

УДК 581.524.1/.2:581.577.24

ПОЧВА ИЗ ЗАРОСЛЕЙ ИНВАЗИВНОГО *ACER NEGUNDO* НЕБЛАГОПРИЯТНА ДЛЯ ОБРАЗОВАНИЯ МИКОРИЗЫ У АБОРИГЕННЫХ ТРАВ

© 2019 г. Д. В. Веселкин¹*, О. С. Рафикова¹, Е. Д. Екшибаров

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, Россия

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

Поступила в редакцию 07.08.2018 г.

После доработки 14.01.2019 г.

Принята к публикации 09.02.2019 г.

Исследовали один из возможных механизмов успешности внедрения чужеродных растений. Это необходимо для прогноза хода инвазий и для лучшего понимания закономерностей строения и регуляции сообществ. Одна из гипотез причин успеха инвазивных растений — гипотеза о специфичности обратных взаимодействий между растениями и почвой (plant–soil feedback). Мы проверили гипотезу, что почва из моновидовых зарослей инвазивного дерева *Acer negundo* L. негативно влияет на развитие аборигенных трав. Работа осуществлена как вегетационный эксперимент. Особи *Festuca rubra* L. и *Trifolium repens* L. выращивали в почвах, отобранных в двух вариантах урбанизированных местообитаний: в зарослях *A. negundo* и в сходных местообитаниях, в которых не было *A. negundo*. Дополнительно *F. rubra* и *T. repens* выращивали на дерново-подзолистой почве с загородного луга. Учитывали прорастание и строение особей *F. rubra* и *T. repens*. Всхожесть семян, выживаемость и биомасса особей аборигенных трав не различались в зависимости от происхождения почвы. Но на почве из зарослей *A. negundo* в корнях трав уменьшалась представленность арбускулярной микоризы и увеличивалась численность корневых волосков. Встречаемость грибов арбускулярной микоризы в корнях на почве из зарослей *A. negundo* была в 1.5–2 раза ниже, встречаемость арбускул — в 2.5–3 раза ниже, чем на почве из других городских участков. Встречаемость корневых волосков на почве из зарослей *A. negundo* увеличивалась не так контрастно, но значимо. Установлена положительная корреляция между встречаемостью корневых волосков и средней массой особей аборигенных трав. Развитие микоризы коррелировало с перераспределением ресурсов между надземной и подземной частями особей. Из механизмов plant–soil feedback для *A. negundo* наиболее вероятны косвенные эффекты, особенно сопряженные с трансформацией сообществ грибов арбускулярной микоризы. Однако сила воздействия на аборигенные травы со стороны *A. negundo*, передающегося таким путем через почву, не велика.

DOI: 10.1134/S0044459619030084

Расширение ареалов многих видов, оказывающихся в новых регионах чужеродными, — важный тренд современного этапа эволюции биоты (Kleunen et al., 2015). В целом, существует общее мнение, что чужеродные виды негативно влияют на местные виды, сообщества и экосистемы (Vila et al., 2011; Powell et al., 2011; Kumschick et al., 2015), хотя отрицательные эффекты от внедрения каждого чужеродного вида не обязательны (Davis et al., 2011). Актуальность изучения биологических инвазий, в том числе инвазий растений, высока. Знание механизмов, позволяющих чужеродным видам быть успешными в новых условиях, необходимо для прогноза хода и управления инвазиями.

Случаи инвазий чужеродных видов в аборигенные сообщества — это, фактически, непреднамеренные эксперименты. Их анализ позволяет изучать закономерности строения, формирования и регуляции сообществ. Накоплено много сведений о строении, метаболизме и экологических свойствах инвазивных растений. В специализированных обзорах цитируются десятки публикаций: об особенностях строения и физиологии инвазивных растений — 52 публикации (Kleunen et al., 2010); об особенностях использования воды — 72 (Cavaleri, Sack, 2010); об изменчивости разных признаков — 99 (Davidson et al., 2011); о сравнительной изученности надземных и подземных свойств — 73 (Smith et al., 2014); о механизмах конкурентоспособности — 321 (Gioria, Osborne, 2014).

Гипотезы о причинах успеха инвазивных растений разнообразны. Одна из них — гипотеза о специфичности обратных взаимодействий между инвазивными растениями и почвой, частный случай которой — гипотеза об аллелопатической активности инвазивных видов. Представление об обратных взаимодействиях между растениями и почвой (plant–soil feedback: Bever, 1994; Klironomos, 2002) учитывает влияние растений на такие свойства почв, которые, в свою очередь, важны для растений. Это позволяет изучать способы, которыми растения регулируют условия своего существования (Mariotte et al., 2018). К plant–soil feedback относят два класса эффектов. Первый — трансформации сообществ симбиотических, патогенных и сапротрофных организмов под влиянием растений. Второй — прямые и косвенные аллелопатические взаимодействия. Прямые аллелопатические эффекты состоят в непосредственном влиянии химических веществ, выделяемых одними растениями, на другие растения. Непрямые аллелопатические воздействия приводят к трансформации физико-химических свойств почв под влиянием растительных выделений (Inderjit, Weiner, 2001). В среднем обратная связь растений и почв оказывается отрицательной (Kulmatiski et al., 2008), однако есть много исключений (Klironomos, 2002).

Механизмы регуляция растительных инвазий путем plant–soil feedback разнообразны (Klironomos, 2002; Callaway et al., 2004; Anacker et al., 2014; Brouwer et al., 2015). Возможны прямые аллелопатические эффекты со стороны инвазивных растений на местные (Call, Nilsen, 2005; Dörning, Cipollini, 2006; Kumar, Bais, 2010; Cipollini et al., 2012; Nielsen et al., 2015; Gruntman et al., 2017). Не единичны также примеры влияния инвазивных растений на почвенные организмы (Callaway et al., 2004; Stinson et al., 2006; Glushakova et al., 2015, 2016; Brouwer et al., 2015).

Наш объект — *Acer negundo* L., клен американский или ясенелистный, важный чужеродный для Евразии древесный вид. Из компонентов его plant–soil feedback известны оценки прямого аллелопатического влияния. Такие исследования проводились с использованием водных вытяжек из побегов и листьев и из почвы (Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013; Yeryomenko, 2014). В целом, вытяжки из *A. negundo* и из почв под ним подавляют развитие тест-растений. Следовательно, прямая аллелопатия может быть механизмом инвазивного успеха *A. negundo*. Свидетельства влияния *A. negundo* на другие растения путем трансформации сообществ почвенных организмов нам не известны. Но взаимодействия *A. negundo* с симбиотическими,

сапротрофными и паразитическими организмами практически не исследованы. Во вторичном ареале *A. negundo* обычно формирует арбускулярную микоризу (Kovacs, Szigetvari, 2002; Akhmetzhanova et al., 2012; Veselkin, Prokina, 2016; Veselkin et al., 2017), а его опад разлагается быстрее, чем опад аборигенных кленов (Janusauskaite, Straigyte, 2011). Это свидетельствует об успешной интеграции *A. negundo* с аборигенными организмами, контролируемыми микоризные связи и разложение опада. Предполагается, что для деревьев рода *Acer* взаимодействия с почвенной биотой важны во вторичных ареалах, где они носят положительный характер, в то время как в первичных ареалах влияние почвенных микроорганизмов сильно негативное (Reinhart, Callaway, 2004; O'Hanlon-Manners, Kotanen, 2006).

Мы экспериментально исследовали степень благоприятности почвы из сообществ инвазивного *A. negundo* для развития аборигенных растений при устранении конкурентных и средообразующих воздействий со стороны вегетирующих деревьев *A. negundo*. Таким образом, мы изучили особенности обратных связей растение–почва (plant–soil feedback), которые могут быть важны для конкурентного успеха инвазивного дерева. Цель работы: установить, передается ли влияние инвазивного *A. negundo* на развитие аборигенных растений через трансформацию почвы. Предполагая, что влияние со стороны *A. negundo* на растения под его кронами существует, проверяли гипотезу, что на почве, отобранной в густых моновиловых зарослях *A. negundo*, развитие аборигенных растений ухудшается.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Модельные растения. Использовали два вида аборигенных травянистых растений — *Festuca rubra* L. (овсяница красная) и *Trifolium repens* L. (клевер ползучий). Это многолетние травянистые типичные аборигенные луговые виды, произрастающие на природных лугах и в антропогенно нарушенных местообитаниях.

Схема эксперимента. В вегетационном эксперименте *F. rubra* и *T. repens* выращивали в почве, отобранной с трех участков на территории г. Екатеринбурга (условно обозначены А, В и С). Почву верхних 20 см минеральной части профиля отбирали в первой декаде июля в двух местообитаниях на каждом участке. В местообитаниях экспериментальных вариантов (*A.n.*+) почву отбирали из-под густых зарослей инвазивного *A. negundo*. В контрольных вариантах (*A.n.*–) почву отбирали вне зарослей этого вида. Геоморфологически и

Таблица 1. Характеристики участков и местообитаний

Характеристика	Городские участки						Загородный луг
	А		В		С		
	<i>A.n.</i> +	<i>A.n.</i> —	<i>A.n.</i> +	<i>A.n.</i> —	<i>A.n.</i> +	<i>A.n.</i> —	
Положение участков							
Северная широта	56°52′58″		56°45′44″		56°48′16″		56°40′18″
Восточная долгота	60°42′13″		60°36′46″		60°38′50″		60°28′12″
Высота над ур. м., м	275		267		238		306
Характеристики сообществ							
Виды деревьев	<i>A.n.</i>	—	<i>A.n.</i>	<i>P.s.</i> , <i>P.×s.</i>	<i>A.n.</i>	<i>P.×s.</i>	—
Высота крон, м	10—12	—	8—10	20—25	5—7	20—22	—
Проективное покрытие, %							
крон деревьев	90—100	—	70—90	20—30	100	40—50	—
травянистых растений	10—20	70—100	1—5	80—90	1—5	30—70	100
антропогенного мусора	10—20	10—20	20—30	5—10	20—30	5—10	0
Видов травянистых растений на 100 м ²	6	15	8	14	2	10	29
Характеристики почвы							
pH _{водный}	6.22	7.07	6.75	4.97	6.63	6.42	5.47
Обменные основания (Ca ²⁺ + Mg ²⁺), мг-экв/100 г	36.1	50.8	47.5	28.5	50.6	46.6	44.8
K ₂ O, мг/100 г	22.1	16.7	14.8	13.0	45.2	24.2	11.2
P ₂ O ₅ , мг/100 г	133.5	27.8	27.8	28.5	109.5	28.5	8.2
N _{легкогидролизуемый} , мг/100 г	12.5	10.8	9.4	12.4	15.6	15.2	21.6

Примечание. *A.n.* – *Acer negundo*; *P.s.* – *Pinus sylvestris* L.; *P.×s.* – *Populus × sibirica* G.V.Krylov et G.V.Grig. ex A.K. Skvortsov.

эдафически опытный и контрольный варианты на каждом участке были идентичны (табл. 1) и расположены не далее 20 м друг от друга. Все городские участки были приурочены к средним и нижним частям склонов с агро- и урбаноземами с разной степенью нарушенности верхних горизонтов. Во всех вариантах *A.n.* + древесный ярус представлен *A. negundo*, варианты *A.n.* – были как с древесным ярусом, так и без него. Дополнительно использовали отрицательный контроль – дерново-подзолистая почва с загородного вторичного, ранее распаханного луга в нижней части склона.

Таким образом, всего оценивали прорастание модельных растений в 7 вариантах почв. На трех городских участках было по два местообитания – с *A. negundo* и без него. Дополнительно был один

не городской участок с одним местообитанием без *A. negundo*. В каждом варианте почв было 6 вегетационных контейнеров (повторностей), в три из которых были высеяны семена *F. rubra*, а в другие три – семена *T. repens*. Общее число контейнеров – 42 (7 вариантов почв × 2 модельных вида × 3 повторности). На этапе анализа данных все 42 повторности группировали в три варианта: 1) “*A.n.* +” – 18 контейнеров с почвой из внутригородских куртин *A. negundo* (9 контейнеров с семенами *F. rubra* и еще 9 – с семенами *T. repens*); 2) “*A.n.* –” – 18 контейнеров с почвой с городских участков, но вне куртин *A. negundo* (по 9 контейнеров с *F. rubra* и *T. repens*); 3) “луг” – 6 контейнеров с почвой с загородного луга (по 3 контейнера с *F. rubra* и *T. repens*).

Размер контейнера – 25 × 40 × 10 см. Объем почвы в контейнере – 7–8 л. Перед наполнением кон-

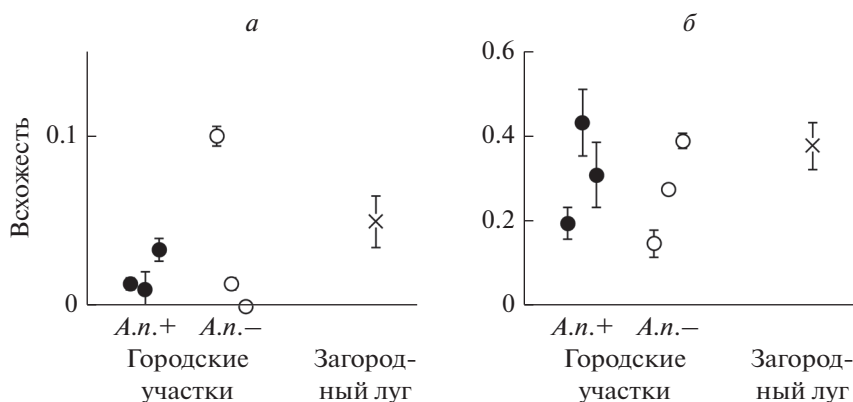


Рис. 1. Доля проросших на 6-е сутки семян *F. rubra* (а) и *T. repens* (б). Здесь и на рис. 2–4: ● — почва из местообитаний с зарослями *A. negundo* (A.n.+), ○ — почва без зарослей *A. negundo* (A.n.-), × — почва с загородного луга. Здесь и на рис. 2–3: вертикальные линии — SE.

тейнеров почву просеивали через сито 0.5×0.8 см. Семена *F. rubra* и *T. repens* высевали по 100 шт. в каждый контейнер. Растения выращивали в теплице с поликарбонатным покрытием 50 сут с 20 июля по 8 сентября 2016 г. Контейнеры поливали с расчетом поддержания влажности в большинстве вариантов на уровне 60% от полной полевой влагоемкости.

Анализ почвы. В смешанных образцах гумусово-аккумулятивного горизонта (по одному образцу из местообитания) в соответствии с ГОСТами определены: $pH_{\text{водный}}$ (потенциометрически; соотношение почвы и воды 1 : 5); содержание поглощенных оснований ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$; метод Каппена с вытеснением Ca^{2+} и Mg^{2+} из почвенного поглощающего комплекса ионом H^+ с последующим титрованием NaOH); подвижные соединения К и Р (метод Кирсанова с извлечением P_2O_5 и K_2O из почвы HCl и определением P_2O_5 на фотоэлектроколориметре, а K_2O — на пламенном фотометре); легкогидролизующий N (метод Корнфельда с гидролизом органических соединений почвы NaOH и регистрацией выделяющегося NH_3). Измерения выполнены в аналитической лаборатории ФГБУН «Уральский НИИСХ».

Параметры растений. Всхожесть семян фиксировали на 6-е и 10-е сутки. Также подсчитали число особей в контейнере в конце эксперимента. У 10 особей в каждой повторности определена абсолютно сухая масса надземных и подземных органов. Рассчитывали долю подземных органов в массе особи (RWR). Урожай или сумму масс надземных органов в контейнере определяли как произведение числа особей в контейнере на среднюю надземную массу особи.

Корни пяти особей в каждой повторности были зафиксированы в 70%-м этиловом спирте. В них после мацерации в КОН на водяной бане и окрашивания анилиновым синим микроскопически определены характеристики развития арбускулярной микоризы (АМ). У каждой особи анализировали 15 фрагментов тонких корней длиной 1 см. С помощью микроскопа Olympus CX41 при увеличении $\times 20$ на пяти полях зрения в каждом односантиметровом фрагменте, т.е. всего в 75 полях зрения у особи, фиксировали встречаемость: арбускул (F_{arb}), везикул (F_{ves}) и всех структур АМ, включая арбускулы, везикулы и гифы (F_{total}). На тех же фрагментах корней и в тех же полях зрения, в которых регистрировали структуры АМ, фиксировали встречаемость корневых волосков (F_{rh}).

Анализ данных. Использовали смешанные линейные модели (LMM) со случайным эффектом, в которых фиксированными факторами были вид модельного растения (*F. rubra* или *T. repens*) и вариант опыта (A.n.+ , A.n.- и луг), а случайным — участок. Такой подход позволил учесть индивидуальные различия между участками. Связь между параметрами оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона (r), а также с помощью общих линейных моделей (GLM). Дополнительным фактором в GLM был вид модельного растения. Значения чисел и массы особей анализировали после предварительного логарифмирования; значения признаков, выраженных в долях, — после арксинус-преобразования; значения RWR — после преобразования Бокса—Кокса. Учетная единица во всех случаях — среднее значение признака в повторности (вегетационном сосуде) $\pm$ стандартная ошибка. Расчеты выполнены в пакетах JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc., USA) и STATISTICA 10.0 (StatSoft, USA).

Таблица 2. Значимость влияния факторов на признаки прорастания, урожая, биомассы и строения подземных органов *F. rubra* и *T. repens* в смешанных линейных моделях со случайным эффектом (местообитание)

Признак	Факторы			R^2_{adj}	
	вид модельного растения [1]	вариант опыта [2]	[1]×[2]	в <i>LMM</i>	в <i>GLM</i>
Доля проросших семян, %					
на 6-е сут	<0.0001	0.1357	0.6912	0.72	0.75
на 10-е сут	<0.0001	0.3466	0.1314	0.25	0.28
Число особей в контейнере на 50-е сут	<0.0001	0.7935	0.1869	0.66	0.48
Биомасса особи					
надземная	<0.0001	0.4191	0.8218	0.84	0.77
подземная	<0.0001	0.2385	0.1738	0.81	0.75
общая	<0.0001	0.3731	0.6723	0.84	0.78
Урожай	<0.0001	0.7636	0.8546	0.67	0.48
RWR	0.9486	0.0051	0.1389	0.10	0.20
Встречаемость					
арбускул (F_{arb})	0.3143	0.0262	0.0230	0.64	0.50
везикул (F_{ves})	<0.0001	0.1293	0.4737	0.53	0.39
всех структур АМ (F_{total})	0.0013	0.0315	0.0472	0.68	0.55
корневых волосков (F_{rh})	<0.0001	0.0447	0.2342	0.86	0.82

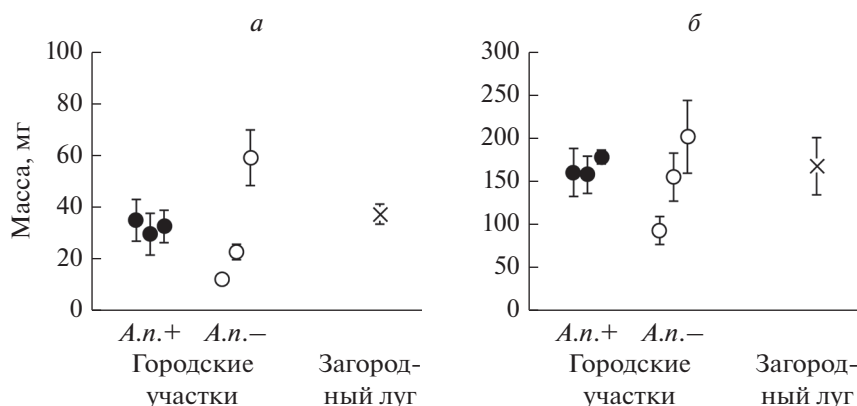
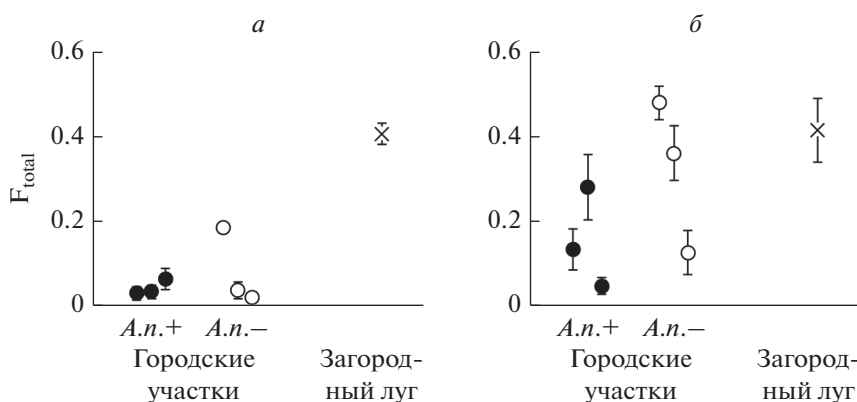
Примечание. R^2_{adj} — скорректированный на число параметров коэффициент детерминации (R^2); *LMM* — полная модель с учетом различий между местообитаниями; *GLM* — модель без учета различий между местообитаниями. RWR — доля подземных органов в массе особи. Значения $P < 0.05$ выделены полужирным шрифтом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всхожесть и число особей. С помощью *LMM* установлено, что всхожесть и число особей в контейнере на 50-е сутки выращивания различались только в зависимости от вида растения (табл. 2).

Средняя всхожесть *F. rubra* на 6-е сутки была $2 \pm 1\%$ в почве из местообитаний *A.n.* + и $4 \pm 2\%$ — в почве из местообитаний *A.n.* — (рис. 1). На 10-е сутки у *F. rubra* проросло $42 \pm 3\%$ семян в варианте *A.n.* + и $55 \pm 6\%$ в варианте *A.n.* —. Средняя всхожесть

T. repens на 6-е сутки была $31 \pm 5\%$ в варианте *A.n.* + и $27 \pm 4\%$ в варианте *A.n.* —; на 10-е сутки — $35 \pm 4\%$ в варианте *A.n.* + и $29 \pm 4\%$ в варианте *A.n.* —. Среднее общее число особей в контейнере к концу эксперимента в разных вариантах было близким, варьируя только в связи с видом растения. *F. rubra*: 52 ± 3 особи (*A.n.* +), 59 ± 5 (*A.n.* —), 63 ± 3 (луг). *T. repens*: 37 ± 4 особи (*A.n.* +), 32 ± 4 (*A.n.* —), 38 ± 2 (луг). Таким образом, окончательная всхожесть была выше у *F. rubra*, но в зависи-

Рис. 2. Надземная масса *F. rubra* (а) и *T. repens* (б).Рис. 3. Частота встречаемости микоризы у *F. rubra* (а) и *T. repens* (б).

мости от происхождения почвы всхожесть семян не различалась.

Разность значений R^2_{adj} (скорректированного на число параметров коэффициента детерминации R^2) для объясняющих моделей, учитывающих (расчет с помощью *LMM*) или не учитывающих (*GLM*) особенности разных городских участков (см. табл. 2), характеризует вклад различий между разными участками в изменчивость признаков. Особенности участков не существенны для объяснения изменчивости всхожести, но ощутимы для объяснения изменчивости числа особей в контейнере на 50-е сутки.

Масса особей и урожай. Масса разных фракций особей клевера и овсяницы, а также масса целых особей и урожай различались только в зависимости от вида растения; доля корней в общей массе

особи различалась в зависимости от варианта (табл. 2).

Надземная масса особей у *T. repens* была в 4.5–5 раз больше, чем у *F. rubra*, но по вариантам внутри видов значимых отличий не установлено (рис. 2): *F. rubra*: 33 ± 4 мг (*A.n.+*), 32 ± 8 мг (*A.n.-*) и 37 ± 4 мг (луг); *T. repens*: 166 ± 11 мг (*A.n.+*), 151 ± 22 мг (*A.n.-*) и 168 ± 32 мг (луг). Подземная и общая масса особей варьировала сходным образом. Урожай или суммарная масса надземных частей растений в контейнере в разных вариантах также не различалась: *F. rubra*: 1.7 ± 0.2 г (*A.n.+*), 1.6 ± 0.3 г (*A.n.-*) и 2.4 ± 0.3 г (луг); *T. repens*: 6.0 ± 0.7 г (*A.n.+*), 5.3 ± 1.2 г (*A.n.-*) и 6.3 ± 1.0 г (луг). Доля корней в массе особи варьировала преимущественно у *F. rubra* и была выше на почве из загородного луга (*F. rubra* – $20 \pm 2\%$; *T. repens* – $14 \pm 1\%$).

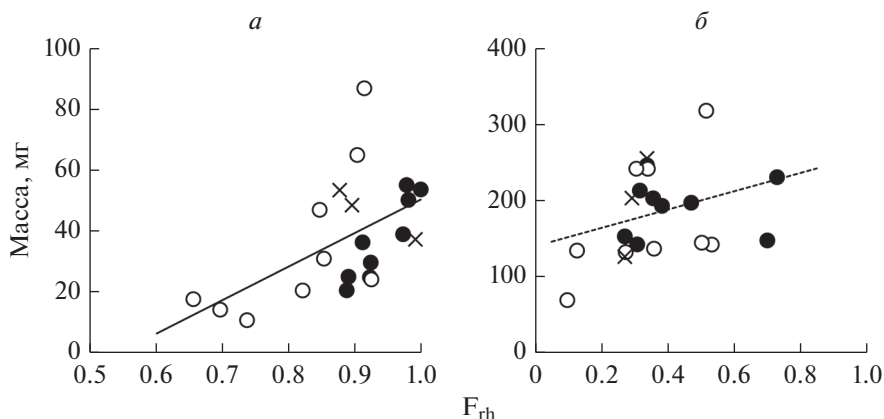


Рис. 4. Зависимость между средней встречаемостью корневых волосков (F_{rh}) в контейнере и средней массой особей *F. rubra* (а) и *T. repens* (б).

и ниже на городских почвах без *A. negundo*: *F. rubra* — $11 \pm 1\%$, *T. repens* — $13 \pm 1\%$.

Различия между отдельными городскими участками не существенны для изменчивости масс фракций особей. Об этом свидетельствует близость значений R^2_{adj} для объясняющих моделей, учитывающих (*LMM*) или не учитывающих (*GLM*) особенности разных участков. Напротив, для урожая и RWR изменчивость, объясняемая особенностями участков, т.е. разностью значений R^2_{adj} в *LMM* и *GLM*, довольно значительна.

Микориза и корневые волоски. Признаки, описывающие поглотительную функцию подземных органов, были сильно изменчивы между видами растений, вариантами и участками. Значения F_{arb} (рис. 3) в разных вариантах составили у *F. rubra*: $2 \pm 1\%$ (*A.n.* +), $6 \pm 2\%$ (*A.n.* —) и $38 \pm 2\%$ (*луг*); у *T. repens*: $7 \pm 3\%$ (*A.n.* +), $19 \pm 5\%$ (*A.n.* —) и $24 \pm 4\%$ (*луг*). Значения F_{total} составили у *F. rubra*: $5 \pm 1\%$ (*A.n.* +), $8 \pm 3\%$ (*A.n.* —) и $41 \pm 2\%$ (*луг*); у *T. repens*: $16 \pm 4\%$ (*A.n.* +), $32 \pm 6\%$ (*A.n.* —) и $42 \pm 8\%$ (*луг*). Таким образом, АМ более чем в 2 раза активнее формировалась у клевера по сравнению с овсяницей. У обоих видов структуры АМ — арбускулы и гифы — реже всего встречались на почве из зарослей *A. negundo*, несколько чаще — на почве из других городских местообитаний без *A. negundo*. Активнее всего АМ формировалась на почве загородного луга. По критерию Тьюки попарные различия F_{total} значимы между всеми вариантами: между *A.n.* + и *A.n.* — ($P = 0.0412$); между *A.n.* + и *луг* ($P = 0.0001$); между *A.n.* — и *луг* ($P = 0.0024$).

На корнях всех особей *T. repens* из всех вариантов были клубеньки, цвет которых варьировал от

бледно-розового до бесцветного, что свидетельствует о наличии азотфиксации, хотя, судя по цвету клубеньков, не очень интенсивной.

Мы нашли согласованность между числом видов травянистых растений в описании и представленностью АМ в корнях модельных видов. Значения соответствующих коэффициентов корреляции Пирсона для *F. rubra* $r = 0.81$ ($P < 0.0001$), для *T. repens* $r = 0.67$ ($P < 0.0008$) (в обоих случаях $n = 21$; для расчетов использованы средние значения F_{total} в сосуде и число видов травянистых растений на участке).

Значения F_{rh} составили у *F. rubra*: $94 \pm 1\%$ (*A.n.* +), $82 \pm 3\%$ (*A.n.* —) и $92 \pm 4\%$ (*луг*); у *T. repens*: $43 \pm 6\%$ (*A.n.* +), $34 \pm 5\%$ (*A.n.* —) и $30 \pm 2\%$ (*луг*). Таким образом, корневые волоски в 2–3 раза чаще встречались у овсяницы, по сравнению с клевером, и в среднем немного чаще у растений, росших на почве из зарослей *A. negundo*, по сравнению с другими вариантами. По критерию Тьюки попарные различия F_{rh} значимы только между вариантами *A.n.* + и *A.n.* — ($P = 0.0087$).

Различия между отдельными городскими участками вносят ощутимый вклад в общую изменчивость характеристик микоризообразования. Об этом свидетельствует большая разность значений R^2_{adj} для объясняющих моделей, учитывающих (*LMM*) или не учитывающих (*GLM*) особенности разных участков. Напротив, для встречаемости корневых волосков изменчивость, объясняемая особенностями участков, т.е. разностью значений R^2_{adj} в *LMM* и *GLM*, незначительна.

Связь между встречаемостью корневых волосков и развитием модельных растений. В сосудах, в которых у тест-растений было много корневых волосков, в среднем была также большая масса особей тест-растений (рис. 4) (*F. rubra*: $r = 0.63$; $P = 0.0021$; *T. repens*: $r = 0.42$; $P = 0.0598$; в обоих случаях $n = 21$). Увеличение средней массы особей с ростом средней встречаемости корневых волосков подтверждено в *GLM* при дополнительном учете в качестве источника изменчивости вида растения ($F_{\text{root hairs (1; 38)}} = 16.96$ [$P = 0.0002$]; $F_{\text{species (1; 38)}} = 25.74$ [$P < 0.0001$]; $F_{\text{root hairs} \times \text{species (1; 38)}} = 3.28$ [$P = 0.0781$]). Средняя встречаемость корневых волосков также коррелировала с суммарной надземной массой в контейнере: *F. rubra*: $r = 0.63$; $P = 0.0025$; *T. repens*: $r = 0.48$; $P = 0.0265$; в *GLM*: $F_{\text{root hairs (1; 38)}} = 15.71$ [$P = 0.0003$]; $F_{\text{species (1; 38)}} = 6.43$ [$P = 0.0154$]; $F_{\text{root hairs} \times \text{species (1; 38)}} = 0.04$ [$P = 0.8494$].

Развитие микоризы было сопряжено не с массой тест-растений, а с перераспределением ресурсов между надземной и подземной частями особей. Корреляция между средней встречаемостью АМ и средними значениями RWR положительная (*F. rubra*: $r = 0.74$; $P = 0.0002$; *T. repens*: $r = 0.37$; $P = 0.1016$; в обоих случаях $n = 21$). Увеличение доли корней в массе особи с ростом активности микоризообразования подтвердилось в *GLM* при дополнительном учете в качестве источника изменчивости вида растения ($F_{\text{AM (1; 37)}} = 19.66$ [$P = 0.0001$]; $F_{\text{species (1; 37)}} = 1.38$ [$P = 0.2480$]; $F_{\text{AM} \times \text{species (1; 37)}} = 3.86$ [$P = 0.0569$]).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В проведенном эксперименте прямые средопреобразующие или конкурентные воздействия со стороны вегетирующих деревьев *A. negundo* были исключены. Следовательно, влияние *A. negundo* на другие растения было косвенным, т.е. было обусловлено изменением свойств почв. Это соответствует таким эффектам, наблюдаемым при инвазии *A. negundo*, как снижение разнообразия растений (Emelyanov, Frolova, 2011; Kostina et al., 2016). Пониженное богатство трав в зарослях *A. negundo* видно на полученных данных: в местообитаниях с *A. negundo* было 2–8 видов вегетирующих трав, а в вариантах без него – 10–15 (см. табл. 1). Интересно, что богатство видов из почвенного банка семян не различалось в зависимости от того, анализировали ли почву из зарослей *A. negundo* или вне их (Veselkin et al., 2018).

Особенности развития и строения модельных трав при росте на почве, трансформированной инвазивным *A. negundo*, не очень значительны и

затрагивают не самые важные признаки. Всхожесть, выживаемость и биомасса, стандартно регистрируемые при изучении прямых аллелопатических эффектов, не были связаны с происхождением почвы. Следовательно, наши данные не подтверждают, что в почвах под *A. negundo* накапливаются вещества, ингибирующие ранние этапы развития растений. Это не согласуется с другими оценками аллелопатической активности *A. negundo* (Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013; Yeryomenko, 2014). Возможно, что частично это расхождение связано с методическими особенностями разных исследований. Активности вытяжек из листьев (Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013) и почв могут быть разными из-за того, что почвенная биота может изменять аллелопатическую активность водных вытяжек (Zhu et al., 2011; Li et al., 2015). Расхождения между нашими и опубликованными данными могут также объясняться особенностями модельных объектов. Ранее аллелопатическую активность *A. negundo* тестировали на видах Brassicaceae: *Sinapis alba* (Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013) и *Raphanus sativus* (Yeryomenko, 2014).

Основные установленные эффекты – уменьшение представленности АМ и увеличение обилия корневых волосков на почве из зарослей *A. negundo*. Следовательно, из механизмов обратных воздействий *A. negundo* на почву мы подтвердили косвенные, сопряженные с трансформацией сообществ грибов арбускулярной микоризы (АМГ) или каких-то свойств почв.

АМ у *A. negundo* формируется и в первичном (Zadworny, Eissenstat, 2011), и во вторичном (Kovacs, Szigetvari, 2002; Akhmetzhanova et al., 2012) ареалах. Хотя представленность АМ у *A. negundo* может быть низкой (Veselkin et al., 2017), микориза есть в таких экстремальных местах, как искусственные грунты, длительно находящиеся под асфальтовым покрытием (Veselkin, Prokina, 2016). Устойчивое наличие АМ у *A. negundo* позволяет предполагать постоянное присутствие пропагул АМГ в почве под ним. Поэтому низкая представленность АМ у *F. rubra* и *T. repens* на почве из зарослей *A. negundo* требует иного объяснения, чем предположение только о малой численности АМГ.

Сильнее всего микоризообразование у модельных растений различалось между вариантами *A.n.* + и *луг*. Вследствие этого наблюдалась сильная корреляция между числом видов травянистых растений на участке и развитием АМ. Можно предположить, что в густых зарослях *A. negundo* изменяется не просто представленность АМГ, но и их состав. Это может приводить к изменению микоризы у модельных трав из-за изменения ве-

роятности присутствия в почве специализированных видов АМГ. Несмотря на космополитизм и невысокую хозяиноспецифичность АМГ, существует положительная связь между разнообразием растений и разнообразием АМГ в сообществах. Также существует в разной степени выраженная адаптация видов АМГ к взаимодействию с определенными таксонами растений (Smith, Read, 2008). Поэтому предположение, что в городских местообитаниях без *A. negundo* и за городом разнообразие АМГ выше или иное, чем в зарослях *A. negundo*, обосновано. Свидетельства специфичности состава АМГ под инвазивными растениями не единичны (Zhang et al., 2010; Yang et al., 2014). При этом состав АМГ у инвазивных видов не обязательно менее разнообразен, чем у нативных (Betekhtina et al., 2016).

Важный фактор регуляции развития корневых волосков — содержание доступного фосфора в почве (Ma et al., 2001; Bates, Lynch, 2001). Растения с обильными корневыми волосками успешнее поглощают фосфор при низких концентрациях (Sandral et al., 2018). Поэтому установленные особенности строения растений косвенно свидетельствуют, что в зарослях *A. negundo* почвы могут отличаться какими-то особенностями химического состава. Прямой анализ показал, что по величине pH, содержанию Ca^{2+} , Mg^{2+} и N почвы под *A. negundo* и почвы других местообитаний сходны (табл. 1). По содержанию K_2O и P_2O_5 , напротив, вероятны различия между вариантами *A.n.+* и *A.n.—*: и калия, и фосфора больше под *A. negundo*. Возможно, что хорошая обеспеченность элементами минерального питания обуславливает меньшую долю корней в массе особей при росте на почве из куртин *A. negundo*.

Хотя мы не подтвердили негативное влияние почвы из зарослей *A. negundo* на общее развитие модельных трав, такие эффекты все же нельзя исключить. На это указывает корреляция между встречаемостью корневых волосков и развитием особей. Возможно, что при большей длительности эксперимента усиление отклонений в развитии подземных органов могло бы обусловить возникновение значимых особенностей надземных органов между вариантами опыта.

Обсуждаемые результаты ограничены городскими почвами и местообитаниями. Выбор города в качестве места исследований связан с этапом натурализации *A. negundo* на Среднем Урале. *A. negundo* широко расселился в регионе. Но его самые крупные заросли, в которых, предположительно, сильны средообразующие эффекты, приурочены к населенным пунктам и местам на-

рушений. Специфика урбанизированных местообитаний могла сказаться на результатах эксперимента. Закономерно, что в городских почвах представленность АМ ниже, чем в варианте *луг*. Ранее описывалось снижение АМ с ростом урбанизации (Bainard et al., 2011) и техногенной нарушенности (Betekhtina, Veselkin, 2011). В том числе ослабление АМ было найдено у *A. negundo* с ростом урбанизации (Veselkin, Prokina, 2016; Veselkin et al., 2017). Поэтому особое внимание мы уделили подбору участков, чтобы обеспечить максимальную сопоставимость пар городских местообитаний и различие между ними только по присутствию/отсутствию *A. negundo*. Важно, что по развитию АМ и корневых волосков различаются растения с почв городских участков, на которых *A. negundo* присутствовал или отсутствовал. Это свидетельствует о том, что мы надежно установили обратную связь растения—почва, связанную именно с *A. negundo*, а не с особенностями городских и загородных местообитаний.

Чтобы учесть различия условий между разными городскими участками, мы комбинировали анализ с использованием *GLM* и *LMM* со случайным эффектом. Особенности участков иногда обуславливали заметный вклад в изменчивость признаков — до 15–19% дисперсии. Но этот вклад никогда не был основным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зарослях инвазивного для Евразии дерева *A. negundo* и, вероятно, под его влиянием, изменяются некоторые свойства почв. Это свидетельствует о проявлении при инвазии *A. negundo* обратных взаимодействий между растениями и почвой. Мы не подтвердили, что в почвах под *A. negundo* накапливаются вещества, ингибирующие раннее развитие аборигенных трав. Следовательно, прямые, передающиеся через почву, аллелопатические эффекты со стороны *A. negundo* маловероятны. Из механизмов влияния *A. negundo* на почву наиболее вероятны косвенные, сопряженные с трансформацией сообществ почвенных организмов, прежде всего, грибов арбускулярной микоризы, но, возможно, и других групп микроорганизмов. Важно понимать, что наши результаты не исключают, что для инвазии *A. negundo* могут быть важны прямые аллелопатические воздействия с осадками, просачивающимися через листовую полог или слой опада на поверхности почвы.

Передающееся через почву воздействие *A. negundo* на аборигенные травы не сильное. Установленное снижение развития микоризы, обусловленное влиянием *A. negundo*, не сопровождается

угнетением особей в начале онтогенеза. Таким образом, обычно констатируемое негативное влияние инвазивного *A. negundo* на другие растения, богатство и состав фитоценозов едва ли решающим образом обусловлено эффектами plant–soil feedback. Наши результаты позволяют предполагать, что способность к восстановлению растительных сообществ, трансформированных *A. negundo*, вероятно, качественно не отличается от способности к восстановлению сообществ, нарушенных в силу иных причин. Это подтверждается слабым влиянием *A. negundo* на почвенный банк семян (Veselkin et al., 2018). Следовательно, существование длительных эффектов изменения свойств местообитаний, передающихся через трансформацию почвы, для *A. negundo* маловероятно. Поэтому механизмы высокой инвазивности *A. negundo* оправдано искать, анализируя другие биологические и экологические свойства, обуславливающие его средообразующую и конкурентную активность или способность к расселению.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 16-54-00105; осуществление эксперимента) и государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (анализ свойств почв и общий анализ данных).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A. et al., 2012. A rediscovered treasure: Mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // *Ecology*. V. 93. № 3. P. 689–690.
- Anacker B.L., Klironomos J.N., Maherali H., Reinhart K.O., 2014. Phylogenetic conservatism in plant–soil feedback and its implications for plant abundance // *Ecol. Lett.* V. 17. № 12. P. 1613–1621.
- Bainard L.D., Klironomos J.N., Gordon A.M., 2011. The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments // *Mycorrhiza*. V. 21. № 2. P. 91–96.
- Bates T.R., Lynch J.P., 2001. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability // *Plant Soil*. V. 236. № 2. P. 243–250.
- Betekhtina A.A., Veselkin D.V., 2011. Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // *Rus. J. Ecol.* V. 42. № 3. P. 192–198.
- Betekhtina A.A., Mukhacheva T.A., Kovalev S.Y., Gusev A.P., Veselkin D.V., 2016. Abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in invasive *Solidago canadensis* and indigenous *S. virgaurea* // *Rus. J. Ecol.* V. 47. № 6. P. 575–579.
- Bever J.D., 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community // *Ecology*. V. 75. № 7. P. 1965–1977.
- Brouwer N.L., Hale A.N., Kalisz S., 2015. Mutualism-disrupting allelopathic invader drives carbon stress and vital rate decline in a forest perennial herb // *AoB Plants*. V. 7. <http://dx.doi.org/10.1093/aobpla/plv014>
- Call L.J., Nilsen E.T., 2005. Analysis of interactions between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*) // *Plant Ecol.* V. 176. № 2. P. 275–285.
- Callaway R.M., Thelen G.C., Rodriguez A., Holben W.E., 2004. Soil biota and exotic plant invasion // *Nature*. V. 427. P. 731–733.
- Cavaleri M.A., Sack L., 2010. Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: A global meta-analysis // *Ecology*. V. 91. № 9. P. 2705–2715.
- Cipollini D., Rigsby C.M., Barto E.K., 2012. Microbes as targets and mediators of allelopathy in plants // *J. Chem. Ecol.* V. 38. № 6. P. 714–727.
- Csiszár A., 2009. Allelopathic effect of invasive woody plant species in Hungary // *Acta Silv. Lign. Hung.* V. 5. P. 9–17.
- Csiszár Á., Korda M., Schmidt D., Šporcic D., Süle P. et al., 2013. Allelopathic potential of some invasive plant species occurring in Hungary // *Allelopathy J.* V. 31. № 2. P. 309–318.
- Davidson M., Jennions M., Nicotra A., 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis // *Ecol. Lett.* V. 14. № 4. P. 419–431.
- Davis M., Chew M.K., Hobbs R.J., Lugo A.E., Ewel J.J. et al., 2011. Don't judge species on their origins // *Nature*. V. 474. P. 153–154.
- Dorning M., Cipollini D., 2006. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects // *Plant Ecol.* V. 184. № 2. P. 287–296.
- Emelyanov A.V., Frolova S.V., 2011. Ash-leaf maple (*Acer negundo* L.) in coastal phytocenoses of the Vorona River // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 2. № 2–3. P. 161–163.
- Gioria M., Osborne B.A., 2014. Resource competition in plant invasions: Emerging patterns and research needs // *Front. Plant Sci.* V. 5. doi: 10.3389/fpls.2014.00501
- Glushakova A.M., Kachalkin A.V., Chernov I.Y., 2015. Soil yeast communities under the aggressive invasion of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) // *Eurasian Soil Sci.* V. 48. № 2. P. 201–207.
- Glushakova A.M., Kachalkin A.V., Chernov I.Y., 2016. The influence of *Aster × salignus* Willd. invasion on the diversity of soil yeast communities // *Eurasian Soil Sci.* V. 49. № 7. P. 792–795.
- Gruntman M., Segev U., Glauser G., Tielbörger K., 2017. Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: Defence is lost due to enemy release – but not forever // *J. Ecol.* V. 105. № 1. P. 255–264.

- Inderjit, Weiner J., 2001. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? // *Perspect. Plant Ecol.* V. 4. № 1. P. 3–12.
- Janusauskaite D., Straigyte L., 2011. Leaf litter decomposition differences between alien and native maple species // *Balt. For.* V. 17. № 2. P. 189–196.
- Kleunen M., van, Weber E., Fischer M., 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and noninvasive plant species // *Ecol. Lett.* V. 13. № 2. P. 235–245.
- Kleunen M., van, Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M. et al., 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. V. 525. № 7567. P. 100–103.
- Klironomos J.N., 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities // *Nature*. V. 417. P. 67–70.
- Kostina M.V., Yasinskaya O.I., Barabanshchikova N.S., Orlyuk F.A., 2016. Toward a issue of box elder invasion into the forests around Moscow // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 7. № 1. P. 47–51.
- Kovacs G.M., Szigetvari C., 2002. Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain // *Phyton*. V. 42. № 2. P. 211–223.
- Kulmatiski A., Beard K.H., Stevens J.R., Cobbold S.M., 2008. Plant–soil feedbacks: A meta-analytical review // *Ecol. Lett.* V. 11. № 9. P. 980–992.
- Kumar A.S., Bais H.P., 2010. Allelopathy and exotic plant invasion // *Plant communication from an ecological perspective. Signaling and communication in plants* / Eds Baluška F., Ninkovic V. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 61–74.
- Kumschick S., Gaertner M., Vilà M., Essl F., Jeschke J.M. et al., 2015. Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats and recommendations // *BioScience*. V. 65. № 1. P. 55–63.
- Li Y.-P., Feng Y.-L., Chen Y.-J., Tian Y.-H., 2015. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants // *Chin. Sci. Bull.* V. 60. № 12. P. 1083–1091.
- Ma Z., Bielenberg D.G., Brown K.M., Lynch J.P., 2001. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Environ.* V. 24. № 4. P. 459–467.
- Mariotte P., Mehrabi Z., Bezemer T.M., Deyn G.B., de, Kulmatiski A. et al., 2018. Plant–soil feedback: Bridging natural and agricultural sciences // *Trends Ecol. Evol.* V. 33. № 2. P. 129–142.
- Nielsen J.A., Frew R.D., Whigam P.A., Callaway R.M., Dickinson K.J.M., 2015. Germination and growth responses of co-occurring grass species to soil from under invasive *Thymus vulgaris* // *Allelopathy J.* V. 35. № 1. P. 139–152.
- O'Hanlon-Manners D.L., Kotanen P.M., 2006. Losses of seeds of temperate trees to soil fungi: Effects of habitat and host ecology // *Plant Ecol.* V. 187. № 1. P. 49–58.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M., 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am. J. Bot.* V. 98. № 3. P. 539–548.
- Reinhart K.O., Callaway R.M., 2004. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America // *Ecol. Appl.* V. 14. № 6. P. 1737–1745.
- Sandral G.A., Haling R.E., Ryan M.H., Price A., Pitt W.M. et al., 2018. Intrinsic capacity for nutrient foraging predicts critical external phosphorus requirement of 12 pasture legumes // *Crop Pasture Sci.* V. 69. № 2. P. 174–182.
- Smith M.S., Fridley J.D., Goebel M., Bauerle T., 2014. Links between belowground and aboveground resource-related traits reveal species growth strategies that promote invasive advantages // *PLoS One*. V. 9. № 8. P. 1–11.
- Smith S.E., Read D.J., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. N.Y.: Academic Press. 605 p.
- Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R., Wolfe B.E., Callaway R.M. et al., 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting below-ground mutualisms // *PLoS Biol.* V. 4. № 5. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0040140>
- Veselkin D.V., Prokina N.E., 2016. Mycorrhiza formation in ash-leaved maple (*Acer negundo* L.) within the urbanization gradient // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 7. № 2. P. 123–128.
- Veselkin D.V., P'yankov S.V., Safonov M.A., Betekhtina A.A., 2017. The structure of absorbing roots in invasive and native maple species // *Rus. J. Ecol.* V. 48. № 4. P. 303–310.
- Veselkin D.V. Kiseleva O.A., Ekshibarov E.D., Rafikova O.S., Korzhinevskaya A.A., 2018. Abundance and diversity of seedlings of the soil seed bank in the thickets of the invasive species *Acer negundo* L. // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 9. № 2. P. 108–113.
- Vila M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarosik V. et al., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecol. Lett.* V. 14. № 7. P. 702–708.
- Yang R., Zhou G., Zan S., Guo F., Su N., Li J., 2014. Arbuscular mycorrhizal fungi facilitate the invasion of *Solidago canadensis* L. in southeastern China // *Acta Oecol.* V. 61. P. 71–77.
- Yeryomenko Y.A., 2014. Allelopathic activity of invasive arboreal species // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 5. № 3. P. 146–150.
- Zadworny M., Eissenstat D.M., 2011. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots // *New Phytol.* V. 190. № 1. P. 213–221.
- Zhang Q., Yang R., Tang J., Yang H., Hu S., Chen X., 2010. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion // *PLoS One*. V. 5. № 8. P. e12380.
- Zhu X., Zhang J., Ma K., 2011. Soil biota reduce allelopathic effects of the invasive *Eupatorium adenophorum* // *PLoS One*. V. 6. № 9. P. e25393.

The soil of invasive *Acer negundo* thickets is unfavorable for mycorrhizal formation in native herbs

D. V. Veselkin^{a,*}, O. S. Rafikova^a, E. D. Ekshibarov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS,
620144 Ekaterinburg, 8 Marta St., 202, Russia*

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

We investigated one of the possible mechanisms of invasive plant success. This is necessary to predict the course of invasions and have better understanding of the patterns of the structure and regulation of communities. One of the hypotheses explaining the invasive species success is the hypothesis of specific interactions between plant and soil (plant–soil feedback). We tested the hypothesis in which the soil from monospecific thickets of the invasive tree *Acer negundo* L. negatively affects the development of native herbs. The study was carried out as a controlled field experiment in which individuals of *Festuca rubra* L. and *Trifolium repens* L. were grown in selected soil in two different urbanized habitats: in the thickets of invasive species *A. negundo* and in similar habitats without *A. negundo*. In addition, *F. rubra* and *T. repens* were grown in sod-podzolic soil from the suburban meadow. Germination and structure of *F. rubra* and *T. repens* individuals have been taken into account. Seed germination, survival rate, and biomass of native herbs did not depend on the origin of the soil. However, it has been observed that, with growing on the soil of the *A. negundo* thickets, the abundance of arbuscular mycorrhiza in the roots of herbs has decreased, but, on the other hand, the abundance of root hairs has increased. When growing in the soil of *A. negundo* thickets, by comparison with the soil from other urban areas, the occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in the roots was 1.5–2 times lower, and the occurrence of arbuscules was 2.5–3 times lower. In the soil of *A. negundo* thickets, the occurrence of root hairs was slightly, but significantly, higher. A positive correlation was detected between the occurrence of root hairs and the average mass of native herbs. The development of mycorrhiza correlated with redistribution of resources between the aboveground and belowground parts of individual plants. It is concluded that the mechanisms of plant–soil feedback process for *A. negundo* are most likely controlled by indirect effects, especially those effects associated with the transformation of the arbuscular mycorrhiza fungi communities. However, the influence on aboriginal herbs, transmitted by the soil of *A. negundo*, is not so prominent.