

## ДИНАМИКА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ НА ПЕСЧАНЫХ КАРЬЕРАХ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. А. О. Горбунова<sup>1,2,\*</sup>, О. И. Сумина<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

<sup>2</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии  
шоссе Подбельского, 3, Пушкин, Санкт-Петербург, 196608, Россия

\*e-mail: st057575@student.spbu.ru

\*\*e-mail: o.sumina@spbu.ru

Поступила в редакцию 11.05.2020 г.

После доработки 15.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Изучены изменения в микоризообразовании у 5 видов трав (*Agrostis capillaris*, *Artemisia vulgaris*, *Chaetochloa angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Tussilago farfara*), обычных в сообществах последовательных стадий восстановительной сукцессии. На двух разновозрастных песчаных карьерах Ленинградской области (Всеволожский район) описаны растительные сообщества четырех стадий сукцессии: пионерной, злаковой, кустарниковой и лесной. Впервые проведено сравнение ценотической роли и виталитета изученных видов с параметрами (встречаемостью и интенсивностью) микоризации их корней. В корнях всех видов имеется арбускулярная микориза в форме несептированного мицелия, арбускул и везикул. У каждого вида ее параметры наиболее сильно варьируют в пионерных сообществах. При переходе к злаковой стадии наблюдается слабо выраженная тенденция роста интенсивности микоризации, одновременно увеличивается проективное покрытие видов и, в некоторых случаях, виталитет. В то же время, высокая степень микоризации не всегда обеспечивает высокие виталитет и ценотическую роль вида. На лесной стадии сукцессии параметры микоризации снижаются у всех пяти видов. Вероятно, на песчаных карьерах, особенно на пионерной стадии сукцессии, наиболее сильное влияние на жизнеспособность и ценотическую роль травянистых растений оказывают богатство субстрата и другие абиотические факторы.

**Ключевые слова:** восстановительная сукцессия, арбускулярная микориза, динамика растительности, нарушенные местообитания, виталитет, симбиоз

**DOI:** 10.31857/S0006813621010051

Более 90% семейств сосудистых растений формируют арбускулярную микоризу (АМ) с грибами подотдела *Glomeromycotina* отдела *Mycorrhizota* (Spatafora et al., 2016). Роль АМ в фитоценозе огромна, она может влиять как на рост и конкурентоспособность отдельных особей растений, так и на биоразнообразие и продуктивность всего растительного сообщества. Растения-микоризообразователи доминируют почти во всех экосистемах, за исключением некоторых сообществ ранних стадий первичных сукцессий, интенсивно возделываемых пахотных земель, сильно засоленных почв и почв с чрезвычайно низким содержанием фосфора, а также экстремально холодных областей (Örik et al., 2006; Lambers et al., 2008).

Интерес к изучению микоризных связей растений в сообществах восстановительных сукцес-

сий объясняется тем, что микоризные взаимодействия обуславливают способность растений к конкуренции и преодолению неблагоприятных эдафических условий (van der Heijden et al., 1998; Lambers et al., 2008). Таким образом, наличие микоризы может быть важным фактором, способствующим успешному освоению растениями свободных минеральных субстратов.

Микоризные симбионты могут существенно улучшить жизнеспособность растений-первопоселенцев, так как грибы поглощают питательные вещества даже из твердых неорганических частиц очень бедных почв. Наличие микоризы является важным фактором адаптации растений в условиях недостатка азота, фосфора и других элементов минерального питания, неблагоприятных водного и воздушного режимов, обедненности субстрата органическими формами углерода (Aikio, 2000;

Lukina, Ryazanova, 2012). Однако в пионерных сообществах часто доминируют виды, не образующие микоризного симбиоза: однолетники-эксплеренты из семейств Chenopodiaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae и Polygonaceae (Smith, Read, 2008). Показано, что пионерные виды растений по-разному восприимчивы к микоризному воздействию (Daft, Nicolson, 1974; Rydlová, Vosátka, 2001; Püschel et al., 2007). Низкое обилие растений, образующих микоризу на инициальной стадии сукцессии, отчасти связано с тем, что колонизация грибами проростков растений затруднена из-за отсутствия развитой мицелиальной сети, для поддержания функционирования которой необходимо наличие достаточно плотного и постоянного растительного покрова (van der Heijden et al., 2015). В пионерных сообществах растения сравнительно слабо взаимодействуют между собой, их надземные части не соприкасаются (конкуренция за свет отсутствует), хотя подземные органы могут перекрываться (но конкуренция за минеральное питание еще недостаточно интенсивна). Ф. Ривз с соавторами (Reeves et al., 1979) выдвигали гипотезу, что пионерные немикотрофные растения слабо конкурентоспособны и быстро замещаются видами, ассоциированными с грибами, как только инокулюм микоризных грибов попадает на зарастающий участок.

В зарастании антропогенно-нарушенных территорий, как и на начальных стадиях некоторых естественных сукцессий, активно участвуют немикоризные виды растений, а доля облигатных микотрофов оказывается пониженной (Veselkin, Betekhtina, 2011), но с течением сукцессии ситуация обычно меняется на противоположную (Allen, 1988; Gemma, Koske, 1990; Cázares et al., 2005). Конкурентные взаимоотношения между растениями с развитием фитоценоза усиливаются, первыми из него выпадают немикотрофные виды-эксплеренты и факультативные микотрофы, которые можно считать низко специализированными видами. На более поздних этапах сукцессии условия стабилизируются, что выражается в близком соотношении видов разного микоризного статуса. В работах Д.В. Веселкина с соавторами (Veselkin, Betekhtina, 2011; Veselkin, 2012a, b; Veselkin et al., 2015) было показано, что по мере приближения сукцессионных сообществ по составу и структуре к зональным, в них возрастает участие облигатно микоризных видов и, соответственно, снижается доли факультативно микоризных и немикоризных видов. Такие данные подводят к выводу о том, что АМ грибы, вероятно, способствуют ходу сукцессии, но до сих пор прямых доказательств такой их роли в природных экосистемах очень мало (Smith, Read, 2008).

АМ-симбионты потенциально могут влиять на распределение ресурсов в растении-хозяине, что в свою очередь отражается на развитии надзем-

ных частей растений (и на их взаимодействии с другими видами сообщества). При положительном влиянии АМ на надземную биомассу растений (Wolfe et al., 2005) особи лучше развиваются, имеют более высокий виталитет и могут с большей вероятностью стать доминантами или содоминантами в сообществах.

Целью нашей работы было выяснение роли арбускулярной микоризы как фактора, способного улучшить жизненность и ценотический статус видов в растительных сообществах разных стадий восстановительной сукцессии.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проведен в первой половине июля 2018 и 2019 гг. на двух разновозрастных песчаных карьерах, расположенных во Всеволожском районе Ленинградской области. Карьер Калелово приостановил свою работу в декабре 2018 г. А.О. Горбуновой были описаны пионерные растительные сообщества (пионерная стадия), сообщества с преобладанием злаков (злаковая стадия) и сообщества с подростом деревьев и кустарников (кустарниковая стадия). Все они были приурочены к донным участкам карьера с умеренным увлажнением. Формирование растительности шло по типу первичной сукцессии.

Песчаный карьер Кузьмоллово закончил работу в 2013 г. На нем описаны сообщества злаковой и более поздних стадий сукцессии, включая лесную стадию. Сообщества последней встречались в периферической части карьера, где мелколесные заросли *Alnus incana*<sup>1</sup> формировались на вскрыше, содержащей перемещенную почву и зачатки растений, так что сукцессия на этих участках шла по типу вторичной.

В сообществах разных стадий восстановительной сукцессии, на участках с относительно однородным растительным покровом были заложены пробные площади 5 × 5 м (Sumina, 2013). Все они размещались на ровных поверхностях (Калелово) или уклонах крутизной не более 25° (Кузьмоллово). Всего было описано 17 площадей: 7 — для пионерной стадии, 4 — для злаковой, 4 — для кустарниковой и 2 — для лесной, сообщества которой встречаются редко. Сообщества пионерной стадии были слабо сомкнуты, общее проективное покрытие (ОПП) не превышало 20%. На злаковой стадии в сообществах, преимущественно образованных травами, господствовали злаки. На кустарниковой — верхний ярус сообществ был образован кустарниками и подростом деревьев. Заключительная —

<sup>1</sup> Авторы видов указаны в таблице 1. Названия видов сосу-  
дистых растений приведены по базе International Plant  
Names Index (IPNI); мхов — по “The Plant List”  
(<http://www.theplantlist.org>).

**Таблица 1.** Основные характеристики сообществ разных стадий сукцессии (фрагмент сводной таблицы описаний пробных площадок)  
**Table 1.** The main characteristics of plant communities of different stages of succession (part of the table with relevés of the studied plots)

Название карьера/Quarry name	Калелово Kalelovo			Ку Ku	Кузьмолово Kuzmolovo			Ка Ka	Кузьмолово Kuzmolovo	Лс Ls								
	Пс	Пс	Пс		Пс	Пс	Пс				Кс	Кс						
Стадия сукцессии/Stage of succession	Пс	Пс	Пс	Пс	Зс	Зс	Зс	Кс	Кс	Лс								
Номер площадки/Plot number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Общее проективное покрытие, % Total cover, %	1	4	5	7	15	17	7	40	60	60	85	80	60	85	70	80	95	
Сомкнутость крон древесного яруса, % Density of tree stand canopy, %	-	<1	<1	-	-	<1	3	<1	4	4	1	10	40	60	45	80	25	
ПП травяного яруса, % Coverage of grass layer, %	1	4	1	7	13	17	2	30	37	51	80	2	3	17	27	70	87	
ПП мохового яруса, % Coverage of moss layer, %	-	-	4	<1	5	<1	2	10	20	20	45	75	23	35	2	15	45	
Число видов трав Number of herbaceous species	10	6	9	11	9	20	20	12	17	24	32	15	6	15	32	23	26	
Число видов древесных Number of tree species	0	2	1	0	0	1	7	2	5	3	2	6	7	8	2	7	3	
Число видов мхов Number of moss species	0	0	3	1	3	2	2	1	1	3	4	2	6	3	4	3	2	
Общее число видов Total number of species	10	8	13	12	12	23	29	15	23	30	38	23	19	26	38	33	31	
<b>Травы, в том числе: Herbs and grasses, including: модельные виды/model species</b>																		
<i>Tussilago farfara</i> L.	++	++	+r		3	3	++	++	++		+1		++	2	+1			
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	++	3	++			4	+1	++	1	5	3	++	+1	3	++	1		
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.			+1		2	1	++	3	3	+r	20	++	+1	8	5	45	++	
<i>Agrostis capillaris</i> L.			++	++	7	5	++	23	20	4	25	++	+1	6	13	++	++	
<i>Artemisia vulgaris</i> L.						3	++	+1	5	1	++			+1	++	+1	3	
<b>виды с максимальным ПП в описании: species with the highest percentage cover in relevé:</b>																		
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	+r		++	2		++			+1						2		+1	++
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth					3			3	25		++							
<i>Chenopodium album</i> L.				3							++							++
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.							+1				1							++

Таблица 1. Окончание

Название карьера/Quarry name	Калелово Kalelovo			Ку Ku	Калелово Kalelovo			Кузьмолово Kuzmolovo			Ка Ka	Кузьмолово Kuzmolovo	
	Пс	Пс	Пс		Пс	Пс	Пс	Зс	Зс	Зс			Кс
<i>Stellaria holostea</i> L.				Пс				Зс				Лс	40
<b>Деревья и кустарники:</b> <b>Trees and shrubs:</b>													
<i>Betula pendula</i> Roth/ <i>Betula pubescens</i> Ehrh.				1	++	++		3					
<i>Pinus sylvestris</i> L.				++				++					
<i>Salix caprea</i> L.				+1				+1	4				4
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.								++					3
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench				1				++	++				80
<i>Populus tremula</i> L.				+r				++					23
<i>Rubus idaeus</i> L.													4
<i>Sorbus aucuparia</i> L.													3
<i>Sambucus racemosa</i> L.													4
<b>Мхи:/Mosses:</b>													
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.					++	++	2	++	10	20			1
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.				4			3	++	1				1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.													
<i>Bryum lonchocaulon</i> Müll. Hal.													
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.													
<i>Oxurhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske													
<i>Sciuro-hyrrnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov et Huttunen													
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.													
<i>Rhyidiastrum squarrosum</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova													

**Примечание.** стадии сукцессии: Пс – пионерная, Зс – злаковая, Кс – кустарниковая, Лс – лесная. Название карьера:

Ку – Кузьмолово, Ка – Калелово.

**Note.** Succession stages: Пс – pioneer, Зс – grassy, Кс – shrubby, Лс – forest. Quarry Names: Ку – Kuzmolovo, Ка – Kalelovo.

лесная стадия – была представлена молодняками лесного типа растительности.

В ходе геоботанического описания отмечали физиономические и другие характеристики сообщества: аспект, максимальную и господствующую высоту растений каждого яруса, характер размещения растений по площади, ОПП растительности (в процентах), проективное покрытие (ПП) по группам (травы, кустарники, деревья, мхи и лишайники), видовой состав и покрытие каждого вида. При ПП вида менее 1% использовали модифицированные (Barkman, 1991) оценки шкалы обилия-покрытия Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1978): “+r” – 1–2 особи на пробную площадь, “++” – несколько особей, “+1” – до 100 особей, занимающих менее 1% площади.

На большинстве пробных площадей (5 – пионерной стадии, 3 – злаковой, 3 – кустарниковой и 2 – лесной) и на участке незадернованного голого грунта делали почвенные прикопки и отбирали пробы с глубин 5 и 20 см, подстилку или опад (при наличии). Почвенные образцы высушивали и в камеральный период определяли кислотность (рН в солевом растворе KCl, GOST 26483-85, 1985), содержание органического вещества (GOST 26213-91, 1993), общего азота (GOST 26107-84, 1984) и доступного фосфора (GOST P 54650-2011, 2013).

Пять видов травянистых растений (*Agrostis capillaris*, *Artemisia vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Tussilago farfara*), согласно литературным данным (Wang, Qiu, 2006; Akhmetzhanova et al., 2012) образующих АМ, были избраны в качестве модельных. Они присутствовали в сообществах практически всех стадий сукцессии и встречались на пробных площадях в числе более 5 особей. По каждому модельному виду все данные собирали в 10 сообществах, где он был наиболее обилен.

Оценка ценотического статуса модельных видов дана по шкале господства (Ipatov, Mirin, 2008) на основании их относительного покрытия. Относительное покрытие (ОП) вида выражается в процентах от общего проективного покрытия яруса. Шкала включает следующие классы: вид присутствует (ОП < 1%), является редким (ОП = 1–5%) или “наполнителем” (ОП = 5%–1/3), согосподствует (ОП = 1/3–2/3), господствует (ОП = 2/3 и более), где 1/3 и 2/3 – доля от общего проективного покрытия травяного яруса.

Для определения жизненности (виталитета)<sup>2</sup> использовали шкалу Ж. Браун-Бланке и И. Павийяра, дополненную А.А. Гроссгеймом (Westhoff,

<sup>2</sup> Жизненность и виталитет считаем синонимами, как это дано в Словаре понятий и терминов современной фитоценологии (Mirkin et al., 1989).

van der Maarel, 1978), включающую следующие балльные оценки: 1 – прорастание, отсутствие у особи развития вегетативных органов; 2 – особи ослаблены, недостаточно вегетативно развиты и не проходят полностью весь жизненный цикл; 3 – особи хорошо вегетативно развиты, но не проходят весь жизненный цикл; 4 – вегетативное развитие хорошее, цветение и плодоношение обильное; 5 – пышное развитие и повышенные плодоношение и цветение.

Для оценки степени микоризации растений собирали особи модельных видов: объем выборки для каждого из них составлял не менее 5 особей с пробной площади. Для каждой особи отмечали высоту, балл виталитета и дополнительные сведения (например, присутствие фитофагов). При сборе материала предпочтение отдавали особям, соответствующим состоянию большинства растений данного вида в сообществе, как правило, это были экземпляры (у корневищных видов – парциальные побеги), находящиеся в стадии цветения/плодоношения. При отсутствии таковых (например, у *Tussilago farfara*, цветущей ранней весной) собирали хорошо развитые вегетирующие парциальные побеги.

У собранных растений в свежем состоянии отделяли корни и помещали в крафт-пакеты на просушку. После высушивания отбирали тонкие неодревесневшие корни на анализ.

При подготовке микропрепаратов микоризованных корней пользовались методикой мацерации и окрашивания корней растений в трипановом синем (Phillips, Hayman, 1970). Мацерация проводилась в 10% КОН на водяной бане в течение 1 часа. Для окрашивания применяли смесь из 10% раствора молочной кислоты, глицерина, дистиллированной воды и красителя “трипановый синий” в соотношениях 62 мл: 62 мл: 875 мл: 0.3 г – соответственно.

Для расчета показателей микоризации использовали метод световой микроскопии, предложенный А. Trouvelot (Trouvelot et al., 1986). У 5 особей каждого вида брали усредненную выборку из фрагментов корней длиной около 1 см. От 50 до 80 таких фрагментов плотно укладывали на покрытое глицерином предметное стекло и накрывали другим предметным стеклом. Так подготавливали 3 предметных стекла. На каждом предметном стекле исследовали 100 полей зрения, визуально определяя процент корня (как объем, спроецированный на площадь), занятый структурами АМ грибов. Баллы присваивали трем классам степени обилия структур АМ:

1) класс степени микоризации (от 1 до 5 баллов): 1 – 0–1% микоризы в корне, 2 – 2–10%, 3 – 11–50%, 4 – 51–90%, 5 – 91–100%;

2) класс степени обилия арбускул (от 1 до 3 баллов): 1 – 1–20% арбускул в микоризованной ча-

сти корня (обычно 1–4 арбускулы), 2 – 21–80%, 3 – 81–100%;

3) класс степени обилия везикул (от 1 до 3 баллов): 1 – 1–20% везикул в микоризованной части корня (обычно 1–4 везикулы), 2 – 21–80%, 3 – 81–100%.

Балльные оценки заносили в компьютерную программу вычисления индексов микоризации корней растений на базе Microsoft Excel (Vorobiev et al., 2016) и по формулам, приведенным в литературе (Trouvelot et al., 1986; Mycorrhiza Manual, 2001; Yurkov et al., 2010; Yurkov, Semenov, 2019), делали расчет следующих параметров микоризации:

встречаемость микоризной инфекции в исследуемых фрагментах корней (F, %);

интенсивность микоризной инфекции во всех исследованных фрагментах корней (M, %);

интенсивность микоризной инфекции в микоризованных фрагментах корней (m, %);

обилие арбускул во всех исследованных фрагментах корней (A, %);

обилие везикул во всех исследованных фрагментах корней (V, %).

Статистический анализ проведен в программе Microsoft Excel 2016 с помощью пакета Real Statistics. Проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), различия в параметрах микоризации на разных стадиях сукцессии сравнивали, используя критерий достоверно значимой разности Тьюки ( $P < 0.05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Стадии восстановительной сукцессии

**Пионерная стадия.** Сообщества начала сукцессии разнообразны, поэтому описаны на большем числе пробных площадей (далее – площадки), которые располагались преимущественно на карьере Калелово, где сделано 6 описаний (табл. 1, № 1–6) на участках с сомкнутостью растительности от 1 до 17%. На 4 площадках ОПП не превышало 7%, общее число видов – 8–13. Первыми на песчаном субстрате карьера поселяются растения, как правило, не образующие микоризный симбиоз (*Galeopsis tetrahit*, *Chenopodium album*, *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke и др.). В слабосомкнутых пионерных сообществах наибольшее ПП (никогда не превышавшее 3%) имели травы: два однолетника *Chenopodium album* и *Galeopsis tetrahit* или один из трех видов – *Alopecurus aequalis* Sobol., *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*. В последнем случае в сообществе с покрытием 4% встречался мох *Ceratodon purpureus*.

На двух площадках, где ОПП было выше (15–17%), общее число видов различалось почти вдвое: 12 и 23. В обоих сообществах максимальное

ПП было у *Agrostis capillaris* (5–7%), с покрытием более 1% встречались *Tussilago farfara* (3%) и *Deschampsia cespitosa* (1–2%). Кроме них в сообществе с большим числом видов значимое ПП имели *Chamaenerion angustifolium* (4%) и *Artemisia vulgaris* (3%).

На карьере Кузьмолово описана одна площадка (табл. 1, № 7) со слабосомкнутой растительностью (ОПП 7%) и общим числом видов – 29, причем ПП каждого вида не превышало 1%. Наиболее обильны были: *Betula pubescens* (1%), *Alnus incana* (1%), *Salix caprea* (+1), *Chamaenerion angustifolium* (+1), *Luzula multiflora* (+1), а также мхи *Ceratodon purpureus* (1%) и *Polytrichum commune* (1%).

В целом для пионерных сообществ характерно участие трав, растущих на значительном удалении друг от друга и не образующих единого яруса. Высота их варьирует от 2 до 90 см. Немногие виды древесных представлены отдельными всходами и редким подростом, его господствующая высота у большинства деревьев составляла 15 см, у подростка березы – 30 см. Напочвенный ярус не выражен, так как покрытие мхов нигде не превышало 5%.

Грунты на глубинах 5 и 20 см характеризуются кислой реакцией: pH солевой (pH<sub>KCl</sub>) 4.48–4.86 и 4.27–5.26, соответственно (табл. 2); низким уровнем содержания общего углерода, азота и отчасти – фосфора (сравнительно большее количество последнего отмечено на площадке № 7 в Кузьмолово).

В пионерных сообществах встречаются все модельные виды: *Tussilago farfara* (отмечен на 6 площадках из 7 с ПП от +г до 3%), *Chamaenerion angustifolium* (на 5 площадках, ПП ++ – 4%), *Agrostis capillaris* (на 5 площадках, ПП ++ – 7%), *Deschampsia cespitosa* (на 4 площадках, ПП ++ – 2%), *Artemisia vulgaris* (на 2 площадках, ПП ++ – 3%).

**Злаковая стадия.** Сообщества второй стадии сукцессии описаны на 4 площадках в карьерах Калелово (табл. 1, № 8–9) и Кузьмолово (табл. 1, № 10–11). В Калелово ОПП растительности составляло 40 и 60%, общее число видов – 15 и 23. В сообществах доминировал *Agrostis capillaris* (20–23%), в напочвенном покрове – *Pogonatum urnigerum* (10–20%). ПП прочих видов не превышало 5%. В Кузьмолово на площадках сомкнутость растительности и общее число видов были больше: 60 и 85%; 30 и 38, соответственно. В одном сообществе доминировали *Calamagrostis epigeios* (25%) и мхи *Ceratodon purpureus* (15%) и *Polytrichum commune* (10%). В другом – *Agrostis capillaris* (25%), *Deschampsia cespitosa* (20%) и мхи *Oxyrrhynchium hians* (25%) и *Ceratodon purpureus* (10%).

В сообществах данной стадии преобладают злаки. Увеличиваются господствующая высота растений (до 30–50 см) и покрытие мхов; травя-

**Таблица 2.** Агрохимические характеристики грунтов пробных площадок  
**Table 2.** Agrochemical characteristics of grounds on studied plots

Название карьера Name of quarry	Стадия сукцессии Stage of succession	№ площадки Plot number	pH <sub>KCl</sub>		Р подвижный в P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , мг/100 г Mobile P in P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , mg/100 g		С общий, % Total C, %		N общий, % Total N, %	
			5 см/5 см	20 см/20 см	5 см/5 см	20 см/20 см	5 см/5 см	20 см/20 см	5 см/5 см	20 см/20 см
Калелово Kalelovo	Голый грунт Bare ground	0	4.37	4.04	7.5	6.3	0.065	0.076	0.020	0.024
	Пс	1	4.67	4.88	4.0	4.5	0.153	0.117	0.029	0.027
	Пс	3	4.73	5.26	6.1	3.7	0.071	0.078	0.025	0.030
	Пс	4	4.86	5.21	4.5	4.6	0.086	0.030	0.028	0.029
	Пс	6	4.51	4.27	4.4	10.5	0.064	0.078	0.026	0.029
	Пс	7	4.48	4.57	21.5	19.7	0.170	0.100	0.051	0.048
Кузьмолово Kuzmolovo	Зс	8	4.11	4.65	9.4	5.7	0.203	0.170	0.030	0.026
	Зс	10	4.31	4.31	15.1	14.0	0.320	0.750	0.063	0.100
	Зс	11	4.17	4.24	24.5	51.7	1.570	1.230	0.156	0.146
Кузьмолово Kuzmolovo	Кс	12	4.34	4.80	15.8	19.6	0.160	0.100	0.049	0.024
	Кс	13*	2.83	2.55	13.0	42.2	0.370	0.360	0.065	0.063
	Кс	14**	3.70	3.77	8.0	9.5	0.260	0.180	0.065	0.056
	Лс	16	3.61	3.70	7.9	6.1	1.270	0.770	0.147	0.104
Лс	17	3.95	3.84	6.5	6.4	1.460	1.850	0.192	0.207	

**Примечание.** \* Подстилка: рН = 3.31, Р = 9.5 мг/100 г, С = 3.420%, N = 0.249%.

\*\* Подстилка: рН = 4.95, Р = 9.0 мг/100 г, С = 11.720%, N = 0.852%.

Остальные обозначения как в таблице 1.

**Note.** \* Litter: рН = 3.31, Р = 9.5 мг/100 г, С = 3.420%, N = 0.249%.

\*\* Litter: рН = 4.95, Р = 9.0 мг/100 г, С = 11.720%, N = 0.852%.

For the other designations see Table 1.

ной и моховой ярусы частично перекрываются. На карьере Калелово травяной ярус сообществ еще фрагментарен, подъярусы не выражены, тогда как в Кузьмолово выделяются 3 подъяруса: высотой от 56 до 110 см (*Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis capillaris*); от 31 до 55 см (*Artemisia vulgaris*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lathyrus pratensis* L.), от 2 до 30 см (*Achillea millefolium* L., *Equisetum arvense* L., *Tussilago farfara*). Древесно-кустарниковый подрост единичен.

Грунты на глубинах 5 и 20 см кислые:  $pH_{KCl}$  4.11–4.31 и 4.24–4.65, соответственно (табл. 2). Содержание общего углерода, азота и фосфора заметно выше в карьере Кузьмолово, для Калелово эти показатели мало отличаются от показателей пионерной стадии.

На злаковой стадии присутствуют все модельные виды. На всех площадках встречались *Agrostis capillaris* (ПП 4–25%), *Deschampsia cespitosa* (+г–20%), *Chamaenerion angustifolium* (++)–5%) и *Artemisia vulgaris* (++)–5%). На 3 площадках из 4 отмечен *Tussilago farfara* (++)–+1).

**Кустарниковая стадия.** Сообщества этой стадии описаны на 4 площадках (табл. 1, № 12–15), из которых 3 расположены на карьере Кузьмолово, и 1 – в Калелово. Во всех сообществах ОПП варьирует от 60 до 85%, общее число видов – от 19 до 38. В Кузьмолово верхний ярус состоит из подраста деревьев: *Alnus incana* (+1–25%), *Betula pendula* (2–17%), *Populus tremula* (5–15%), *Pinus sylvestris* (+1–5%), а также кустарников *Salix myrsinifolia* (2–15%) и *S. caprea* (+1–7%). Травяной ярус сообществ представлен слабо (ПП 2–17%), но значительно развит моховой покров (23–75%), в котором господствует *Ceratodon purpureus* (17–70%). Сообщество в Калелово отличается доминированием *Alnus incana* (45%), отсутствием других древесных пород, большим покрытием трав (27%), из которых преобладает *Agrostis capillaris*, и слабым развитием мохового покрова (2%).

В сообществах этой стадии верхний ярус образован подростом деревьев и немногих кустарников и имеет неодинаковую высоту на разных площадках. На двух из них он формирует полог со средней высотой 50 см (максимальная высота осины – 115 см, ольхи – 145 см). На других площадках средняя высота верхнего яруса 110 см (максимальная высота осины 350 см на одной площадке и 520 см – на второй). Верхний ярус во всех сообществах более сомкнут (10–60%), чем фрагментарный ярус трав (2–27%), высота которого варьирует от 2 до 120 см.

Грунты на глубинах 5 и 20 см – от сильно- до среднекислых:  $pH_{KCl}$  2.83–4.34 и 2.55–4.80, соответственно (табл. 2); содержание общего углерода и азота снижается по сравнению со злаковой стадией, так как эти элементы концентрируются в

основном в подстилке. Содержание общего фосфора на разных площадках сильно варьирует – примерно так же, как на злаковой стадии.

На всех площадках кустарниковой стадии встречались 3 модельных вида: *Agrostis capillaris* (++)–13%), *Deschampsia cespitosa* (++)–8%), *Chamaenerion angustifolium* (++)–3%). *Tussilago farfara* отмечена на трех площадках (++)–2%), *Artemisia vulgaris* – на двух (++)–+1).

**Лесная стадия.** Сообщества этой стадии встречаются редко, поэтому описаны на двух площадках (табл. 1, № 16–17), расположенных в краевой части карьера Кузьмолово. Здесь растительность формировалась на вскрыше, включавшей остатки старой дернины и почв, т.е. восстановление шло по типу вторичной сукцессии. Площадка № 16 располагается в ольшанике щучковом: сомкнутость крон 0.8, ПП травяного яруса – 70%, мохового – 15%; общее число видов – 33. В верхнем ярусе господствует *Alnus incana* (80%), в травяном – *Deschampsia cespitosa* (45%). Площадка № 17 описана на поляне среди более старых деревьев ольшаника звездчаткового: сомкнутость крон 0.3, ПП травяного яруса – 87%, мохового – 45%; общее число видов – 31. В травяном ярусе (господствующая высота 30–60 см) доминирует *Stellaria holostea* (40%), в моховом – *Oxyrrhynchium hians* (35%).

В ольшанике щучковом верхний ярус образуют молодые деревья *Alnus incana* высотой 10–15 м; в подлеске (высотой 50–210 см) встречаются *Salix caprea*, *S. myrsinifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa* и *Padus avium* Mill. На поляне в ольшанике звездчатковом верхний ярус образуют корневые отпрыски *Alnus incana* высотой 100–210 см. Травяной ярус обоих сообществ включает до 3 подъярусов: от 61 до 130 см (*Artemisia vulgaris*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Geum urbanum* L.), от 31 до 60 см (*Deschampsia cespitosa*, *Equisetum sylvaticum* L., *Hieracium umbellatum* L.), от 2 до 30 см (*Veronica chamaedrys* L., *Stellaria holostea*, *S. media* (L.) Vill).

Сильнокислые почвы на глубинах 5 и 20 см имеют  $pH_{KCl}$  3.61–3.95 и 3.70–3.84, соответственно (табл. 2), и заметно отличаются от почв кустарниковой стадии по содержанию общего углерода и азота, которое увеличивается в 2 и более раз. Содержание подвижного фосфора снижается практически до значений, наблюдаемых на пионерной стадии.

Из модельных растений на лесной стадии встречаются только 4: в обоих сообществах – *Agrostis capillaris* (++) и *Artemisia vulgaris* (+1–3%). *Deschampsia cespitosa* (45%) доминирует в одном из сообществ, вместе с ней участвует и *Chamaenerion angustifolium* (1%).

Таким образом, от стадии к стадии в сообществах увеличивается сомкнутость покрова, растет

число видов, усложняется вертикальная структура за счет развития верхних ярусов из подроста древесно-кустарниковых пород, а также формирования наземного мохового покрова. Если для сообществ пионерной стадии характерно значительное участие рудеральных и немикотрофных растений, то на злаковой стадии наблюдается снижение их ценотической роли и замещение сначала факультативно-микотрофными злаками, а затем — на кустарниковой стадии — древесными растениями, для которых характерны актинориза и эктомикориза. На лесной стадии развивается сомкнутый травостой из видов, обычных для лесных сообществ, а пионерные виды присутствуют лишь спорадически. Параллельно с развитием растительности почвы становятся более кислыми, увеличивается содержание в них общего углерода и азота. Особенно это заметно при сравнении с голым субстратом, полностью лишенным растительности (табл. 2).

#### Модельные виды на разных стадиях сукцессии

Если оценить общую встречаемость модельных видов на всех пробных площадях, они сформируют следующий ряд: *Agrostis capillaris* (88%), *Chamaenerion angustifolium* (82%), *Deschampsia cespitosa* (76%), *Tussilago farfara* (71%), *Artemisia vulgaris* (59%). Более точное представление об участии каждого из модельных видов в сообществах разных стадий дает таблица 1.

*Tussilago farfara* и *Chamaenerion angustifolium*, обычно первыми заселяющие свободный субстрат, встречаются и на следующих этапах сукцессии, но не достигают заметного обилия (их ПП не превосходит 5%). На лесной стадии *T. farfara* выпадает из состава сообществ.

*Tussilago farfara* обычно растет на эрозионных и антропогенно нарушенных участках (берега водоемов, склоны оврагов, оползни, свалки, пустыри и т.п.). Ценотическая роль этого вида в сукцессионном ряду исследованных сообществ незначительна и меняется мало. Исключение — пионерные более сомкнутые (ОПП 15–17%) сообщества в Калелово и наиболее сомкнутое (ОПП 85%) кустарниковое сообщество в Кузьмолово, где зафиксировано максимальное ПП вида, и он становится “наполнителем”.

*Chamaenerion angustifolium* — опушечно-лесной вид, который доминирует на пирогенных и иных нарушенных местообитаниях на ранних стадиях сукцессии, а в сукцессионно стабильных сообществах в течение долгого времени сохраняется с низким обилием (Broderick, 1990). В исследованных нами сообществах пионерной стадии *C. angustifolium* местами господствует, хотя в основном присутствует как “наполнитель” или “редкий”. В сообществах злаковой стадии ценотическая роль

вида снижается, так как он не может конкурировать с интенсивно развивающимися злаками. По мере разрастания древесного подроста и кустарников *C. angustifolium* сохраняет статус от “редко-го” до “наполнителя”.

Рудеральный вид *Artemisia vulgaris*, как и два вышеописанных модельных вида, встречается с небольшим ПП (не более 5%) на всех стадиях сукцессии, однако реже всего — на пионерной. На карьере Калелово *A. vulgaris* иногда становится “наполнителем” в сообществах пионерной и злаковой стадий.

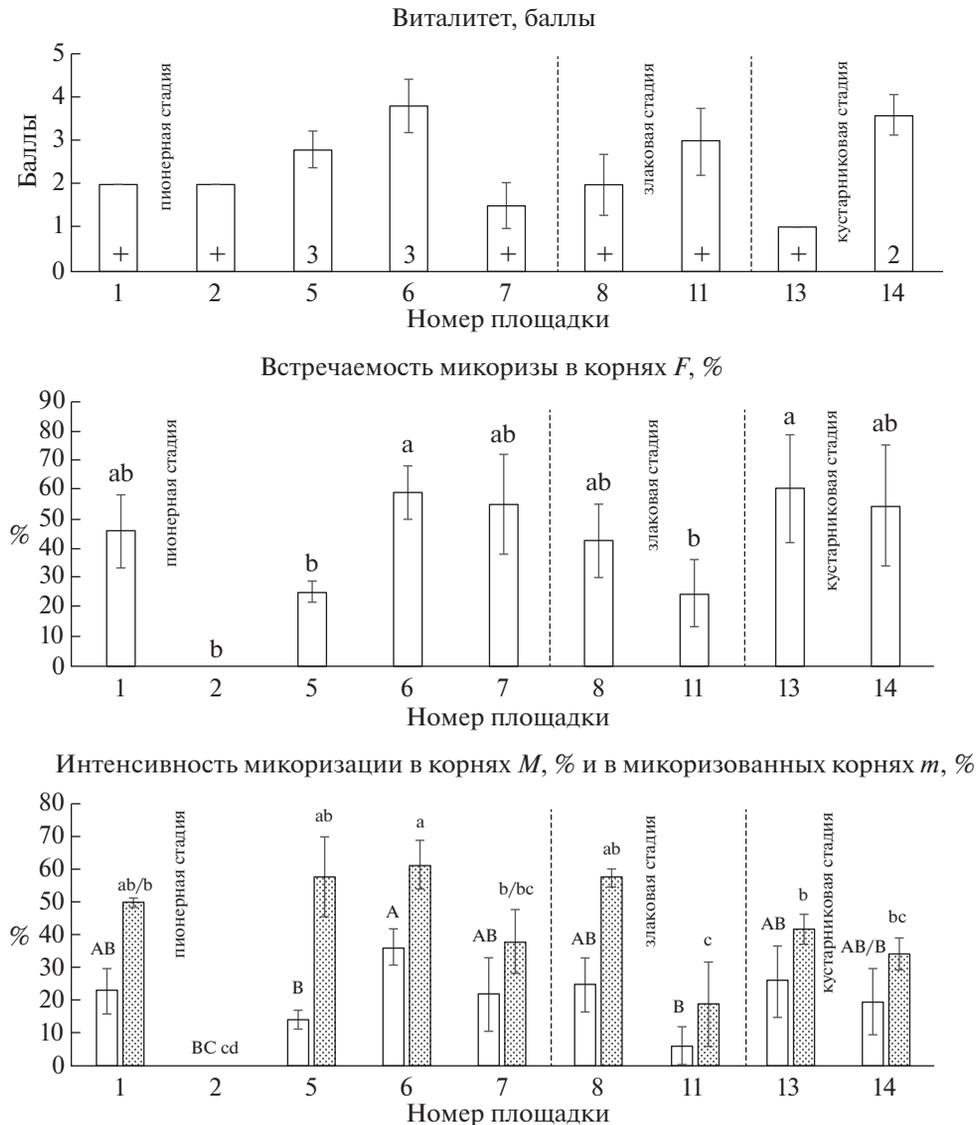
Злаки *Agrostis capillaris* и *Deschampsia cespitosa* появляются на пионерной стадии, достигают максимального ПП на следующей — злаковой — стадии, а затем снижают свое обилие в сообществах. *D. cespitosa* — вид влажных или заболоченных лугов и сыроватых лесов. В сообществах пионерной, злаковой и кустарниковой стадий на карьере Калелово он имеет ценотическую роль “наполнителя”. В ольшанике щучковом на лесной стадии *D. cespitosa* господствует в травяном покрове, высокое ПП объясняется экологическими особенностями вида, характерного как для луговых, так и для лесных сообществ (Dobonina, 2007), и, возможно, развитием ольшаника щучкового на материале вскрыши, богатом органикой и изначально содержавшем диаспоры растений.

*Agrostis capillaris* — вид лугов, опушек, песков и других местообитаний с бедными почвами. В некоторых пионерных сообществах на карьерах этот вид занимает положение согосподствующего. На злаковой стадии *A. capillaris* доминирует, лишь в одном случае (площадка № 10), уступая *Calamagrostis epigeios*. На кустарниковой стадии *A. capillaris* согосподствует или же становится “наполнителем” сообществ, на лесной — присутствует с ПП менее 1%.

#### Арбускулярная микориза и виталитет модельных видов

У *Tussilago farfara* не прослеживается четкого тренда изменения показателей микоризации по стадиям сукцессии<sup>3</sup> (рис. 1). На пионерной стадии встречаемость микоризы варьирует сильнее всего, от полного отсутствия гриба в корнях до высоких значений ( $F = 59 \pm 3.7\%$ ). Оба показателя интенсивности микоризации ( $M, m$ ) также сильно варьируют, как и встречаемость микоризы. Виталитет *T. farfara*, как правило, выше в тех сообществах, где вид имеет наибольшее покрытие (рис. 1). Максимальный виталитет отмечен на площадке № 6 (пионерная стадия). В этом же сообществе достоверно более высокие значения интенсивности микоризации корней ( $M = 36 \pm 2.2\%$ )

<sup>3</sup> Вид встречался не на всех стадиях, поэтому данные по нему собраны на 9 площадках.



**Рис. 1.** *Tussilago farfara*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы).

**Обозначения.** На графике виталитета в основании столбцов показано ПП вида в %, + означает ПП < 1%. На графиках интенсивности микоризации буквами a, b, A, B и т.д. обозначены группы значимо различающихся параметров согласно ANOVA и тесту Тьюки ( $P < 0.05$ ). Планки погрешностей соответствуют стандартному отклонению.

**Fig. 1.** *Tussilago farfara*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency (F), intensity of root mycorrhization (M, white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhized roots (m, gray columns).

**Footnote.** On the graph of vitality, the species cover (%) is shown at the base of columns; + indicates the cover less than 1%. On the other graphs, letters a, b, A, B etc. represent significant differences ( $P < 0.05$ ) using ANOVA and Tukey post-hoc tests. Bars represent  $\pm 1$  SD.

пионерная стадия – pioneer stage

злаковая стадия – grassy stage

кустарниковая стадия – shrubby stage

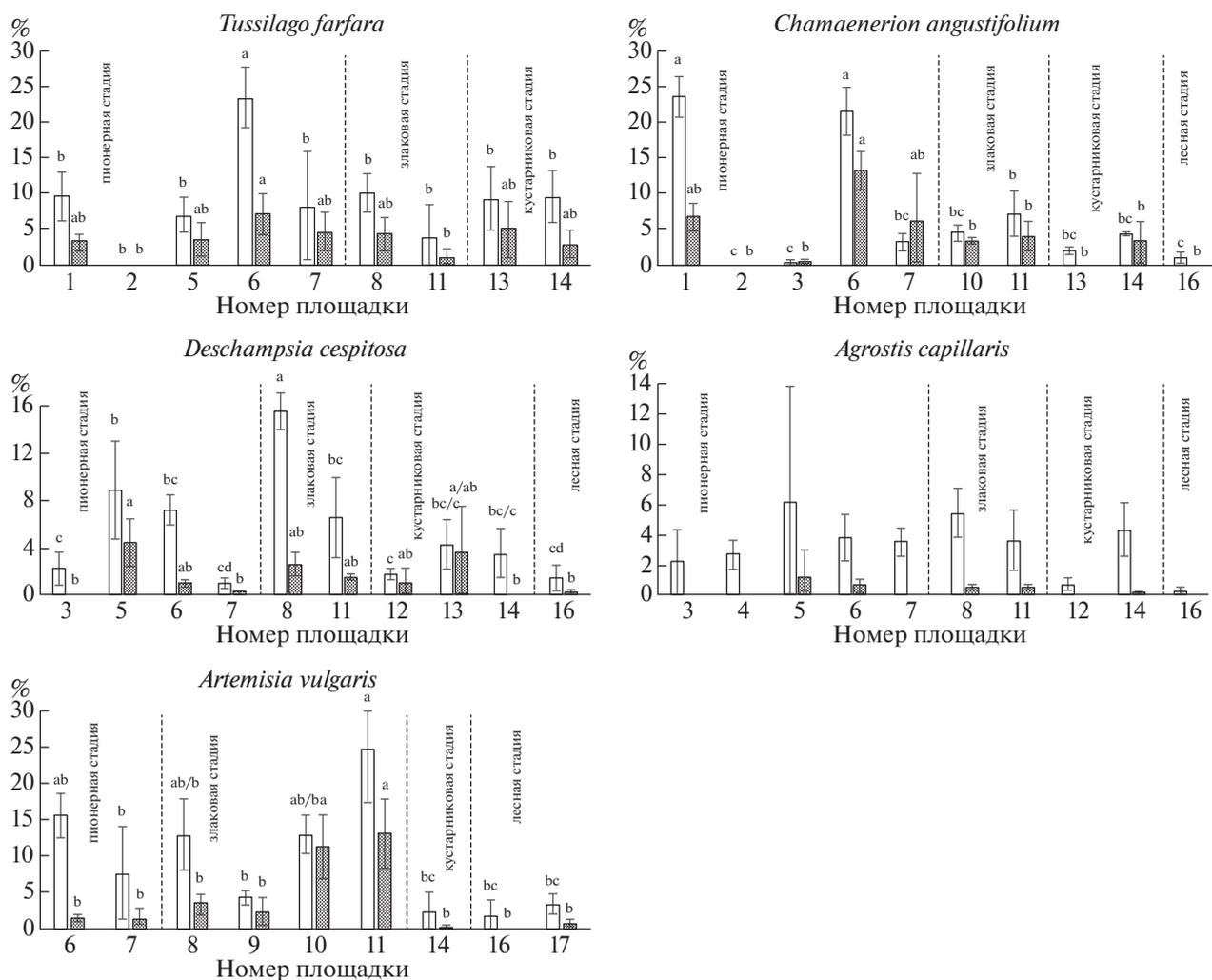
номер площадки – plot number

баллы – points of vitality

и обилие арбускул и везикул в корневой системе достоверно выше, чем во всех других сообществах ( $A = 23.4 \pm 1.7\%$ ;  $V = 7.1 \pm 1.2\%$ ). Особенностью развития АМ у данного вида в исследованных сообществах является то, что обилие арбускул все-

гда превышает обилие везикул в 2 раза и более (рис. 2).

Микоризация *Chamaenerion angustifolium* сильно варьирует на пионерной стадии (рис. 3), в сообществах которой наблюдается как минималь-



**Рис. 2.** Обилие (%) арбускул (белые столбцы) и везикул (серые столбцы) в корнях модельных видов

**Обозначения.** Буквами a, b и т.д. обозначены группы значимо различающихся параметров согласно ANOVA и тесту Тьюки ( $P < 0.05$ ). У *Agrostis capillaris* обилие арбускул и везикул в корнях достоверно не различается в разных сообществах. Планки погрешностей соответствуют стандартному отклонению.

**Fig. 2.** The abundance (%) of arbuscules (white columns) and vesicles (gray columns) in the roots of model plant species

**Footnote.** On the graphs letters a, b, c etc. represent significant differences ( $P < 0.05$ ) using ANOVA and Tukey post-hoc tests. The abundance of arbuscules and vesicles in roots of *Agrostis capillaris* does not differ significantly in all communities. Bars represent  $\pm 1$  SD.

лесная стадия – forest stage

For other designations see the footnote to Fig. 1.

ная ( $F = 1.1 \pm 1.1\%$ ), так и максимальная ( $F = 66 \pm \pm 1.1\%$ ) встречаемость микоризы. На злаковой и кустарниковой стадиях встречаемость АМ несколько ниже, на лесной стадии – достоверно ниже, чем в пионерном сообществе на площадке № 6, где этот показатель максимален. Интенсивность микоризации (M, m), так же как встречаемость, сильно варьирует на начальной стадии, причем M на всех последующих стадиях достоверно ниже, чем показатели, отмеченные в пионерных сообществах на площадках № 1 и № 6. На этих же площадках отмечено максимальное оби-

лие арбускул ( $A = 23.6 \pm 1.7\%$  и  $21.5 \pm 1.9\%$ , соответственно) и везикул ( $V = 13.3 \pm 1.5\%$  на площадке № 6), достоверно отличающееся от показателей сообществ других стадий (рис. 2).

Виталитет *C. angustifolium* наиболее высок в сообществах, где вид имеет проективное покрытие более 1% и максимален на злаковой стадии (рис. 3). Интересно, что на площадке № 1 проективное покрытие и виталитет *Chamaenerion angustifolium* незначительны, оба эти показателя не достигают максимальных значений и на площадке № 6.

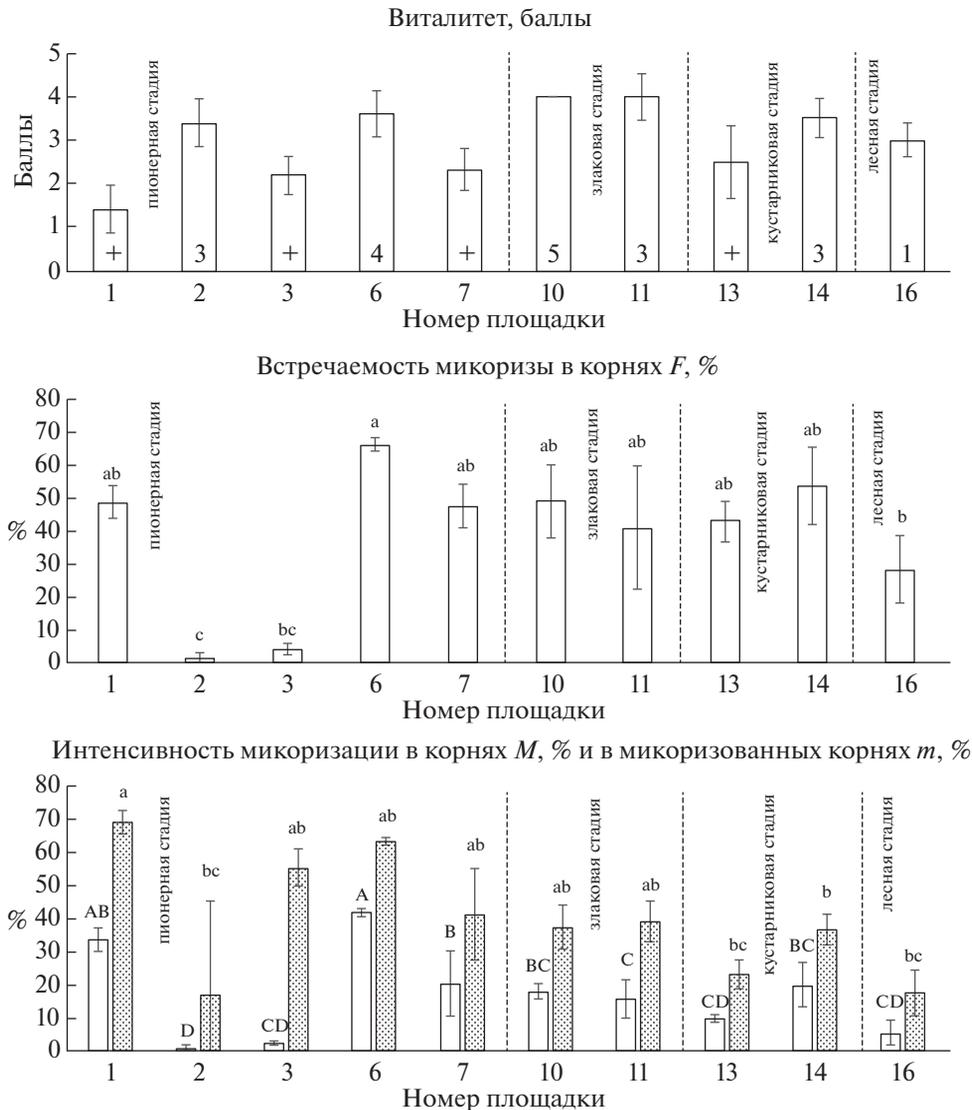


Рис. 3. *Chamaenerion angustifolium*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы). Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 3. *Chamaenerion angustifolium*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhizal roots (gray columns).

лесная стадия – forest stage

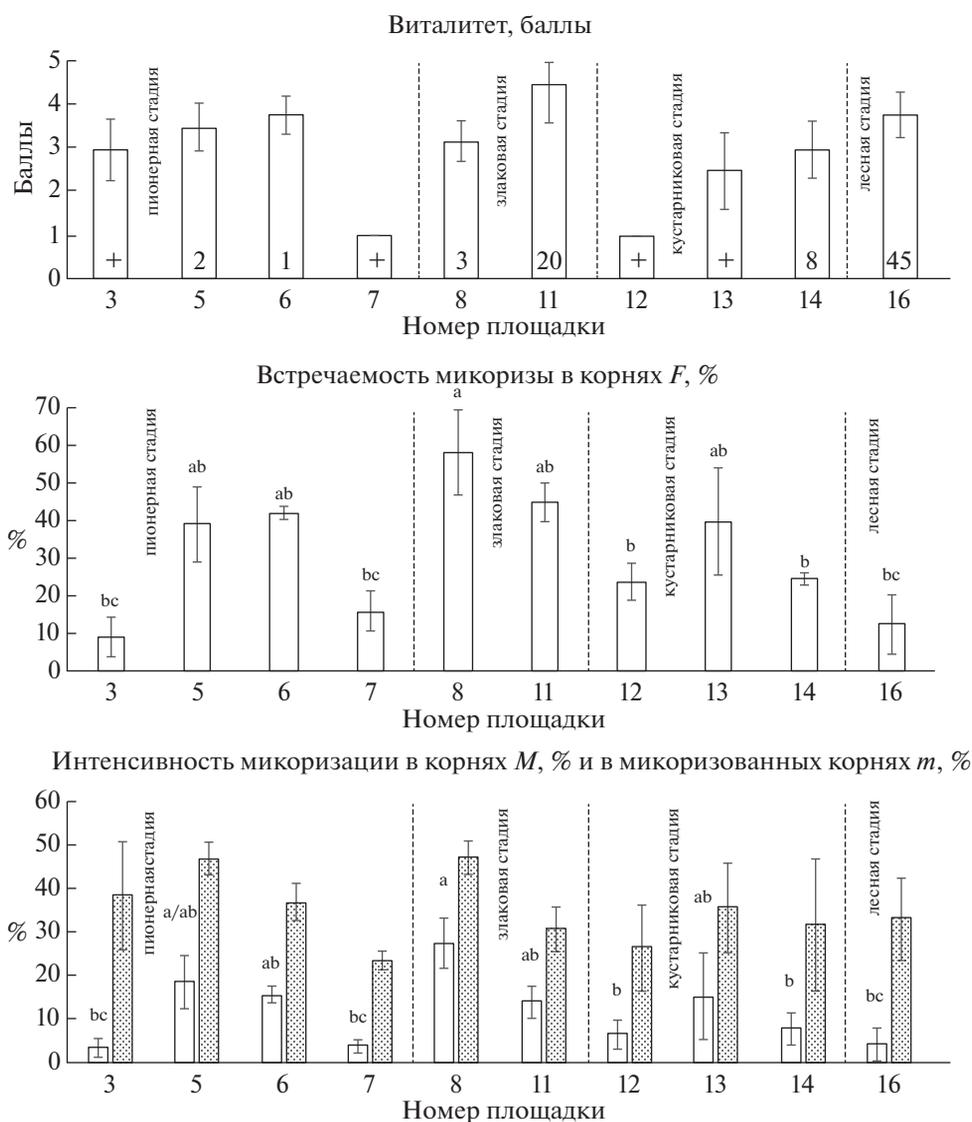
For other designations see the footnote to Fig. 1.

В сообществах лесной стадии вид представлен редкими вегетирующими особями.

Очень низкая встречаемость АМ в корнях *Chamaenerion angustifolium* и *Tussilago farfara* в пионерном сообществе на площадке № 2, вероятно, объясняется отсутствием в грунте пропагул АМ-грибов. На площадке № 3, расположенной неподалеку, немногочисленные пропагулы образовали лишь слабую микоризу с *C. angustifolium*. Данные публикаций свидетельствуют о том, что АМ-колонизация у данного вида в условиях сукцессии очень вариабельна: в интервале от 0 до 60% (Allen, 1988; Chapin, 1995), что связано с неравномерностью

распределения грибных пропагул и, возможно, генетической изменчивостью растений по способности ассоциироваться с АМ-грибами (Wolfe et al., 2005).

Для *Deschampsia cespitosa* характерен облигатный симбиоз с АМ-грибами (Mejstrik, 1972). Однако у этого вида наблюдается сильный разброс всех показателей микоризации в пределах каждой из стадий сукцессии (рис. 4). Так, в сообществах пионерной стадии встречаемость микоризы варьирует от низких ( $F = 9 \pm 3.1\%$ ) до высоких значений ( $F = 42.1 \pm 1\%$ ). Максимум встречаемости АМ ( $F = 58.3 \pm 6.5\%$ ), достоверно отличаю-



**Рис. 4.** *Deschampsia cespitosa*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы). Обозначения см. на рис. 1.

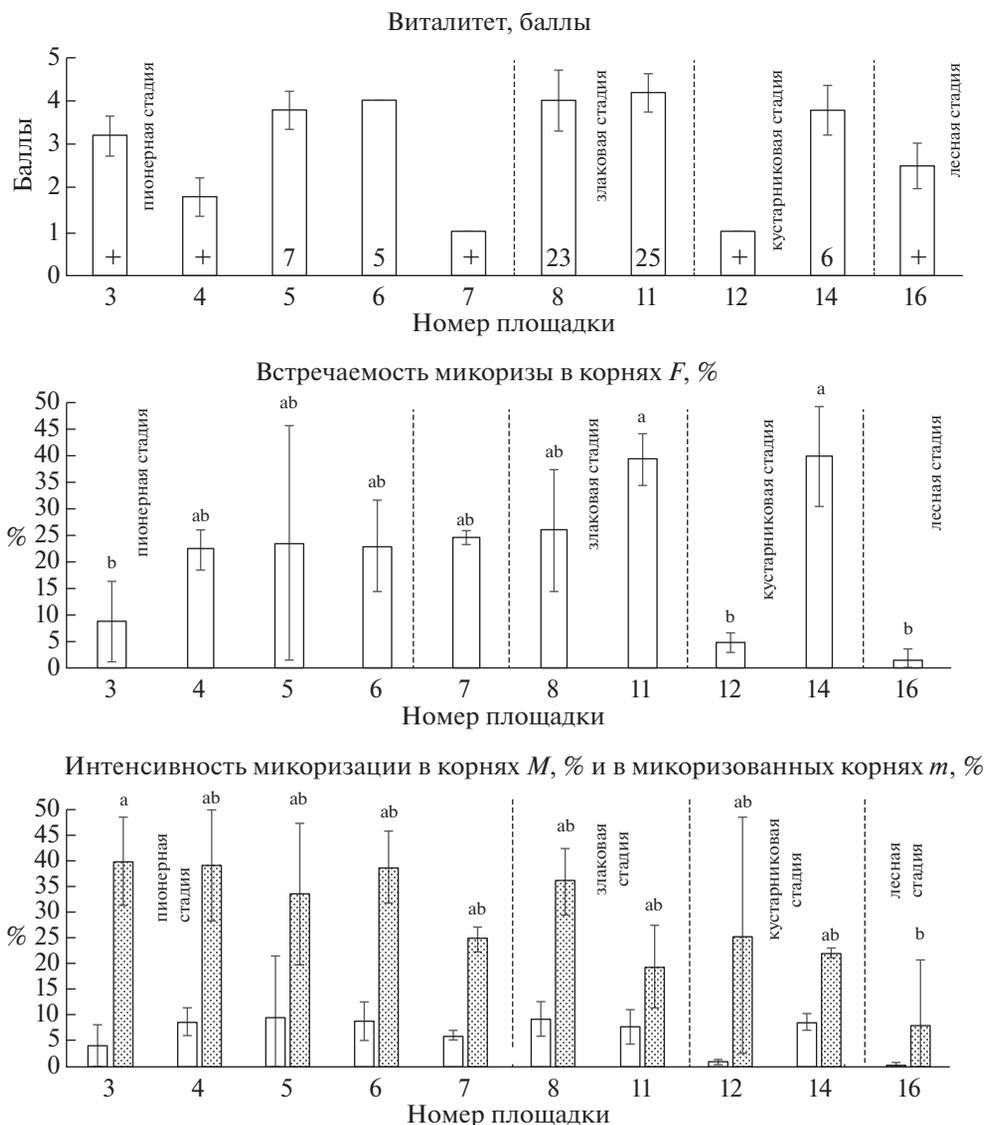
**Fig. 4.** *Deschampsia cespitosa*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhizal roots (gray columns).

See the footnotes to Figs. 1 and 3.

щийся от значений на большинстве площадок других стадий, отмечен в сообществе злаковой стадии (площадка № 8). Здесь же зафиксировано максимальное обилие арбускул ( $A = 15.5 \pm 0.9$ ), достоверно отличное от других сообществ (рис. 2). Интенсивность микоризации корней *D. cespitosa* (M) показывает сходную со встречаемостью динимику от стадии к стадии, в то время как интенсивность микоризации в микоризованных фрагментах корней (m) достоверно не различается в разных сообществах. Обилие арбускул и везикул у *D. cespitosa* ниже, чем у двух ранее описанных видов. Виталитет варьирует в пределах каждой стадии, причем лучшие показатели соответствуют

злаковой и лесной стадиям (рис. 4). Однако на площадке № 8, для которой характерна максимальная (по показателям встречаемости и интенсивности) микоризация корней *D. cespitosa*, отмечен худший виталитет и наименьшее проективное покрытие вида среди сообществ злаковой стадии. На кустарниковой стадии обилие и виталитет *D. cespitosa* несколько снижаются, а в лесном сообществе ольшаника на площадке № 16 повышаются: вид доминирует в травяном покрове (45%) и формирует маломощные дерновины, обильно развивающие генеративные побеги.

У *Agrostis capillaris* встречаемость АМ заметно варьирует в пределах пионерной и кустарниковой



**Рис. 5.** *Agrostis capillaris*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы).

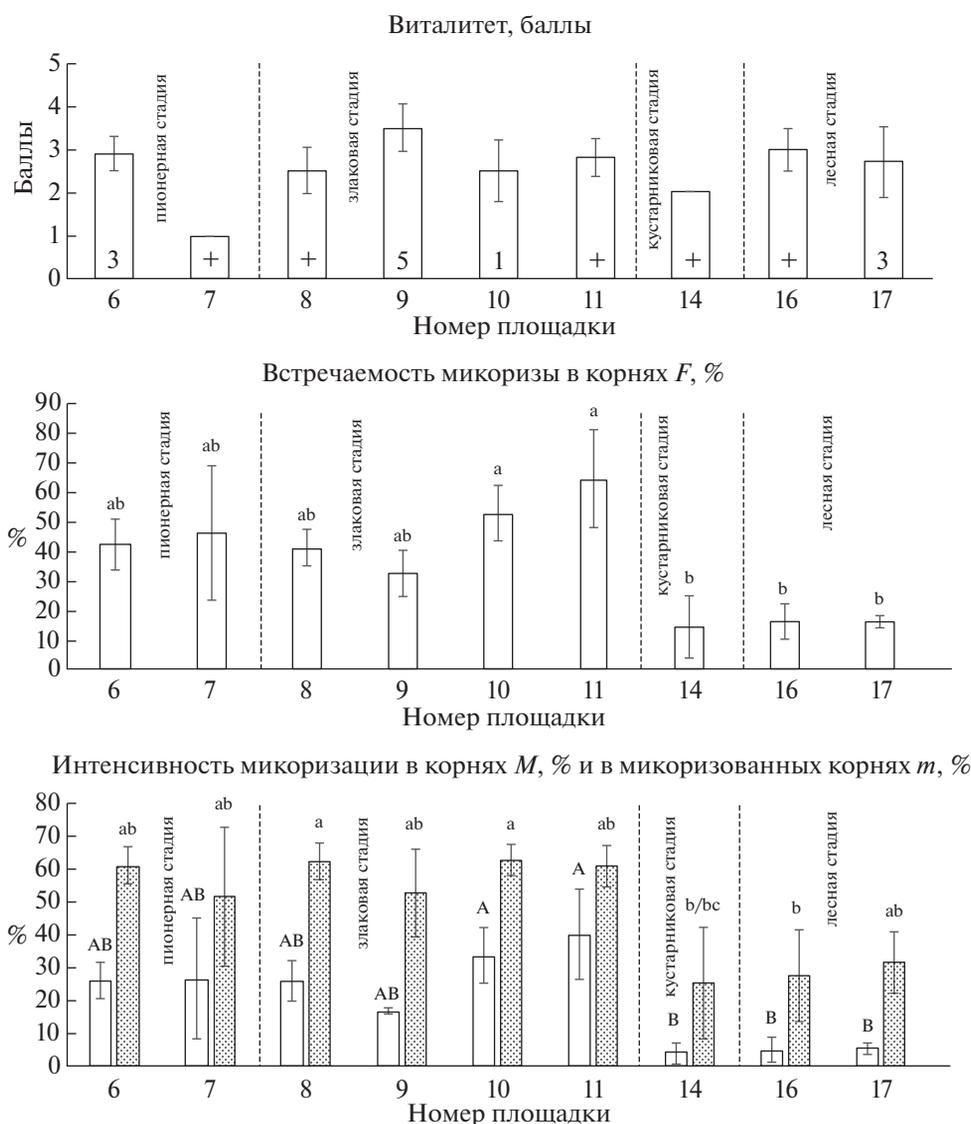
Обозначения см. на рис. 1.

**Fig. 5.** *Agrostis capillaris*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhizal roots (gray columns).

See the footnotes to Figs. 1 and 3.

стадий сукцессии (рис. 5). Минимальное значение встречаемости микоризы отмечено в лесном сообществе ( $F = 1.3 \pm 1.3\%$ ), а максимальные ( $F = 39.3 \pm 2.8\%$  и  $39.6 \pm 5.4\%$ ) – в сообществах злаковой (площадка № 11) и кустарниковой (площадка № 14) стадий, соответственно. Интенсивность микоризации корней (M) невелика и достоверно не различается в сообществах разных стадий. В микоризованных фрагментах корней (m) интенсивность АМ наибольшая в сообществах пионерной стадии. Среди модельных видов у *A. capillaris* было наименьшее и достоверно не различающееся в разных сообществах обилие ар-

бускул и везикул в корнях, причем обилие везикул редко превышало 1% (рис. 2). Лучший виталитет *A. capillaris* отмечен в сообществах, где ее проективное покрытие составляет 5% и более (рис. 5). Кроме того, в этих сообществах особи *A. capillaris* имеют в корнях везикулы, тогда как в других сообществах они отсутствуют. В сообществах кустарниковой (площадка № 12) и лесной (площадка № 16) стадий, где виталитет вида снижается, отмечены минимальные значения встречаемости и интенсивности микоризации его корней.



**Рис. 6.** *Artemisia vulgaris*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы).

Обозначения см. на рис. 1.

**Fig. 6.** *Artemisia vulgaris*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhized roots (gray columns).

See the footnotes to Figs. 1 and 3.

У *Artemisia vulgaris* встречаемость микоризы на двух первых и двух последних стадиях сукцессии достоверно различается<sup>4</sup> (рис. 6). Максимальные значения встречаемости ( $F = 53 \pm 5.5\%$  и  $64.7 \pm 9.6\%$ ) отмечены в сообществах злаковой, а минимальные ( $F = 14.3 \pm 6.1\%$  и  $16.2 \pm 1.2\%$ ) – в сообществах кустарниковой и лесной стадий, соответственно. Аналогично встречаемости АМ в сообществах разных стадий различаются и оба показателя интенсивности микоризации корней.

<sup>4</sup> Вид встречался реже других, поэтому данные по нему собраны на 9 площадках.

Обилие арбускул в корнях *A. vulgaris* больше, чем обилие везикул примерно в 2 раза. Достоверно более высокое обилие везикул наблюдается у особей, произрастающих в сообществах злаковой стадии на карьере Кузьмолово ( $V = 11.4 \pm 2.6\%$  и  $13.1 \pm 2.8\%$ ). Обилие арбускул в некоторых сообществах пионерной и злаковой стадий достоверно выше, чем на кустарниковой и лесной стадиях (рис. 2). Виталитет *A. vulgaris* не связан прямо с покрытием вида и параметрами микоризации. Однако в сообществе, где вид имел максимальное покрытие (площадка № 9), отмечен и его наилучший виталитет (рис. 6). В большинстве сообществ

ценотическая роль *A. vulgaris* низкая, как и ее виталитет. В сообществе кустарниковой стадии (площадка № 14), где наблюдалось самое слабое развитие микоризы, *A. vulgaris* встречался с покрытием менее 1% и имел низкий виталитет.

Таким образом, микоризация модельных видов в ходе восстановительной сукцессии не возрастает, а иногда даже снижается. При этом у каждого вида она наиболее сильно варьирует в пионерных сообществах. Слабо выраженная тенденция увеличения интенсивности микоризации наблюдается у модельных видов при переходе к злаковой стадии, в сообществах которой увеличивается их проективное покрытие и, в некоторых случаях, виталитет.

*Tussilago farfara* и *Chamaenerion angustifolium* — обычные первопоселенцы свободных субстратов. Ценотическая роль *T. farfara* в сукцессионном ряду исследованных сообществ незначительна и мало меняется. Ее максимальное обилие и виталитет соответствуют пионерной стадии сукцессии, хотя сравнительно высокие встречаемость и интенсивность микоризации у данного вида наблюдались и на злаковой, и на кустарниковой стадиях.

*Chamaenerion angustifolium* местами господствует на пионерной стадии, в сообществах злаковой и кустарниковой стадий становится второстепенным, а в лесном сообществе — редким. На пионерной стадии у *C. angustifolium* отмечены как максимальные, так и минимальные показатели микоризации, хотя наилучший виталитет он имеет в сообществах злаковой стадии.

Виды, типичные для второй стадии — *Deschampsia cespitosa* и *Agrostis capillaris*. *D. cespitosa* чаще всего является “наполнителем” в исследованных сообществах. Наилучший виталитет вид имеет на злаковой стадии, в сообществах которой отмечена также наибольшая встречаемость АМ, хотя интенсивность микоризации корней *D. cespitosa* высока и на пионерной, и на кустарниковой стадиях. В лесном сообществе этот вид господствует в травяном покрове, но его виталитет ниже, чем на злаковой стадии, и встречаемость микоризы в корнях низкая.

*Agrostis capillaris* наибольшего господства и виталитета достигает на злаковой стадии, в лесных сообществах встречаемость вида не превышает нескольких особей на площадку. У *A. capillaris* высокая встречаемость микоризы отмечена и на злаковой, и на кустарниковой стадиях, а интенсивность микоризации корней почти не различается на всех стадиях, кроме лесной.

*Artemisia vulgaris* встречается на всех стадиях с небольшим проективным покрытием (не более 5%). Похожие значения проективного покрытия и виталитета *A. vulgaris* имеет в сообществах разных стадий (вплоть до лесной), однако наиболь-

шие показатели микоризации вида соответствуют пионерной и злаковой стадиям.

Близкие результаты были получены в работах Д. Касовской, изучавшей пионерные сообщества на отвалах месторождения глины (Kasowska, 2002). Эдафические условия сильно отличались от исследованных нами: субстрат содержал больше глинистой и илистой фракций, его pH был более приближен к нейтральному. Были изучены две стадии сукцессии: инициальная (1–2 года) и продвинутая (8–9 лет). Инициальная стадия характеризовалась ОПП растительности около 15% и доминированием рудеральных видов, в первую очередь *Polygonum aviculare* L. На продвинутой стадии ОПП составляло около 20%, преобладала рудеральная и злаковая растительность с доминированием *Tussilago farfara*. На первой стадии у *Agrostis capillaris* АМ не была обнаружена, а у *T. farfara* и *Artemisia vulgaris* — выявлена АМ без везикул. На второй стадии у *A. capillaris* развилась АМ, а у *T. farfara* и *A. vulgaris* образовались везикулы в корнях. Д. Касовская заключает, что на инициальной стадии АМ симбиоз не был эффективным, что отражалось в малом обилии арбускул и везикул, тогда как на более долго зараставшем участке АМ грибы оказались более адаптированными к условиям среды и растениям-хозяевам.

Все изученные нами модельные виды на лесной стадии, как правило, имели слабую микотрофность. Это можно объяснить тем, что все они — светолюбивы и хуже развиваются в условиях затенения пологом леса, что негативно сказывается и на микоризации. Кроме того, возможно угнетение АМ грибов вследствие конкуренции с другими почвенными организмами и/или неподходящих условий в почвах лесных сообществ.

Предположение, что высокая степень микоризации обеспечивает высокие виталитет и ценотическую роль вида, не подтверждено полученными данными. Только в отдельных случаях (на отдельных площадках) виталитет, ценотическая роль и интенсивность микоризации модельных видов были связаны положительно. Например, у *Tussilago farfara* в пионерном сообществе на площадке № 6 отмечены максимальные значения всех перечисленных показателей, а у *Agrostis capillaris* в сообществе кустарниковой стадии (площадка № 12) наблюдались минимальные значения виталитета, проективного покрытия и интенсивности микоризации корней.

С другой стороны, были описаны сообщества пионерной (площадка № 6) и злаковой (площадка № 11) стадий, в которых все модельные виды имели наилучший виталитет и высокую встречаемость АМ в корнях (не менее 20%). В почве на площадке № 11 (табл. 2) выявлено высокое содержание фосфора, азота и органики, что благоприятно для развития растений и не подавляет разви-

тие АМ грибов. На площадке № 6 на глубине 20 см также отмечено значительное для пионерной стадии содержание подвижного фосфора.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восстановительная сукцессия на песчаных карьерах представлена четырьмя последовательными стадиями зарастания свободного субстрата и восстановления древесной растительности: пионерной, злаковой, кустарниковой и лесной.

У всех модельных видов показатели микоризации наиболее сильно варьируют в пионерных сообществах, что можно объяснить неодинаковыми условиями, поскольку каждый первичный экотоп заселяется случайным набором видов, по-разному взаимодействующих друг с другом и изменяющих абиотическую среду. Слабо выраженная тенденция увеличения интенсивности микоризации наблюдается при переходе к злаковой стадии, в сообществах которой увеличивается проективное покрытие и, в некоторых случаях, виталитет модельных видов. Общим для последних оказалось значительное снижение показателей АМ в сообществах лесной стадии, сопровождавшееся уменьшением роли видов, наиболее характерных для начальных стадий сукцессии.

Полученные данные не подтверждают предположение, что высокая степень микоризации всегда обеспечивает высокие виталитет и ценологическую роль вида. Более того, богатство субстрата часто оказывается более важным фактором, определяющим жизнеспособность растений. Для более точной оценки взаимосвязей видов трав и арбускулярной микоризы в сообществах восстановительной сукцессии на песчаных карьерах необходимы дальнейшие исследования.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект РФФИ-мк № 19-29-05275).

Благодарим за ценные консультации старшего научного сотрудника лаборатории экологии симбиотических и ассоциативных ризобактерий ФГБНУ ВНИИСХМ к.б.н. Андрея Павловича Юркова.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aikio S. 2000. Plant adaptive strategies in relation to variable resource availability, soil microbial processes and ecosystem development: Diss. ... Doct. Sci. Oulu. 35 p.
- Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H.C. 2012. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. — *Ecology*. 93(2): 689–690.  
<https://doi.org/10.2307/23143955>
- Allen M.F. 1988. Re-establishment of VA mycorrhizas following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano. — *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. 94(B): 63–71.  
<https://doi.org/10.1017/S0269727000007132>
- [Barkman] Баркман Я. 1991. Верность и характерные виды: критическая оценка. — *Бот. журн.* 76(7): 936–949.
- Broderick D.H. 1990. The biology of Canadian weeds. 93. *Epilobium angustifolium* L. (Onagraceae). — *Can. J. Plant Sci.* 70: 247–259.  
<https://doi.org/10.4141/cjps90-027>
- Cázares E., Trappe J.M., Jumponnen A. 2005. Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. — *Mycorrhiza*. 15: 405–416.  
<https://doi.org/10.1007/s00572-004-0342-1>
- Chapin D.M. 1995. Physiological and morphological attributes of two colonizing plant species on Mount St. Helens. — *Am. Midl. Nat.* 133: 76–87.
- Daft M.J., Nicolson T.H. 1974. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal wastes in Scotland. — *New Phytol.* 73: 1129–1138.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1974.tb02142.x>
- [Doronina] Доронина А.Ю. 2007. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М. 574 с.
- Gemma J.N., Koske R.E. 1990. Mycorrhizae on recent Volcanic substrates in Hawaii. — *Am. J. Bot.* 79: 1193–1200.  
<https://doi.org/10.2307/2444630>
- [ГОСТ 26107-84] ГОСТ 26107-84. 1984. Почвы. Методы определения общего азота. М. 11 с.
- [ГОСТ 26483-85] ГОСТ 26483-85. 1985. Почвы. Приготовление солевой вытяжки и определение ее pH по методу ЦИНАО. М. 6 с.
- [ГОСТ 26213-91] ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. 1993. М. 8 с.
- [ГОСТ Р 54650-2011] ГОСТ Р 54650-2011. 2013. Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО. М. 8 с.
- Heijden van der M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. — *Nature*. 396: 72–75.  
<https://doi.org/10.1038/23932>
- Heijden van der M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. — *New Phytol.* 205: 1406–1423.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- [Ипатов, Мирин] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. СПб. 71 с.

- IPNI: The International Plant Names Index. 2020. <http://www.ipni.org> (Accessed 12.06.2020).
- Kasowska D. 2002. Mycorrhizal status of plants in two successional stages on spoil heaps from fireloam mining in Lower Silesia (SW Poland). — *Acta Soc. Bot. Pol.* 71: 155–161. <https://doi.org/10.5586/asbp.2002.018>
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. — *Trends Ecol. Evol.* 23(2): 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- [Lukina, Ryazanova] Лукина Н.В., Рязанова С.В. 2012. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах. — *Экосистемы, их оптимизация и охрана.* 7: 261–269.
- Mejstrik V.J. 1972. Vesicular-arbuscular mycorrhizas of the species of a *Molinietum coeruleae* L.I. association: the ecology. — *New Phytol.* 71: 883–890. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1972.tb01968.x>
- [Mirkin et al.] Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитосоциологии. М. 223 с.
- Mycorrhiza Manual. 2001. <https://www2.dijon.inrae.fr/mychintec/Protocol/protframe.html> (Accessed 12.06.2020).
- Öpik M., Moora M., Liira J., Zobel M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. — *J. Ecol.* 94: 778–90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01136.x>
- Phillips J.M., Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. — *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 158–161. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Püschel D., Rydlova J., Vosatka M. 2007. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. — *Basic Appl. Ecol.* 8: 510–520. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2006.09.002>
- Reeves F.B., Wagner D., Moorman T., Kiel J. 1979. Role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. Comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs natural environments. — *Amer. J. Bot.* 66: 6–13.
- Rydlová J., Vosátka M. 2001. Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. — *Folia Geobot.* 36: 85–97. <https://doi.org/10.1007/BF02803141>
- Smith S.E., Read D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Cambridge. 787 p.
- Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., Lazarus K., Smith M.E., Berbee M.L., Bonito G., Corradi N., Grigoriev I., Gryganskyi A., James T.Y., O'Donnell K., Roberson R.W., Taylor T.N., Uehling J., Vilgalys R., White M.M., Stajich J.E. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. — *Mycologia.* 108(5): 1028–1046. <https://doi.org/10.3852/16-042>
- [Sumina] Сумина О.И. 2013. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера. СПб. 337 с.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 12.06.2020).
- Trouvelot A., Kough J.L., Gianinazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes ayant une signification fonctionnelle. — In: *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae.* Paris. P. 217–221.
- [Veselkin] Веселкин Д.В. 2012а. Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса — один из аттрактантов прогрессивных сукцессий? — *Известия Самарского научного центра РАН.* 1206–1209.
- [Veselkin] Веселкин Д.В. 2012б. Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании “агростепи”. — *Экология.* 4: 270–275.
- [Veselkin, Betekhtina] Веселкин Д.В., Бетехтина А.А. 2011. Участие растений разного микотрофного статуса в техногенно обусловленных сукцессиях в степной зоне Урала — *Вест. ОГУ.* 131(2): 44–46.
- [Veselkin et al.] Веселкин Д.В., Лукина Н.В., Чибрик Т.С. 2015. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях. — *Экология.* 5: 345–353. <https://doi.org/10.7868/S0367059715050200>
- [Vorobiev et al.] Воробьев Н.И., Юрков А.П., Проворов Н.А. 2016. Свидетельство № 2016612112 от 12.02.2016 о регистрации программы ЭВМ “Программа вычисления индексов микоризации корней растений”. М. Федеральная служба по интеллектуальной собственности.
- Wang B., Qiu Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. — *Mycorrhiza.* 16: 299–363. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
- Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. — In: *Classification of plant communities.* The Hague. P. 287–399.
- Wolfe B.E., Husband B.C., Klironomos J.N. 2005. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. — *Ecol. Letters.* 8: 218–223. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00716.x>
- [Yurkov, Semenov] Юрков А.П., Семенов Д.Г. Биология. Особенности применения световой микроскопии в анализе биологических тканей. 2019. СПб. 56 с.
- [Yurkov et al.] Юрков А.П., Шишова М.Ф., Семенов Д.Г. Особенности развития люцерны хмелевидной с эндомикоризным грибом. 2010. Саарбрюккен. 215 с.

## DYNAMICS OF MYCORRHIZATION IN SOME PLANT SPECIES DURING PROGRESSIVE SUCCESSION ON SAND QUARRIES (LENINGRAD REGION)

A. O. Gorbunova<sup>a,b,#</sup> and O. I. Sumina<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Saint Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

<sup>b</sup> All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology

Podbelsky Rd. 3, Pushkin, St. Petersburg, 196608, Russia

<sup>#</sup>e-mail: st057575@student.spbu.ru

<sup>##</sup>e-mail: o.sumina@spbu.ru

The aim of our research is to reveal the role of arbuscular mycorrhiza as a factor affecting the species vitality and coenotic status in plant communities at the different stages of natural progressive succession. Data collection was carried out on 2 sand quarries in the Leningrad Region. 4 stages of progressive succession were distinguished: pioneer, grassy, shrubby, and forest. 5 herbaceous mycotrophic plant species presented in communities of all stages were selected as the model ones (*Agrostis capillaris* L., *Artemisia vulgaris* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Tussilago farfara* L.). The coenotic status was determined on the Ipatov–Mirin's scale of dominance (Ipatov, Mirin, 2008), the vitality was assessed on a five-point A. Grossheim's scale (Westhoff, van der Maarel, 1978). When assessing mycorrhization, the frequency of arbuscular mycorrhiza occurrence, the intensity of mycorrhization, and the abundance of arbuscules and vesicles were calculated (Trouvelot et al., 1986; Mycorrhiza Manual, 2001; Yurkov et al., 2010; Yurkov, Semenov, 2019). A comparison of the coenotic role and vitality of grass species with the parameters of their root mycorrhization was carried out for the first time. The mycorrhization of the model species does not increase during progressive succession, and even decreases sometimes. The mycorrhization of each species most varies in pioneer communities. A weak tendency to an increase in mycorrhization indicators was observed in model species at the grassy stage, while the percentage cover of species and, in some cases, vitality in the communities increased. Common to all the species at the forest stage was a significant decrease in the mycorrhizal indices. The hypothesis that a high mycorrhization provides high vitality and the coenotic role of species was not confirmed by the obtained data. These parameters of model species showed positive correlation only in a few specific communities. The vitality and coenotic role of the studied species are influenced more strongly by the substrate richness and other environmental conditions.

**Keywords:** natural recovery of vegetation, progressive succession, arbuscular mycorrhiza, vegetation dynamics, disturbed habitats, vitality, symbiosis

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research within the project № 19-29-05275 mk. We thank a senior researcher of the Laboratory of Symbiotic and Associative Rhizobacteria Ecology of the All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, PhD Andrey P. Yurkov for consultations.

### REFERENCES

- Aikio S. 2000. Plant adaptive strategies in relation to variable resource availability, soil microbial processes and ecosystem development: Diss. ... Doct. Sci. Oulu. 35 p.
- Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H.C. 2012. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. — *Ecology*. 93(2): 689–690.  
<https://doi.org/10.2307/23143955>
- Allen M.F. 1988. Re-establishment of VA mycorrhizas following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano. — *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. 94(B): 63–71.  
<https://doi.org/10.1017/S0269727000007132>
- Barkman J. 1991. Vernost' i kharakternye vidy: kriticheskaya otsenka. [Fidelity and characteristic species: critical assessment]. — *Botanicheskii zhurnal*. 76(7): 936–949 (In Russ.).
- Broderick D.H. 1990. The biology of Canadian weeds. 93. *Epilobium angustifolium* L. (Onagraceae). — *Can. J. Plant Sci.* 70: 247–259.  
<https://doi.org/10.4141/cjps90-027>
- Cázares E., Trappe J.M., Jumponnen A. 2005. Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. — *Mycorrhiza*. 15: 405–416.  
<https://doi.org/10.1007/s00572-004-0342-1>
- Chapin D.M. 1995. Physiological and morphological attributes of two colonizing plant species on Mount St. Helens. — *Am. Midl. Nat.* 133: 76–87.
- Daft M.J., Nicolson T.H. 1974. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal wastes in Scotland. — *New Phytol.* 73: 1129–1138.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1974.tb02142.x>

- Doronina A.Yu. 2007. Vascular plants of the Karelian Isthmus (Leningrad Region). Moscow. 574 p. (In Russ.).
- Gemma J.N., Koske R.E. 1990. Mycorrhizae on recent Volcanic substrates in Hawaii. — *Amer. J. Bot.* 79: 1193–1200.  
<https://doi.org/10.2307/2444630>
- GOST 26107-84. 1984. Soils. Methods for determination of total nitrogen. Moscow. 11 p. (In Russ.).
- GOST 26483-85. 1985. Soils. Preparation of salt extract and determination of its pH by CINAQ method. Moscow. 6 p. (In Russ.).
- GOST 26213-91. 1993. Soils. Methods for determination of organic matter. Moscow. 8 p. (In Russ.).
- GOST P 54650-2011. 2013. Soils. Determination of mobile phosphorus and potassium compounds by Kirsanov method modified by CINAQ. Moscow. 8 p. (In Russ.).
- Heijden van der M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. — *Nature*. 396: 72–75.  
<https://doi.org/10.1038/23932>
- Heijden van der M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. — *New Phytol.* 205: 1406–1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisaniye fitotsenoza: metodicheskiye rekomendatsii. [Description of phytocenosis: guidelines]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- IPNI: The International Plant Names Index. 2020. <http://www.ipni.org> (Accessed 12.06.2020).
- Kasowska D. 2002. Mycorrhizal status of plants in two successional stages on spoil heaps from fireloam mining in Lower Silesia (SW Poland). — *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 71: 155–161.  
<https://doi.org/10.5586/asbp.2002.018>
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. — *Trends Ecol. Evol.* 23(2): 95–103.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lukina N.V., Ryazanova S.V. 2012. The peculiarity of mycorrhiza in technogenic ecosystems. — *Optimization and Protection of Ecosystems*. 7: 261–269 (In Russ.).
- Mejstrik V.J. 1972. Vesicular-arbuscular mycorrhizas of the species of a *Molinietum coeruleae* L.I. association: the ecology. — *New Phytol.* 71: 883–890.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1972.tb01968.x>
- Mirkin B.M., Rosenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii. [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Mycorrhiza Manual. 2001.  
<https://www2.dijon.inrae.fr/mychintec/Protocole/protoframe.html> (Accessed 12.06.2020).
- Öpik M., Moora M., Liira J., Zobel M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. — *J. Ecol.* 94: 778–90.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01136.x>
- Phillips J.M., Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. — *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 158–161.  
[https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Püschel D., Rydlova J., Vosátka M. 2007. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. — *Basic Appl. Ecol.* 8: 510–520.  
<https://doi.org/10.1016/j.baee.2006.09.002>
- Reeves F.B., Wagner D., Moorman T., Kiel J. 1979. Role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. 1. Comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs natural environments. — *Amer. J. Bot.* 66: 6–13.
- Rydlová J., Vosátka M. 2001. Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. — *Folia Geobot.* 36: 85–97.  
<https://doi.org/10.1007/BF02803141>
- Smith S.E., Read D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Cambridge. 787 p.
- Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., Lazarus K., Smith M.E., Berbee M.L., Bonito G., Corradi N., Grigoriev I., Gryganskiy A., James T.Y., O'Donnell K., Roberson R.W., Taylor T.N., Uehling J., Vilgalys R., White M.M., Stajich J.E. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. — *Mycologia*. 108(5): 1028–46.  
<https://doi.org/10.3852/16-042>
- Sumina O.I. 2013. Formirovaniye rastitel'nosti na tekhnogennykh mestoobitaniyakh Kraynego Severa. [The formation of vegetation in the technogenic habitats of the Far North]. St. Petersburg. 337 p. (In Russ.).
- The Plant List. 2013. Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 12.06.2020).
- Trouvelot A., Kough J.L., Gianinazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes ayant une signification fonctionnelle. — In: *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. Paris. P. 217–221.
- Veselkin D.V. 2012a. The proportion stabilization between plant species with different mycorrhizal status — one of the attractors of progressive successions? — *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. P. 1206–1209 (In Russ.).
- Veselkin D.V. 2012b. Uchastiye rasteniy raznogo mikotrofnogo statusa v suksessii pri formirovanii "agrostepi". [The participation of plants of different mycotrophic status in succession in the formation of "agrosteppe"]. — *Ekologiya*. 4: 270–275 (In Russ.).
- Veselkin D.V., Betekhtina A.A. 2011. Participation of plants of different mycotrophic status in technogenic successions in the Urals steppe zone. — *Vestnik OGU*. 131(2): 44–46 (In Russ.).
- Veselkin D.V., Lukina N.V., Chibrik T.S. 2015. Sootnosheniye mikoriznykh i nemikoriznykh vidov rasteniy v pervichnykh tekhnogennykh suksessiyakh. [The ratio of mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species in primary technogenic successions]. — *Ekologiya*. 5: 345–353 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0367059715050200>

- Vorobiev N.I., Yurkov A.P., Provorov N.A. 2016. Svidetel'stvo № 20166612112 ot 12.02.2016 o registratsii programmy EVM "Programma vychisleniya indeksov mikorizatsii korney rasteniy". [Certificate No. 20166612112 of February 12, 2016 on registration of the computer program "Program for the calculation of mycorrhization indices of plant roots."]. Moscow. Federal Service for Intellectual Property (In Russ.).
- Wang B., Qiu Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. — *Mycorrhiza*. 16: 299–363.  
<https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
- Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. — In: *Classification of plant communities*. The Hague. P. 287–399.
- Wolfe B.E., Husband B.C., Klironomos J.N. 2005. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. — *Ecol. Letters*. 8: 218–223.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00716.x>
- Yurkov A.P., Semenov D.G. 2019. *Biologiya. Osobennosti primeneniya svetovoy mikroskopii v analize biologicheskikh tkaney*. [Biology. Features of the use of light microscopy in the analysis of biological tissues]. St. Petersburg. 56 p. (In Russ.).
- Yurkov A.P., Shishova M.F., Semenov D.G. 2010. *Osobennosti razvitiya lyutserny khmelevidnoy s endomikoriznym gribom*. [Features of the development of black medick with endomycorrhizal fungus]. Saarbrücken. 215 p. (In Russ.).