

УДК 581.524.2

В СООБЩЕСТВАХ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ИНВАЗИОННОГО ДЕРЕВА *ACER NEGUNDO* ИЗБИРАТЕЛЬНО СНИЖАЕТСЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ АРБУСКУЛЯРНО-МИКОРИЗНЫХ ТРАВ

© 2024 г. Д. В. Веселкин¹*, Д. И. Дубровин¹, О. С. Рафикова¹

Представлено академиком РАН В.Н. Большаковым

Поступило 20.05.2024 г.

После доработки 30.05.2024 г.

Принята к публикации 06.06.2024 г.

Проверяли, обнаруживается ли одно из последствий инвазий чужеродных растений, предсказываемое гипотезой нарушения мутуализма, в отношении клена ясенелистного (*Acer negundo* L.). Целью было установить, одинаково или по-разному изменяется встречаемость микоризных и немикоризных трав в сообществах с разной степенью доминирования *A. negundo*. Проанализировали результаты 78 геоботанических описаний, выполненных в Белорусском Полесье, в Среднем Поволжье и на Среднем Урале. В каждом регионе описали сообщества с доминированием *A. negundo* и без *A. negundo*. Микоризный статус видов растений определили по базе FungalRoot Database. Установили, что с увеличением вероятности формирования арбускулярной микоризы частота регистрации вида под кронами *A. negundo* снижалась. С увеличением вероятности безмикоризного состояния частота регистрации вида под кронами *A. negundo* возрастала. Таким образом, в сообществах с доминированием *A. negundo* встречаемость арбускулярно микоризных трав избирательно снижалась.

Ключевые слова: инвазии растений, механизмы инвазий, гипотеза о разрыве мутуалистических связей, гипотеза деградировавшего мутуализма, растительные сообщества, типы почвенного питания растений, функциональное разнообразие, plant traits

DOI: 10.31857/S2686738924050063

Гипотезы о трансформации чужеродными растениями почвенных условий или о специфичности обратных связей растения-почва — одни из часто обсуждаемых гипотез, объясняющих успех чужеродных растений. Суть таких гипотез состоит в том, что чужеродные растения могут изменять химические или биологические свойства почв в тех местообитаниях, куда они вторгаются, и создавать избирательно благоприятные условия для собственного развития, но неблагоприятные — для местных растений. Интересна гипотеза “деградировавшего мутуализма” или “нарушения мутуализма” [1–3]: если вторгающиеся чужеродные растения менее зависят от микоризных грибов, чем местные растения, это изменяет местные грибные сообщества

и облегчает проникновение неместных немикоризных видов, препятствуя восстановлению местных микоризных видов. Эта гипотеза подтверждена в мета-анализе [3]. Возможно, что деградация или разрыв микоризных связей запускают систему положительных обратных связей, ведущую к усилению инвазионных процессов. Показательный пример обеспечения успешности инвазии путем подавления местных микоризных грибов — инвазия европейской *Alliaria petiolata* в Северной Америке [4, 5].

Мы исследуем разные компоненты обратных связей растения-почва в отношении инвазионного дерева клена ясенелистного (*Acer negundo*), в частности для того, чтобы понять, приводит ли вторжение *A. negundo* в местные сообщества к изменению успешности формирования микоризы у местных растений. Цель работы: установить, одинаково или по-разному изменяется встречаемость микоризных и немикоризных трав в зависимости от степени доминирования *A. negundo*. Если *A. negundo* влияет

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

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

на сообщества грибов арбускулярной микоризы или на микоризообразование у растущих под его пологом растений, это может приводить к смещению под его кронами пропорций между видами трав в сторону преобладания немикоризных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Районы. Сбор материала выполнен в трех географических регионах: в Белорусском Полесье, в Среднем Поволжье и на Среднем Урале. В зоне широколиственных лесов в Белорусском Полесье (г. Гомель и окрестности) работы проведены в 2021 г. В лесостепной зоне в Среднем Поволжье (г. Ульяновск и окрестности) работы проведены в 2023 г. В южно-таежной подзоне бореально-лесной зоны (г. Екатеринбург и окрестности) работы проведены в 2018–2019 гг. Во всех регионах климат умеренно континентальный, по классификации [6] — холодный с теплым летним сезоном, в том числе с коротким летним сезоном на Среднем Урале. Сходными являются также преобладающие формы и интенсивность антропогенного воздействия на экосистемы.

Общая схема наблюдений и описания сообществ. Во всех регионах сравнивали попарно сопряженные растительные сообщества с доминированием *A. negundo* в одном из них (обозначение “An+”) и без такого доминирования в другом (“An—”). Сообщества подбирали так, чтобы они находились в близких условиях, т. е. находились в пределах одного элемента ландшафта на расстоянии не более 600 м друг от друга и, по возможности, были выровнены по типу местообитания, степени нарушений, условиям увлажнения и по сомкнутости крон. Таким образом, рассматривали комплекс условий в варианте An— как аналог комплекса условий, которые существовали бы в варианте An+, если бы инвазии *A. negundo* не было. Сформирован массив из 78 описаний (по 39 описаний в сообществах An+ и An—): 24 описания из региона Белорусского Полесья (по 12 описаний в сообществах An+ и An—); 30 описаний из региона Среднего Поволжья (по 15 описаний в сообществах An+ и An—); 24 описания из региона Среднего Урала (по 12 описаний в сообществах An+ и An—).

Доминирующими видами деревьев в описаниях An— были: в Белорусском Полесье — *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*; в Среднем Поволжье — *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *Populus balsamifera*, *Quercus robur*, *Salix euxina*; на Среднем Урале — *Prunus padus*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Malus baccata*, *Salix alba*, *Salix fragilis*, *Ulmus laevis*.

При описании сообществ регистрировали все виды растений, растущих на 400 м² в травяно-кустарничковом (травяном) ярусе. Полный массив включает результаты регистраций 338 видов растений, входящих в состав травяно-кустарничкового яруса.

Избирательность встречаемости видов растений в вариантах сообществ An+ и An—. Из 338 видов отобрали такие, которые встречались минимум в 10% из 78 описаний, т. е. в 8 описаниях и чаще. Таких видов оказалось 68. Для каждого из них определили избирательность встречаемости в сообществах с доминированием *A. negundo* (*S*) как долю встреч вида в сообществах с доминированием *A. negundo*. Значения *S* = 0 указывают, что вид никогда не встречается в зарослях *A. negundo*, значения *S* = 1 указывают на абсолютную приуроченность вида к сообществам с доминированием *A. negundo*.

Микоризный статус видов растений определили с использованием глобальной базы FungalRoot Database [7]. В базе систематизированы результаты обследования на наличие микоризы 14,5 тыс. таксонов растений с числом обследований каждого таксона от 1 до 129. Данные этой базы используются в исследованиях разного дизайна, в том числе при изучении феномена аллелопатии у чужеродных растений [8]. Характеристика микоризного статуса вида растения (*M*) — доля случаев выявленного формирования микоризы у вида от общего числа случаев проверки вида на наличие микориз. При таком подходе характеристика *M* имеет вероятностную интерпретацию: *M* = 0 означает, что микориза у вида не была найдена ни разу, *M* = 0.33 — микориза была найдена в трети обследований, *M* = 1.00 — микоризу находили всегда.

Анализ данных. Использовали расчет коэффициентов корреляции Пирсона (*r*) и Спирмена (*r_s*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из 68 отобранных видов растений микориза никогда не обнаруживалась (*M* = 0) у четырех: *Alliaria petiolata*, *Moehringia trinervia*, *Catolobus pendulus* и *Silene latifolia* subsp. *alba*. 64 вида с той или иной вероятностью могут образовывать арбускулярную микоризу. Видов с иными типами микориз не было. У 19 видов значения *M* были равны единице, т. е. микориза обнаруживалась всегда. У 45 видов вероятность формирования микоризы варьировала (*M* = 0.20–0.97).

35 из 68 видов встречались в каждом из трех регионов — в Белорусском полесье, в Среднем Поволжье и на Среднем Урале. 26 видов встречались в двух регионах. 7 видов встречены только в одном регионе. Таким образом, в анализируемом массиве преобладали виды с широким географическим

распространением. Каждый из 68 видов хотя бы один раз был зарегистрирован в сообществе с доминированием *A. negundo* и хотя бы один раз — в сообществе без *A. negundo*. Следовательно, в анализируемом массиве не было видов как с абсолютной приуроченностью, так и с абсолютным избеганием сообществ с доминированием *A. negundo*.

По сравнению с контрольными сообществами без *A. negundo*, в сообществах с доминированием *A. negundo* реже встречались виды, у которых микориза регистрировалась всегда или часто. Виды первой группы ($M = 1.00$) — *Agrostis gigantea*, *Carum carvi*, *Sonchus oleraceus*, *Trifolium medium*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*. Виды второй группы ($M = 0.85–0.96$) — *Achillea millefolium*, *Bromus inermis*, *Calamagrostis epigejos*, *Erigeron canadensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Lolium pratense*, *Lysimachia vulgaris*, *Poa compressa*, *Tussilago farfara*. Также тенденцию реже встречаться в сообществах с доминированием *A. negundo* показали *Dryopteris carthusiana* и *Sisymbrium officinale*, у которых вероятность обнаружения микоризы была невысокой ($M = 0.33–0.50$).

Имели высокие значения показателя S , т. е. были преимущественно приурочены к сообществам с доминированием *A. negundo*, виды с разными способами почвенного питания: немикоризные ($M = 0$: *Catolobus pendulus*, *Silene latifolia* subsp. *alba*), с промежуточными вероятностями формирования микоризы ($M = 0.33–0.75$: *Chelidonium majus*, *Leonurus quinquelobatus*), постоянно микоризные ($M = 1.00$: *Erigeron annuus*, *Pastinaca sativa*).

Корреляция между вероятностью выявления микоризы (M) и избирательностью встречаемости вида в сообществах с доминированием *A. negundo* (S) была отрицательной и статистически значимой ($r = -0.34$; $P = 0.0047$; $n = 68$; рисунок). Поскольку предположения применения параметрической корреляции не выполнялись, определили также тесноту связи между M и S с помощью коэффициента корреляции Спирмена: $r_s = -0.29$; $P = 0.0164$. Таким образом, с увеличением вероятности формирования арбускулярной микоризы частота регистрации вида под кронами *A. negundo* снижалась. Напротив, с увеличением вероятности безмикоризного состояния частота регистрации вида под кронами *A. negundo* возрастала. Это указывает на избирательное снижение встречаемости арбускулярно микоризных трав в сообществах с доминированием *A. negundo*.

Итак, встречаемость трав с арбускулярной микоризой в сообществах с доминированием *A. negundo* преимущественно снижалась. Немикоризные травы или не демонстрировали негативных тенденций, или под кронами *A. negundo* встречались чаще, чем в прочих сообществах. Это соответствует одному из предсказаний гипотезы “деградирующего мутуализма” или “нарушения

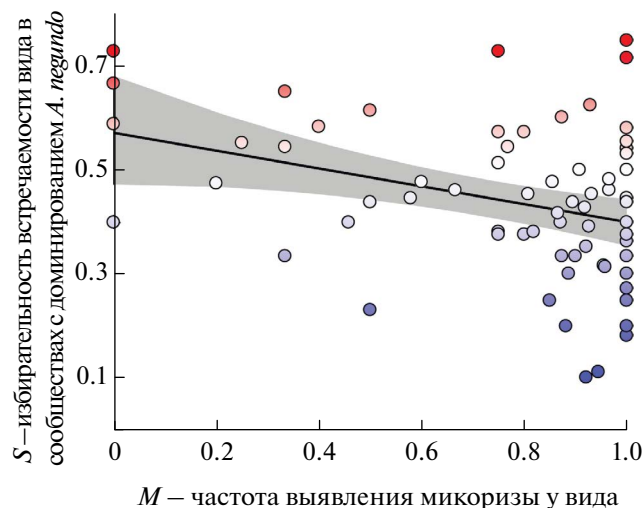


Рис. 1. Зависимость между частотой выявления микоризы у вида в базе FungalRoot Database (M) и избирательностью встречаемости вида в сообществах с доминированием *Acer negundo* (S). Серая заливка — 95%-е доверительные интервалы. Красный компонент заливки точек указывает на преимущественную встречаемость вида в сообществах с доминированием *Acer negundo*, синий — на преимущественное избегание видом сообществ с доминированием *Acer negundo*.

мутуализма” [1–3] об усилении позиций немикоризных растений в сообществах, подвергнувшихся инвазиям. Эта закономерность также согласуется с наблюдавшимся феноменом снижения микоризообразования у растений, выращенных в вегетационных экспериментах на почве из сообществ, трансформированных *A. negundo* [9].

Вероятные причины избирательного снижения встречаемости арбускулярно микоризных трав в подвергшихся инвазии сообществах можно указать лишь гипотетически. Можно предположить, что в почве под густыми кронами *A. negundo* снижается численность грибов арбускулярной микоризы. Исключать этого нельзя, хотя известно, что арбускулярная микориза у *A. negundo* формируется и в первичном [10], и во вторичном [11–13] ареалах. Следовательно, определенный фон микоризных грибов в зарослях *A. negundo* может сохраняться, и “стерилизации” почвы, как это показано, например, для инвазии *Alliaria petiolata* [4, 5] может не происходить. Изменения в зарослях *A. negundo* могут затрагивать не численность, а состав грибов, как это показано для других инвазий [14, 15].

Метаболизм и рост микоризных грибов сильно зависят от поступления фотосинтетически фиксированного углерода (углеводов) от растений. Снижение поступления углерода может быть фактором снижения жизнеспособности микоризных грибов. *A. negundo* способен создавать под своими кронами затенение более сильное, чем аборигенные

древесные виды [16], что обсуждается как механизм его влияния [17]. Затенение снижает эффективность симбиоза для растений [18]. Поэтому, возможно, при лимитировании светом немикоризные растения, не зависящие от грибов, могут получать селективное преимущество над микоризными.

Трансформация сообществ и местообитаний вследствие инвазии *A. negundo* и избирательное снижение встречаемости арбускулярно микоризных трав могут быть не прямо связаны между собой. Немикоризный и микоризный способы почвенного питания — это компоненты широких адаптивных синдромов, описываемых как экологические или фитоценоотические стратегии, затрагивающие экофизиологические особенности и жизненные формы видов, особенности воспроизводства и т. п. С немикоризным состоянием часто сопряжены короткий онтогенез и рудеральная экологическая стратегия. Таким образом, не исключено, что снижение встречаемости арбускулярно микоризных трав может быть результатом отсева видов под кронами *A. negundo* по каким-то иным свойствам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы анализировали микоризообразование как функциональный признак в понимании, близком к используемому при анализе функционального разнообразия. Вероятностный подход определения микоризного статуса видов на основе массива опубликованных сведений позволил получить методически единообразные количественные характеристики, пригодные для формального статистического анализа, без часто используемого в таких случаях огрубления данных с выделением дискретных групп видов (“немикоризных”, “мало микоризных”, “облигатно микоризных” и т. п.). С использованием такого подхода в отношении инвазионного дерева *A. negundo* получено подтверждение гипотезы “деградировавшего мутуализма” или “нарушения мутуализма”. Усиление в сообществах, подвергшихся инвазии *A. negundo*, позиций немикоризных трав можно интерпретировать как упрощение структуры сообществ.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00645, <https://rscf.ru/project/23-24-00645/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Vogelsang K.M., Bever J.D.* Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion // *Ecology*. 2009. Vol. 90, № 2. P. 399–407.
2. *Reinhart K.O., Callaway R.M.* Soil biota and invasive plants // *New Phytologist*. 2006. Vol. 170. P. 445–457.
3. *Grove S., Haubensak K.A., Gehring C., et al.* Mycorrhizae, invasions, and the temporal dynamics of mutualism disruption // *Journal of Ecology*. 2017. Vol. 105, № 6. P. 1496–1508.
4. *Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R., et al.* Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms // *PLoS Biology*. 2006. Vol. 4, № 5. P. e140.
5. *Roche M.D., Pearse I.S., Sofaer H.R., et al.* Invasion-mediated mutualism disruption is evident across heterogeneous environmental conditions and varying invasion intensities // *Ecography*. 2023. P. e06434.
6. *Beck H.E., Zimmermann N.E., McVicar T.R., et al.* Present and future Köppen–Geiger climate classification maps at 1-km resolution // *Scientific Data*. 2018. № 5. P. 180214.
7. *Soudzilovskaia N.A., Vaessen S., Barcelo M. et al.* FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations // *New Phytologist*. 2020. Vol. 227, № 3. P. 955–966.
8. *Kalisz S., Kivlin S.N., Bialic-Murphy L.* Allelopathy is pervasive in invasive plants // *Biological Invasions*. 2021. Vol. 23. P. 367–371.
9. *Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Екшибаров Е.Д.* Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // *Журнал общей биологии*. 2019. Т. 80, № 3. С. 214–225.
10. *Zadworny M., Eissenstat D.M.* Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots // *New Phytologist*. 2011. Vol. 190, № 1. P. 213–221.
11. *Kovacs G.M., Szigetvari C.* Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain // *Phyton*. 2002. Vol. 42, № 2. P. 211–223.
12. *Веселкин Д.В., Прокина Н.Э.* Микоризообразование у клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в градиенте урбанизации // *РЖБИ*. 2016. № 1. С. 31–40.
13. *Веселкин Д.В., Пьянков С.В., Сафонов М.А. и др.* Строение поглощающих корней инвазивного и аборигенных видов клена // *Экология*. 2017. № 4. С. 241–249.

14. Бетехтина А.А., Мухачева Т.А., Ковалев С.Ю. и др. Обилие и разнообразие грибов арбускулярной микоризы у инвазивного *Solidago canadensis* и местного *S. virgaurea* // Экология. 2016. № 6. С. 476–480.
15. DeBellis T., Kembel S.W., Lessard J.P. Shared mycorrhizae but distinct communities of other root-associated microbes on co-occurring native and invasive maples // PeerJ. 2019. Vol. 7. P. e7295.
16. Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С., Лунихина Ю.А., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пустовалова Л.А., Яковлева А.В. и др. Затенение и перехват света в зарослях инвазивных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* // РЖБИ. 2021. № 4. С. 30–42.
17. Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Pustovalova L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. as a mechanism of its influence on ground cover plants // Scientific Reports. 2021. Vol. 11, № 1. P. 20758.
18. Konvalinková T., Jansa J. Lights off for arbuscular mycorrhiza: on its symbiotic functioning under light deprivation // Frontiers in Plant Science. 2016. Vol. 7. P. 1–11.

OCCURRENCE OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL HERBS IS SELECTIVELY DECREASED IN COMMUNITIES INVADED BY ALIEN TREE *ACER NEGUNDO*

D. V. Veselkin^{1, #}, D. I. Dubrovin¹, O. S. Rafikova¹

¹The Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, Russian Federation

[#]e-mail: veselkin_dv@ipae.uran.ru

Presented by Academician of the RAS V.N. Bolshakov

We tested whether one of the consequences of alien plant invasion predicted by the mutualism disruption hypothesis was true in regard to ash-leaved maple (*Acer negundo* L.). The study aimed to determine whether the occurrence of mycorrhizal and non-mycorrhizal herbs varied similarly or differently in communities with different degrees of *A. negundo* dominance. We analysed the results of 78 relevés carried out in the Belarusian Polesie, the Middle Volga region and the Middle Urals. In each region, communities with dominance of *A. negundo* and without it were described. The mycorrhizal status of plant species was determined using the FungalRoot Database. It was found, with an increase in probability of arbuscular mycorrhiza formation, the frequency of those species' registration was decreased in *A. negundo* thickets. On the contrary, with an increase in probability of non-mycorrhizal status, the frequency of those species' registration was increased in *A. negundo* thickets. Therefore, in communities dominated by *A. negundo*, the occurrence of arbuscular mycorrhizal herbs was selectively decreased.

Keywords: plant invasions, mechanisms of invasions, mutualism disruption, degraded mutualism hypothesis, plant communities, types of plant nutrition, functional diversity, plant traits