Chauvel B., Bertagnolle F. Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France // *Mycorrhiza.* 2006. V. 17. № 1. P. 25–35.
6. Štajerová K., Šmilauerová M., Šmilauer P. Arbuscular mycorrhizal symbiosis of herbaceous invasive neophytes in the Czech Republic // *Preslia.* 2009. V. 81. № 4. P. 341–355.
7. Hawkes V.H., Belnap J., D'Antonio C., Firestone M.K. Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses // *Plant Soil.* 2006. V. 281. № 1. P. 369–380.
8. Allsopp N., Stock W.D. Mycorrhizal status of plants growing in the Cape Floristic Region, South Africa // *Bothalia.* 1993. V. 23. № 1. P. 91–104.
9. Richardson D.M., Macdonald I.A.W., Hoffmann J.H., Henderson L. Alien plant invasions // *Vegetation of Southern Africa.* Cowling R.M., Richardson D.M., Pierce S.M. Eds. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. P. 535–570.
10. Allsopp N., Holmes P.M. The impact of alien plant invasion on mycorrhizas in mountain fynbos vegetation // *South Afr. J. Bot.* 2001. V. 67. № 4. P. 150–156.
11. Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
12. DAISIE European Invasive Alien Species Gateway (<http://www.europe-aliens.org>) (дата обращения: 08.12.2016).
13. Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* 2013. V. 61. № 3. P. 167–234.
14. Comas L.H., Eissenstat D.M. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species // *New Phytol.* 2009. V. 182. № 4. P. 919–928.
15. Zadworny M., Eissenstat D.M. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots // *New Phytol.* 2011. V. 190. № 1. P. 213–221.
16. Крюгер Л.В., Селиванов И.А. Микориза интродуцированных растений // *Микориза и другие формы консортивных связей в природе.* Пермь: ПГПИ, 1989. С. 29–44.
17. Kovacs G.M., Szigetvari C. Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain // *Phyton.* 2002. V. 42. № 2. P. 211–223.
18. Веселкин Д.В., Прокина Н.Э. Микоризообразование у клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в градиенте урбанизации // *РЖБИ.* 2016. Т. 9. № 1. С. 31–40.
19. Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. et al. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // *Ecology.* 2012. V. 93. № 3. P. 689–689.
20. Балыков О.Ф. Зеленые насаждения Оренбурга – вчера, сегодня, завтра. Оренбург: Оренбургск. кн. изд-во, 2002. 400 с.

21. *Рябина З.Н., Никитина Н.В.* Сукцессии пойменных лесов р. Урал в пределах Оренбургского градо-промышленного комплекса // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 319–321.
22. *Сафонов М.А.* Микосилокомплексы, формирующиеся на древесине кленов в Оренбургской области // Вестник ОГПУ. 2014. № 3(11). С. 19–23.
23. *Jumpponen A., Trappe J.M.* Dark septate root endophytes: a review with special reference to facultative biotrophic symbiosis // *New Phytol.* 1998. V. 140. № 2. P. 295–310.
24. *Jo I., Fridley J.D., Frank D.A.* Linking above- and belowground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests // *Biol. Invasions.* 2015. V. 17. № 5. P. 1545–1554.
25. *Keser L.H., Visser E.J.W., Dawson W.* et al. Herbaceous plant species invading natural areas tend to have stronger adaptive root foraging than other naturalized species // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. (Article 273). P. 1–9. doi 10.3389/fpls.2015.00273
26. *Wahl S., Ryser P.* Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses // *New Phytol.* 2000. V. 148. № 3. P. 459–471.
27. *Бетехтина А.А., Веселкин Д.В.* Связь строения корней травянистых двудольных с их микоризным статусом // Докл. РАН. 2014. Т. 459. № 5. С. 648–650.
28. *Веселкин Д.В., Бетехтина А.А.* Проверка гипотез о различии размеров корней в связи с типом экологической стратегии и микотрофным статусом видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. № 1. С. 42–49.
29. *Смит С.Э., Рид Д.Дж.* Микоризный симбиоз. Пер. с 3-го англ. изд. Е.Ю. Ворониной. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. 776 с.
30. *Veselkin D.V., Sannikov S.N., Sannikova N.S.* Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas // *Rus. J. Ecol.* 2010. V. 41. № 2. P. 139–146.
31. *Wang B., Qiu Y.-L.* Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza.* 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.
32. *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.
33. *Веселкин Д.В., Нешатаев В.Ю.* Изменение обилия древесных растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, в ходе восстановительных сукцессий после рубок в северо-западных районах России // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 206. С. 15–28.
34. *Веселкин Д.В.* Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании “агроктепи” // *Экология.* 2012. № 4. С. 270–275. [*Veselkin D.V.* Participation of plants of different mycotrophic status in the succession leading to “agrosteppe” formation // *Rus. J. Ecol.* 2012. V. 43. № 4. P. 289–293.]
35. *Веселкин Д.В., Лукина Н.В., Чибрик Т.С.* Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях // *Экология.* 2015. № 5. С. 417–424. [*Veselkin D.V., Lukina N.V., Chibrik T.S.* The ratio of mycorrhizal and nonmycorrhizal plant species in primary technogenic successions // *Rus. J. Ecol.* 2015. V. 46. № 5. P. 345–353.]
36. *Veselkin D.V., Kupriyanov A.N., Manakov Ju.A.* et al. Mycorrhizal plants’ accelerated revegetation on coal mine overburden in the dry steppes of Kazakhstan // *Environmental Sustainability: Role of Green Technologies / Thangavel P. and Sridevi G. Eds. Springer India,* 2015. P. 265–282.
37. *Zangaro W., Alves R.A., Lescano L.E.* et al. Investment in fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi decrease during succession in three Brazilian ecosystems // *Biotropica.* 2012. V. 44. № 2. P. 141–150.
38. *Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R.* et al. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms // *PLoS Biol.* V. 4. № 5. e140. doi 10.1371/journal.pbio.0040140
39. *Бетехтина А.А., Мухачева Т.А., Ковалев С.Ю.* и др. Обилие и разнообразие грибов арбускулярной микоризы у инвазивного *Solidago canadensis* и местного *S. virgaurea* // *Экология.* 2016. № 6. С. 476–480. [*Betekhtina A.A., Mukhacheva T.A., Kovalev S.Yu., Gusev A.P., Veselkin D.V.* Abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in invasive *Solidago canadensis* and indigenous *S. virgaurea* // *Rus. J. Ecol.* 2016. V. 47. № 6. P. 605–609.]