

Бетехтина А.А.¹, Веселкин Д.В.^{1,2}¹Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург²Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: betechtina@mail.ru, E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

ПО РЕЗУЛЬТАТАМ НЕПРЯМЫХ СОПОСТАВЛЕНИЙ ИНВАЗИВНЫЕ РАСТЕНИЯ ФОРМИРУЮТ МИКОРИЗУ С МЕНЬШЕЙ ИНТЕНСИВНОСТЬЮ, ЧЕМ АБОРИГЕННЫЕ

Исследована успешность взаимодействия инвазивных растений с арбускулярными грибами. Большинство обсуждаемых материалов получено на Среднем Урале – в г. Екатеринбурге, его окрестностях. Здесь собраны инвазивные *Acer negundo* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle и все сравнительно рассматриваемые аборигенные растения. Два вида, рассматриваемые как инвазивные, собраны за пределами Свердловской области *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. – в Самарской области (г. Тольятти), *Ambrosia artemisiifolia* L. – в Краснодарском крае (г. Краснодар). У всех изученных инвазивных растений, за исключением *Impatiens glandulifera* обнаружена типичная арбускулярная микориза. Находки микориз чужеродных видов соответствует опубликованным данным. Микоризный статус *Heracleum sosnowskyi*, по-видимому, определен нами впервые. Встречаемость грибов в корнях пяти изученных микоризных инвазивных видов ниже, чем у аборигенных растений. Установлено, что данные различия не обусловлены таксономическими или биоморфологическими особенностями инвазивных видов.

Ключевые слова: растительные инвазии, инвазивные растения, арбускулярная микориза.

Одна из гипотез успешности инвазивных растений – гипотеза отсутствия естественных врагов – предполагает специфичность их взаимодействия с гетеротрофными организмами; другая гипотеза предполагает аллелопатическое подавление чужеродными растениями видов местной флоры [1]. К этим гипотезам близко предположение о специфичности у чужеродных растений микоризы [2], [3]. В связи с проблематикой растительных инвазий изучаются разные аспекты микоризообразования. Накапливаются свидетельства, что инвазивные растения негативно влияют на развитие микоризы у местных видов [4]–[6].

Мы исследовали успешность взаимодействия инвазивных растений с арбускулярными грибами. В этой задаче есть две составляющие. Во-первых, оправдан вопрос, различаются ли среди аборигенных и адвентивных растений доли видов, в принципе способных к формированию микориз. Ответ, очевидно, требует больших объемов наблюдений. Во-вторых, легко предугадывается вопрос о том, с каким обилием или с какой интенсивностью микоризные грибы представлены в корнях микоризных аборигенных и адвентивных растений. Поиск ответа на этот вопрос – задача работы.

Большинство обсуждаемых материалов получено на Среднем Урале – в г. Екатеринбурге,

его окрестностях и на биологической станции УрФУ. Здесь собраны инвазивные *Acer negundo* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle и все сравнительно рассматриваемые аборигенные растения, условия сбора и характеристики микоризности которых опубликованы [7], [8].

Однако сравниваемые виды растений собраны в разных местообитаниях и в разные вегетационные периоды. Дополнительно к этому два вида, рассматриваемые как инвазивные, собраны за пределами Свердловской области – в регионах, где они активно внедряются в естественные сообщества: *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. – в Самарской области (г. Тольятти) [9], *Ambrosia artemisiifolia* L. – в Краснодарском крае (г. Краснодар).

Для Свердловской области эти растения отмечены в статусе эфемерофитов [10]. У каждого вида изучено по 5–10 особей.

Долю полей зрения, содержащих арбускулярные грибы (характеристика частоты встречаемости микоризы) определяли микроскопически на гербаризированных фрагментах тонких корней одного-двух последних порядков после мацерации, окрашивания и приготовления давленных препаратов [11]. Фиксировали также наличие темных септированных эндофитов и корневых волосков.

У четырех видов (*Acer negundo*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Hordeum jubatum*) обнаружена типичная арбускулярная микориза, что подтверждают ранее имевшиеся оценки [12], [13].

Отсутствие микоризы у *Impatiens glandulifera* также соответствует опубликованным данным, так как недотрога указана как вид с факультативной микоризностью [12]. В дальнейших расчетах *Impatiens glandulifera* не учитывали. Микоризный статус *Heracleum sosnowskyi*, по-видимому, определен нами впервые, так как в известной литературе сведений о его микоризах найти не удалось.

Встречаемость грибов в корнях пяти изученных микоризных инвазивных видов ниже, чем у аборигенных растений. У первых средняя частота встречаемости грибных структур составляет $29 \pm 6\%$, у вторых – $74 \pm 2\%$ (рис. 1а).

При сравнении этих значений с помощью однофакторного ANOVA различия между пятью инвазивными видами и всеми аборигенными видами, в отношении которых есть оценки ($n = 78$), значимы ($F_{(1, 81)} = 19,42$; $P < 0,0001$; значения встречаемости грибов предварительно подвергали арксинус-преобразованию).

В двухфакторном ANOVA (модель без взаимодействия факторов) оценили возможную

специфику интенсивности микоризации у инвазивных и аборигенных растений в связи с типом их онтогенеза, разделив все виды на однолетние, двулетние и многолетние (рис. 1б).

При таком подходе различия между инвазивными и аборигенными растениями установлены на высоком уровне значимости, как и различия, связанные с типом онтогенеза растений ($F_{\text{инвазивный статус (1, 79)}} = 10,14$; $P = 0,0021$; $F_{\text{тип онтогенеза (2, 79)}} = 9,95$; $P = 0,0001$).

Вывод о меньшей интенсивности микоризации у инвазивных растений подтвержден также в двухфакторных ANOVA, учитывающих таксономическое положение видов.

Такой анализ выполнили в двух вариантах. В одном случае таксономический статус учитывали на уровне классов ($F_{\text{инвазивный статус (1, 80)}} = 20,91$; $P < 0,0001$; $F_{\text{класс (1, 80)}} = 6,24$; $P = 0,0145$). В другом случае ограничились анализом видов сем. *Ariaceae*, *Asteraceae* и *Roaceae* (рис. 1в); при этом для инвазивных видов $n = 4$, так как *Acer negundo* не рассматривали, а для аборигенных видов $n = 35$ ($F_{\text{инвазивный статус (1, 35)}} = 25,51$; $P < 0,0001$; $F_{\text{семейство (2, 35)}} = 8,84$; $P = 0,0008$).

В обоих случаях различия между инвазивными и аборигенными растениями выражены сильно и эти различия мало модифицируются таксономическим положением видов.

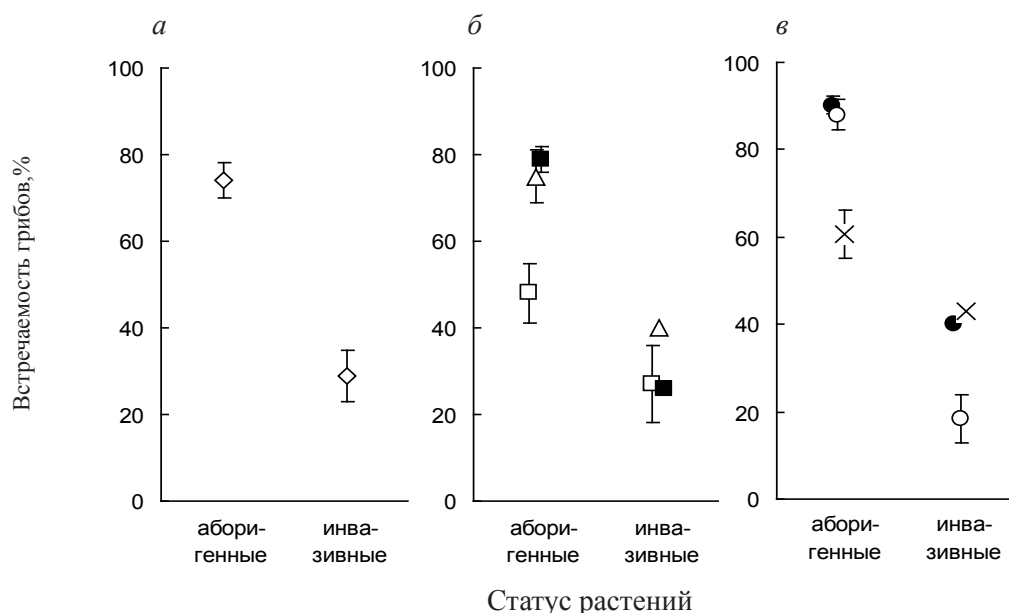


Рисунок 1. Встречаемость грибов в корнях аборигенных и инвазивных растений: а – все оценки; б – в зависимости от продолжительности онтогенеза (открытый квадрат – однолетники; треугольники – двулетники; закрытый квадрат – многолетники); в – в зависимости от семейства (закрытый круг – *Ariaceae*; открытый круг – *Asteraceae*; крест – *Roaceae*). Вертикальные линии – ошибка средней арифметической

Итак, при анализе массива данных, имеющегося в нашем распоряжении, вывод о меньшей интенсивности микоризообразования у чужеродных инвазивных растений, по сравнению с аборигенными, устойчив. Это заключение не является артефактом, обусловленным таксономическими или биоморфологическими

особенностями инвазивных видов. Тем не менее, очевидно, что общность вывода не следует переоценивать, учитывая небольшое число изученных инвазивных растений и использование методики непрямого сопоставления, основанной на сборах разных видов растений в разных местообитаниях и в разные сроки.

08.09.2015

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (14-04-90019, 15-04-07770)

Список литературы:

1. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Журнал общей биологии, 2002. Т. 63. №6. С. 500–508.
2. Pringle A., Bever J.D., Gardes M., Parrent J.L., Rillig M.C., Klironomos J.N. Mycorrhizal symbioses and plant invasions // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009. Vol. 40. №1. P. 699–715.
3. Shah M.A., Reshi Z.A., Khasa D.P. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion // Botanical Review. 2009. Vol. 75. №4. P. 397–417.
4. Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R., Wolfe B.E., Callaway R.M., Thelen G.C., Hallett S.G., Prati D., Klironomos J.N. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms // Plos Biology. 2006. Vol. 4. №5. P. 727–731.
5. Sanon A., Beguiristain T., Cebon A., Berthelin J., Sylla S.N., Duponnois R. Differences in nutrient availability and mycorrhizal infectivity in soils invaded by an exotic plant negatively influence the development of indigenous Acacia species // Journal of Environmental Management. 2012. Vol. 95. Supplement: S. P. 275–279.
6. Endresz G., Somodi I., Kalapos T. Arbuscular mycorrhizal colonization of roots of grass species differing in invasiveness // Community Ecology. 2013. Vol. 14. №1. P. 67–76.
7. Мухин В.А., Бетехтина А.А. Адаптивное значение эндомикориз травянистых растений // Экология. 2006. №1. С. 3–8. [Mukhin V.A., Betekhtina A.A. Adaptive significance of endomycorrhizas for herbaceous plants // Russian Journal of Ecology. 2006. T. 37. №1. С. 1–6]
8. Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. №3. С. 176–183. [Betekhtina A.A., Veselkin D.V. Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // Russian Journal of Ecology. 2011. V. 42. №3. P. 192–198. DOI: 10.1134/S1067413611030040]
9. Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. Некоторые особенности адвентивной флоры Тольятти и ее натурализация // Известия Самарского НЦ РАН. 2010. Т. 12. № 1(9). С. 2334–2340.
10. Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. №3. С. 62–71.
11. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. – 232 с.
12. Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // Ecology. 2012. Vol. 93. №3. P. 689–689.
13. Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. 2006. Vol. 16. №5. P. 299–363.

Сведения об авторах:

Бетехтина Анна Анатольевна, доцент кафедры экологии Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, кандидат биологических наук, 03.02.08 (экология), 03.02.01 (ботаника)
620083 г. Екатеринбург, пр. Ленина, 51, тел.: (343)2617495, e-mail: betekhtina@mail.ru

Веселкин Денис Васильевич, заведующий лабораторией биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН; кандидат биологических наук, 03.02.08 (экология)
620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, тел.: (343)2103858, e-mail: denis_v@ipae.uran.ru