

Соотношение растений различного микоризного статуса при зарастании отвалов

Д. В. ВЕСЕЛКИН^{1,2}, А. Н. КУПРИЯНОВ^{3,4}, Ю. А. МАНАКОВ³

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: denis_v@iurac.uran.ru

² Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б. Н. Ельцина
620083, Екатеринбург, просп. Ленина, 51

³ Институт экологии человека СО РАН
650065, Кемерово, Ленинградский просп., 10
E-mail: kopr-42@yandex.ru

⁴ АО «Международный научно-производственный холдинг «Фитохимия»»
100009, Караганда, ул. М. Газалиева, 4
E-mail: arglabin@phyto.kz

Статья поступила 2.10.2013

АННОТАЦИЯ

Охарактеризовано обилие растений разного микоризного статуса в эндозоогенетической сукцессии зарастания отвала вскрышных пород Федоровского угольного разреза (Караганда, Казахстан). В ходе сукцессии возрастает обилие растений, облигатно формирующих арбускулярную микоризу. Соотношение обилия растений разного микоризного статуса стабилизируется между 10-м и 20-м годами зарастания, изменяясь после этого незначительно.

Ключевые слова: микориза, травянистые растения, микоризные растения, сукцессии, самозарастание, сухие степи.

К настоящему времени достигнут значительный прогресс в изучении роли микориз в процессах динамики растительности. Установлено, что встречаемость микориз как специального приспособления для оптимизации почвенного питания закономерно изменяется в ходе сукцессий растительности [Lambers et al., 2008; Веселкин, 2012a], а исход конкурентных отношений между растениями во многом определяется возможностью, предрасположенностью и успешностью их взаимодействия с микоризными грибами [Heijden van

der, 1998; 2003; Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007]. Накопленные свидетельства об особенностях взаимодействия растений с микоризными грибами относятся, преимущественно, к естественным сукцессиям – поствулканическим [Gemma, Koske, 1990], постледниковым [Jumpponen et al., 2002] и другим [Miller, 1979; Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007], реже – к сукцессиям, индуцированным человеком [Веселкин, Бетехтина, 2011; Веселкин, 2012a]. Общий вывод, вытекающий из анализа этих работ, состоит в том,

что по мере развития эндозоогенетических сукцессий теснота связи растений с микоризными грибами и важность микоризообразования возрастают.

Представляет несомненный интерес сопоставление закономерностей, полученных в естественных и близких к ним условиях, с закономерностями зарастания отвалов с экстремальными или неблагоприятными физико-химическими свойствами субстратов. Проблематика исследования микоризообразования растений в техногенных местообитаниях, в частности на отвалах разработок полезных ископаемых, не нова. В рамках этого направления выполнено немало работ [Daft, Nicolson, 1974; Чибрик и др., 1980; Чибрик, Саламатова, 1985; Глебова, 1992; Глазырина и др., 2007], но детальный анализ динамики особенностей взаимодействия растений с микоризными грибами в ходе прямых наблюдений за развитием растительности в техногенных местообитаниях, насколько нам известно, не предпринимался. Такой анализ представляется тем более актуальным, что пессимальность локальных эдафических условий при зарастании техногенных субстратов в аридной зоне дополняется и усугубляется неблагоприятными климатическими условиями.

Цель работы – оценить закономерности изменения участия растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, в спонтанном зарастании техногенного отвала в подзоне сухих степей Казахстана на протяжении 29–36-летнего периода наблюдений за сукцессией.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования по зарастанию отвалов проводились на отвале вскрышных пород Федоровского угольного разреза (Центральный Казахстан, г. Караганда, 49°50′ с. ш., 72°51′ в. д.). Отвал, на котором проводили наблюдения, сформирован в 1941–1978 гг., некоторые его части не затронуты земляными и другими работами с 1971 г. Отвал сложен пестроцветными монтмориллонитовыми глинами с включением угольной пыли, алевролитов и аргиллитов. Плотность неравномерная: 1,2–1,3 г/см³ в верхних слоях и 0,8–0,9 г/см³ на глубине

60–90 см. Содержание легкогидролизуемого N составляет 3,5–4,6 мг/100 г, подвижных форм P – 0,6–0,9 мг/100 г, подвижных форм K – 8,5–10,0 мг/100 г почвы. В среднем содержание основных элементов минерального питания на отвале в 3–10 раз меньше, чем в зональных почвах. На некоторых участках наблюдается среднее и сильное сульфатное засоление. Суммарное содержание водорастворимых сульфатов, хлоридов и карбонатов варьирует от 0,07 до 1,33 % массы абсолютно сухой почвы. Содержание ионов HSO_4^{2-} варьирует в диапазоне 0,6–20,6 мг-экв., ионов Cl^- – 0,3–0,8 мг-экв., HCO_3^- – 0,2–0,4 мг-экв.

Наблюдения за естественным зарастанием проведены в 1978, 1980, 1990 и 2006 гг. [Куприянов, 1989; Куприянов, Манаков, 2008] на одном и том же профиле протяженностью 1,5 км, охватывающем разные участки (рис. 1). Околоводный участок (I), иногда заливаемый тальми водами, располагается у основания склона. Его зарастание началось в 1978 г. после искусственного выравнивания. Приподнятый спланированный участок (II), зарастание которого началось также в 1978 г., располагается на периферии приподнятой части отвала. Мелкобугристый спланированный участок (III), зарастание которого началось в 1971 г., располагается в центре приподнятой части отвала. На каждом участке в каждый период наблюдения на площадках 10 · 10 м устанавливали видовой состав травянистых растений с оценкой обилия по шкале Друде. Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова [1995].

Почвенный покров близлежащих территорий представлен темно-каштановыми почвами и солонцами [Стороженко, 1952; Евстифеев, 1959]. В непосредственной близости от отвала обычны степные солонцы на пестроцветных глинах с тонким (до 6 см) гумусово-элювиальным горизонтом и плотным засоленным иллювиальным горизонтом со столбчатой структурой. На темно-каштановых почвах наиболее распространены сухие степи с преобладанием *Stipa capillata* L., *Seseli ledebourii* G. Don, *Artemisia nitrosa* Weber, *Festuca valesiaca* Gaudin. На маломощных почвах формируются сообщества с преобладанием *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Centaurea sibirica* L., *Onosma simplicissima* L., *Scorzonera austriaca*

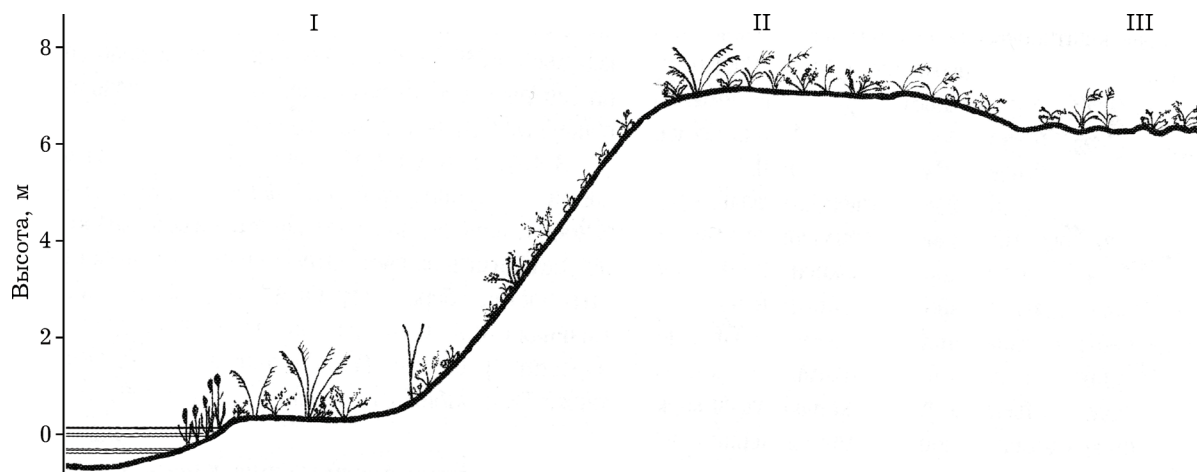


Рис. 1. Расположение участков на отвале (I – околотоводный, II – приподнятый, III – мелкобугристый)

Willd. На солонцах преобладает галофитное разнотравье (*Limonium caspium* (Willd.) Gams, *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, *Atriplex cana* C. A. Mey., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Camphorosma lessingii* Litv.).

Способность растений к микоризообразованию устанавливали по данным более чем из 20 отечественных и англоязычных источников. Виды, для которых во всех публикациях было указано отсутствие микориз, считали немикоризными. К факультативно микоризным относили виды, которые в одних источниках фигурируют как микоризные, а в других – как не образующий микориз. Виды, образующие арбускулярные микоризы в соответствии со всеми источниками, считали облигатно микоризными. Виды, способные наряду с арбускулярными микоризами образовывать и эктомикоризы, отдельно не рассматривали, объединяя их в группу микоризных.

Для анализа участия групп видов разной микоризности в создании суммарного проективного покрытия категории шкалы Друде переводили в оценки покрытия: un – 0,01 %; sol – 0,5 %; sp – 2,5 %; сор1 – 7,5 %; сор2 – 25 %; сор3 – 40 %. Далее в тексте термином “суммарное проективное покрытие” обозначается величина, полученная суммированием оценок проективного покрытия отдельных видов, переведенных из шкалы Друде. Термин “общее проективное покрытие” использован для обозначения зарегистрированной непосредственно на отвале величины проективного покрытия всех растений. Для харак-

теристики временной динамики обилия растений разного статуса использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Варьирующий микоризный статус, т. е. факультативная микоризность, характерна для 18 видов: *Atriplex sibirica* L., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Pallas, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medikus, *Convolvulus arvensis* L., *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, *Juncus gerardii* Loisel., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Lepidium ruderales* L., *Melilotus albus* Medikus, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Plantago major* L., *Polygonum aviculare* L., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Ranunculus sceleratus* L., *Saussurea amara* (L.) DC., *Senecio vulgaris* L., *Typha angustifolia* L.

Большинство растений (49 видов), участвующих в зарастании, облигатно микоризны. Для *Populus balsamifera* L. и *Salix caspica* Pall. наряду с арбускулярными, указываются также эктомикоризы, остальные 47 видов формируют арбускулярную микоризу: *Achillea nobilis* L., *Acroptilon repens* (L.) DC., *Agropyron cristatum* (L.) P. Beauv., *Agrostis gigantea* Roth, *Artemisia austriaca* Jacq., *A. dracunculus* L., *A. nitrosa*, *A. proceriformis* Krasch., *A. sieversiana* Willd., *Astragalus testiculatus* Pall., *Atriplex littoralis* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Carex supina* Willd. ex Wahlenb., *Chartolepis intermedia* Boiss., *Cirsium setosum* (Willd.)

Проективное покрытие (%) растений в ходе самозаращения отвала

Проективное покрытие	Участок, год наблюдения (длительность зарастания, лет)											
	I				II				III			
	1978 (1)	1980 (3)	1990 (13)	2006 (29)	1978 (1)	1980 (3)	1990 (13)	2006 (29)	1978 (8)	1980 (10)	1990 (20)	2006 (36)
Общее	10	60	60	30	10	30	17	30	30	30	35	40
Суммарное	14	116	32	42	5	27	13	40	79	47	32	21
В том числе:												
виды с неизвестным статусом	2	27	4	1	0	2	1	1	4	2	2	2
немикоризные	1	3	1	5	3	10	2	3	19	12	9	4
факультативно микоризные	6	72	12	10	1	5	2	3	36	13	7	3
облигатно микоризные	5	14	15	26	1	10	8	33	20	20	14	12

Besser, *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *E. repens* (L.) Nevski, *Epilobium palustre* L., *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Erigeron acris* L., *Galatella punctata* (Waldst. & Kit.) Nees, *Geranium collinum* Stephan ex Willd., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *H. jubatum* L., *Hyoscyamus niger* L., *Inula britannica* L., *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *L. racemosus* (Lam.) Tzvelev, *Lotus krylovii* Schischk. & Serg., *Medicago falcata* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Plantago media* L., *Poa angustifolia* L., *Potentilla supina* L., *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. & Merr., *P. tenuissima* Litv. ex V. I. Krecz., *Senecio erucifolius* L., *Sonchus arvensis* L., *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Taraxacum officinale* F. H. Wigg., *Tragopogon capitatus* S. A. Nikitin, *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz, *Tripolium vulgare* Nees, *Xanthium strumarium* L.

Для 11 видов, три из которых относятся к Polygonaceae и три – к Chenopodiaceae, не удалось охарактеризовать взаимоотношения с микоризными грибами: *Bassia sedoides* (Pall.) Asch., *Gypsophila perfoliata* L., *Juncus nastanthus* V.I. Krecz. & Gontsch., *Lepidium songaricum* Schrenk, *Lythrum virgatum* L., *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Bunge, *P. triandra* (Pall.) Simonk., *Polygonum bordzilowskii* Klovov, *Rumex halacsyi* Rech., *R. stenophyllus* Ledeb., *Saussurea salsa* (Pall. ex M. Bieb.) Spreng. Для большинства видов этой группы можно предполагать невысокую тесноту микоризных связей или их отсутствие.

Таким образом, 78 % видов, для которых удалось установить тип взаимодействия с микоризными грибами, в той или иной степени способны к формированию микориз. Эта величина меньше известной оценки доли микоризных видов в подзоне северной лесостепи, которая может достигать 90 % [Селиванов и др., 1964], но выше оценки для северных пустынь Казахстана – 65 % [Елеусенова, Селиванов, 1981]. Наибольшее количество немикоризных видов относится к семействам Brassicaceae и Chenopodiaceae, а микоризны преимущественно представители Asteraceae и Poaceae; такое распределение ожидаемо [Селиванов, 1981].

Учитывая, что для травяных экосистем характерны значительные флуктуации состава и соотношения обилий видов [Миркин, Наумова, 1998], а также то, что за период наблюдения изменялись свойства экотопов, влияющие на поселение и выживание растений [Куприянов, Манаков, 2008], наиболее оправдано анализировать не оценки абсолютного проективного покрытия разных групп, а их соотношения. При этом мы учитываем разную длительность развития растительности на участках I–II с одной стороны и на участке III с другой.

В первые годы наибольший вклад в суммарное покрытие растительных группировок вносят немикоризные и факультативно микоризные растения (см. таблицу; рис. 2). Немикоризные растения преобладают на приподнятом участке (40–70 % суммарного покрытия), а факультативно микоризные – на

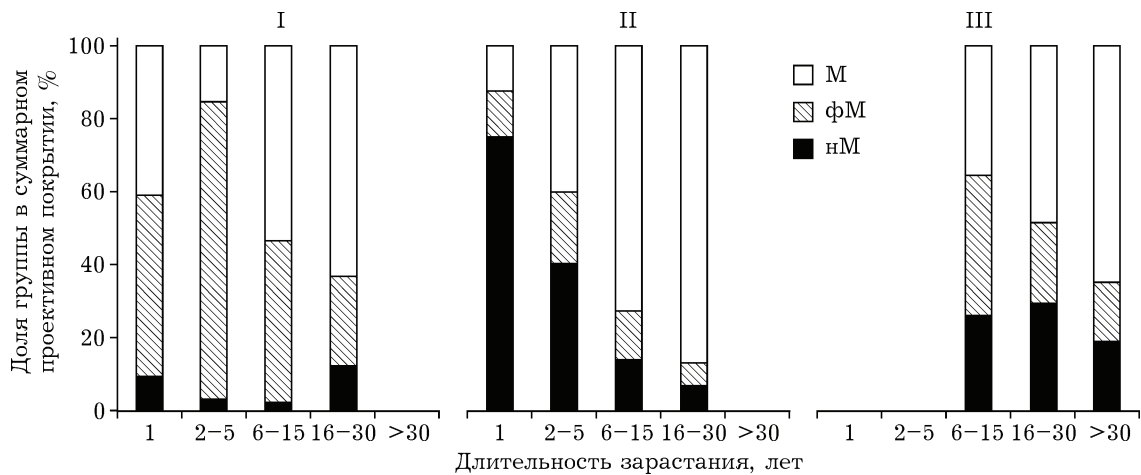


Рис. 2. Доли проективного покрытия немикоризных (нМ), факультативно (фМ) и облигатно микоризных (М) растений на околородном (I), приподнятом (II) и выровненном (III) участках отвала

околородном (50–80 % суммарного покрытия). Обильное развитие факультативно микоризных *Atriplex sibirica* и *Puccinellia distans* обеспечивает всплеск проективного покрытия на околородном участке в начале его зарастания. На последних прослеженных этапах сукцессий явно преобладают облигатно микоризные виды. Их доминирование на околородном (I) и приподнятом (II) участках наступает между 3-м и 13-м годами, на мелкобугристом (III) участке – между 10-м и 20-м годами.

Достаточная близость основных моментов временной динамики участия растений раз-

ной микоризности на всех участках позволяет объединить оценки и проанализировать их совместно (рис. 3), что, на наш взгляд, оправдано для прогноза направлений дальнейшего зарастания. Зависимости изменения абсолютного суммарного проективного покрытия и относительного вклада микоризных растений в суммарное покрытие от длительности зарастания статистически значимы. Коэффициенты корреляции составляют для суммарного покрытия микоризных видов: $r_s = 0,60$; $n = 12$; $p = 0,0412$; для их доли в суммарном покрытии – $r_s = 0,73$; $n = 12$; $p =$

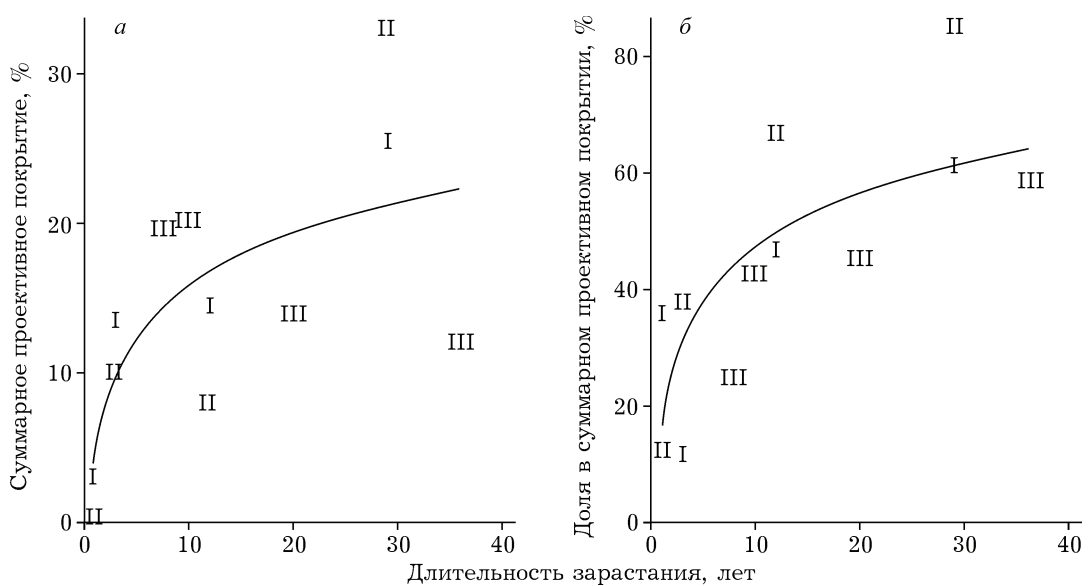


Рис. 3. Суммарное проективное покрытие микоризных растений (а) и их доля в суммарном покрытии (б) в ходе сукцессии (I, II и III – участки)

= 0,0094. Но вид линий, аппроксимирующих функций на рис. 3, свидетельствует, что связь между длительностью зарастания и представленностью микоризных растений скорее нелинейна. И абсолютное покрытие и доля покрытия микоризных растений характеризуются постепенной стабилизацией, выходом на плато при достаточной продолжительности сукцессии. Об этом свидетельствуют заметные разности величин R^2 аппроксимирующих функций для покрытия $R^2 = 0,36$ (прямая линия) и $R^2 = 0,50$ (логарифмическая функция) и для доли покрытия микоризных растений $R^2 = 0,53$ (прямая линия) и $R^2 = 0,58$ (логарифмическая функция). В среднем вклад облигатно микоризных растений в суммарное покрытие начинает превышать 50%-ный порог через 10–20 лет после начала зарастания. А через 30–35 лет он составляет 60–80 %.

К моменту последнего учета участки I и II зарастали 29 лет, участок III – 36 лет. За это время на отвале сформировались флористически обедненные по сравнению с зональными группово-зарослевые сообщества [Шенников, 1964] или сложные группировки [Рева и др., 1974]. Их характерным отличием от зональных является высокое участие видов сем. Brassicaceae и Chenopodiaceae и меньшее, чем в окружающих степях, обилие злаков, разнотравья и эфемероидов [Куприянов, Манаков, 2008]. Присутствие галофильных видов родов *Bassia*, *Halimione*, *Limonium*, *Petrosimonia*, *Salsola*, *Saussurea*, *Suaeda* отражает выраженность процессов засоления, особенно ярко проявляющегося на участке III.

Общее проективное покрытие составило в период последнего учета 30–40 % (см. таблицу), что близко к типичным оценкам для окружающих полынно-типчаковых степей. При объединении данных для всех участков закономерность увеличения покрытия в ходе зарастания не устанавливается как для общего (прямо измеренного в поле) покрытия (коэффициент корреляции между длительностью зарастания и покрытием: $r_s = 0,43$; $n = 12$; $p = 0,1631$), так и для суммарного (пересчитанного на основании категорий шкалы Друде; $r_s = 0,16$; $n = 12$; $p = 0,5191$). Это связано прежде всего со всплеском обилия растений на околородном участке в ранние сроки наблюдений.

Из 97 зарегистрированных на трех участках видов для 86 установлен микоризный статус.

По доступным нам литературным оценкам, не формируют микориз, т. е. немикоризны 19 видов: *Alisma plantago-aquatica* L., *Atriplex sagittata* Borkh., *Brassica campestris* L., *Carex obtusata* Lilj., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Gypsophila altissima* L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Lepidium latifolium* L., *L. perfoliatum* L., *Limonium caspium*, *L. gmelinii*, *Rorippa palustris* (L.) Besser, *Salsola collina* Pall., *S. foliosa* (L.) Schrad., *S. nitraria* Pall., *S. tamariscina* Pall., *Scirpus sylvaticus* L., *Silene suffrutescens* M. Bieb., *Suaeda altissima* (L.) Pall.

Представленные материалы свидетельствуют, что возрастание обилия микоризных растений, наблюдающееся при естественных эндоэкогенетических сменах [Miller, 1979; Gemma, Koske, 1990; Püschel et al., 2007], хорошо воспроизводится в ходе сукцессии в неблагоприятных местообитаниях исследованного отвала. Возможность точной датировки событий, происходящих при формировании сообществ, является важным преимуществом наблюдений за сукцессиями на искусственных субстратах. Наблюдения за развитием сообществ, относительно которых известна абсолютная (в годах) длительность существования, позволили количественно охарактеризовать скорость изменения фитоценотической значимости растений разной микоризности и установить, что соотношение их обилий стабилизируется между 10-м и 20-м годами зарастания.

Необходимо обратить внимание на обстоятельство, важное для корректного понимания представленных данных и обсуждений. Предметом анализа в нашей работе является микоризный статус видов растений, т. е. характеристика вероятности вступления растений во взаимодействие с микоризными грибами, но не характеристика истинной актуальной микоризности. Таким образом, невозможно прямо интерпретировать наши результаты как указание на изменяющуюся в ходе сукцессии тесноту взаимодействия растений с арбускулярными грибами.

Для объяснения наблюдаемых изменений могут быть привлечены две гипотезы. Первая – гипотеза о меньшей конкурентоспособ-

ности немикоризных и факультативно микоризных видов. Такие различия могут быть связаны, например, со способностью растений, находящихся в симбиозе с микоризными грибами, использовать минеральные ресурсы почвы при их низких концентрациях [Lambers et al., 2008]. Высокая конкурентоспособность микоризных видов показана экспериментально [Heijden et al., 1998, 2003] и это объяснение принимается в части работ, описывающих сукцессии в естественных сообществах [Pezzani et al., 2006; Püschel et al., 2007]. Второе предположение состоит в том, что соотношение растений разной микоризности в ходе сукцессии может зависеть только от скорости их поселения, т. е. от уровня эксплерентности или реактивности разных видов. Положительная связь между рудеральной в понимании Дж. Грайма [Grime, 1979] стратегией и избеганием микоризных грибов ранее обсуждалась [Cornelissen et al., 2001]. Известна закономерность повышенной встречаемости немикоризных видов среди видов с рудеральной стратегией по сравнению с видами с конкурентной и смешанными экологическими стратегиями [Cornelissen et al., 2001; Бетехтина, Веселкин, 2011]. Наши данные не позволяют аргументированно принять или отвергнуть одну из этих гипотез, но каждая из них имеет ряд косвенных свидетельств. Для обоснованного выбора между ними требуется проведение специальных исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе спонтанного развития растительности на техногенном отвале, расположенном в аридных условиях Центрального Казахстана, направленно, устойчиво и закономерно меняется соотношение облия (проективного покрытия) растений, по-разному взаимодействующих с микоризными арбускулярными грибами. Эти изменения приводят к росту фитоценотической значимости и доминированию со временем в растительных сообществах исследованного отвала группы облигатно микоризных видов растений.

Работа выполнена при поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4).

ЛИТЕРАТУРА

- Бетехтина А. А., Веселкин Д. В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // *Экология*. 2011. № 3. С. 176–182.
- Веселкин Д. В. Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса – один из аттракторов прогрессивных сукцессий? // *Изв. Самарского НЦ РАН*. 2012а. Т. 14, № 1 (5). С. 1206–1209.
- Веселкин Д. В. Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании “агро-степи” // *Экология*. 2012б. № 4. С. 270–275.
- Веселкин Д. В., Бетехтина А. А. Участие растений разного микотрофного статуса в техногенно обусловленных сукцессиях в степной зоне Урала // *Вестн. ОГУ*. 2011. Т. 131, № 12. С. 44–47.
- Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чибрик Т. С. К вопросу восстановления фиторазнообразия на терриконах угольных шахт Урала // *Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель*. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. С. 149–168.
- Глебова О. В. Микосимбиотрофизм фитоценозов, формирующихся на золоотвалах Южноуральской ГРЭС // *Растения и промышленная среда*. Екатеринбург, 1992. С. 95–101.
- Евстифеев Ю. Г. Почвы города Караганды и их лесомелиоративная характеристика // *Изв. АН КазССР (ботаника и почвоведение)*. 1959. Вып. 2 (5). С. 26–36.
- Елеусенова Н. Г., Селиванов И. А. Микотрофность растений во флоре северных пустынь Казахстана // *Микориза растений*. Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1973. Т. 112. С. 100–111.
- Куприянов А. Н. Биологическая рекультивация отвалов в субаридной зоне. Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР, 1989. 104 с.
- Куприянов А. Н., Манаков Ю. А. Динамика зарастания отвала вскрыши бывшего Федоровского угольного месторождения за 30 лет // *Рекультивация нарушенных земель в Сибири*. Вып. 3. Кемерово: КРЭОО “Ирбис”, 2008. С. 45–55.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Рева М. А., Бакланов В. И. Динамика естественного зарастания террикоников Донбасса // *Растения и промышленная среда*. Свердловск, 1974. С. 109–115.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма конкурентных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Селиванов И. А., Бейрах Э. А., Мельникова С. Л., Саламатова Н. Г. К инвентаризации микотрофных растений лесостепного Зауралья // *Учен. зап. Пермск. гос. ун-та*. 1964. Т. 114. Биология. С. 63–78.
- Стороженко Д. М. Почвы мелкосопочника Центрального Казахстана. Алма-Ата, 1952. 138 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- Чибрик Т. С., Нагибина Т. И., Рябова Т. Е. О микотрофности растений на отвалах угольных разрабо-

- ток Урала // Растения и промышленная среда. Свердловск, 1980. С. 33–79.
- Чибрик Т. С., Саламатова Н. А. Микосимбиотрофизм культурфитоценозов Коркинского угольного разреза // Там же. Свердловск, 1985. С. 54–69.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 457 с.
- Cornelissen J. H. C., Aerts R., Cerabolini B., Werger M. J. A., Heijden van der M. G. A. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. Vol. 129. P. 611–619.
- Daft J., Nicolson T. N. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal wastes in Scotland // *New Phytol.* 1974. Vol. 73. P. 1129–1138.
- Grime J. P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Gemma J. N., Koske R. E. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii // *Amer. J. Bot.* 1990. Vol. 77. P. 1193–1200.
- Heijden van der M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // *Nature*. 1998. Vol. 396. P. 69–72.
- Heijden van der M. G. A., Wiemken A., Sanders I. R. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between cooccurring plant // *New Phytol.* 2003. Vol. 157. P. 569–578.
- Jumpponen A., Trappe J. M., Cazares E. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation // *Mycorrhiza*. 2002. Vol. 12. P. 43–49.
- Lambers H., Raven J. A., Shaver G. R., Smith S. E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends Ecol. Evol.* 2008. Vol. 23. P. 95–103.
- Miller R. M. Some occurrences of vesicular – arbuscular mycorrhiza in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert // *Can. J. Bot.* 1979. Vol. 57. P. 619–623.
- Pezzani F., Montana C., Guevara R. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert // *Mycorrhiza*. 2006. Vol. 16. P. 285–295.
- Püschel D., Rydlova J., Vosatka M. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks // *Basic Appl. Ecol.* 2007. Vol. 8. P. 510–520.

Ratio of Plants with Various Mycorrhizal Statuses at Overgrown Rock Dumps

D. V. VESELKIN^{1, 2}, A. N. KUPRIYANOV^{3, 4}, Yu. A. MANAKOV³

¹ *Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru*

² *Ural Federal university named after the First President of Russia B. N. Yeltsin
620083, Ekaterinburg, Lenina ave., 51*

³ *Institute of human ecology SB RAS
650065, Kemerovo, Leningradskiy ave., 10
E-mail: kupr-42@yandex.ru*

⁴ *International research and production holding “Phytochemistry”
100009, Karaganda, M. Gazaliev str., 4
E-mail: arglabin@phyto.kz*

Abundance of plants of different mycorrhizal status in endoecogenetical succession of overgrowing of overburdened rocks in Fedorovsky open-pit mine (Karaganda, Kazakhstan) was characterized. During the succession abundance of species obligately forming an arbuscular mycorrhiza increased. The ratio of plants with different mycorrhizal status stabilizes between the 10th and 20th years of overgrowth, varying only slightly thereafter.

Key words: mycorrhiza, herbaceous plants, mycorrhizal plants, succession, self-organized vegetation, dry steppe.