

doi 10.18699/vjgb-25-09

Оценка биоразнообразия грибов арбускулярной микоризы при восстановительной сукцессии на песчаных карьерах

А.А. Крюков  , А.П. Юрков , А.О. Горбунова, Т.Р. Кудряшова , А.И. Горенкова ,
Ю.В. Косильников , Ю.В. Лактионов 

Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

 aa.krukov@arriam.ru

Аннотация. Грибы арбускулярной микоризы (АМГ) играют ключевую роль в восстановительных сукцессиях растительных сообществ после антропогенных нарушений, в частности на песчаных карьерах. АМГ помогают растениям в водном и минеральном питании, ускоряя восстановление растительного покрова. Целью исследования было изучить биоразнообразие АМГ молекулярно-генетическими методами на разных стадиях зарастания двух карьеров Ленинградской области. Молекулярно-генетическая идентификация грибов проводилась с использованием анализа Illumina MiSeq по регионам ITS1 и ITS2 в качестве баркода для поиска операционных таксономических единиц с идентификацией микроорганизмов до вида. Референтом служила адаптированная и проверенная на ошибки база генетических последовательностей АМГ из NCBI. В исследовании использовалась оптимизированная для песчаных почв методика выделения нуклеиновых кислот. Максимальное биоразнообразие АМГ наблюдалось на начальных стадиях зарастания – пионерной и злаковой. На кустарниковой стадии разнообразие снижалось в пять раз, а затем на лесной стадии восстанавливалось почти до уровня злаковой. Биоразнообразие и видовой состав АМГ могут значительно меняться между стадиями восстановительной сукцессии, что может в первую очередь зависеть от биоразнообразия трав, с которыми АМГ вступают в симбиотические отношения наиболее эффективно. Показана достоверная отрицательная корреляция между числом видов АМГ и числом видов древесных растений. Проведенное исследование может помочь в понимании того, как развивается растительно-грибной симбиоз в восстановительных сукцессиях и какие АМГ наиболее эффективно помогают в восстановлении растительного покрова.

Ключевые слова: грибы арбускулярной микоризы; биоразнообразие; восстановительная сукцессия; песчаный карьер; Illumina.

Для цитирования: Крюков А.А., Юрков А.П., Горбунова А.О., Кудряшова Т.Р., Горенкова А.И., Косильников Ю.В., Лактионов Ю.В. Оценка биоразнообразия грибов арбускулярной микоризы при восстановительной сукцессии на песчаных карьерах. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(1):72-78. doi 10.18699/vjgb-25-09

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках соглашения № 075-15-2022-320 от 20.04.2022 о предоставлении гранта в форме субсидий из федерального бюджета на осуществление государственной поддержки создания и развития научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего». Работа проведена с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ВНИИСХМ.

Evaluation of the biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi during regenerative succession in quarries

A.A. Kryukov  , A.P. Yurkov , A.O. Gorbunova, T.R. Kudriashova , A.I. Gorenkova ,
Y.V. Kosulnikov , Y.V. Laktionov 

The All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Pushkin, St. Petersburg, Russia

 aa.krukov@arriam.ru

Abstract. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play a key role in the regenerative successions of plant communities after anthropogenic disturbances, particularly in quarries. AMF help plants with water and mineral nutrition, contributing to the restoration rate of vegetation cover. The research is aimed to study the biodiversity of AMF using molecular genetic methods at different stages of overgrowth of two quarries in the Leningrad region. Molecular genetic identification of fungi was carried out using Illumina MiSeq analysis of the ITS1 and ITS2 regions as barcodes for the identification of operational taxonomic units (OTUs) with species-level identification. An adapted and error-checked AMF genetic sequence database from NCBI was used as a reference. The study applied an optimized nucleic acid isolation technique for sandy soils. The results showed maximum AMF biodiversity at the initial stages of overgrowth – pioneer and grass stages – with minimum diversity observed at the shrub stage, where it decreased by five times. At the forest stage, the biodiversity of AMF was almost restored to the level seen at the grass stage. It has been shown that

the biodiversity and species composition of AMF can vary greatly between the stages of regenerative succession and probably depends primarily on the biodiversity of grasses, with which AMF most effectively enter into symbiotic relationships. The analysis showed a reliable negative correlation between the number of AMF species and the number of woody plant species. Such studies can aid in understanding how plant-fungal symbiosis develops in regenerative successions and which AMF most effectively contribute to vegetation cover restoration.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; biodiversity; regenerative succession; quarry; Illumina

For citation: Kryukov A.A., Yurkov A.P., Gorbunova A.O., Kudriashova T.R., Gorenkova A.I., Kosulnikov Y.V., Laktionov Y.V. Evaluation of the biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi during regenerative succession in quarries. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(1):72-78. doi 10.18699/vjgb-25-09

Введение

Большинство высших растений (более 90 % семейств) формируют арбускулярную микоризу с грибами (АМГ) подотдела Glomeromycotina отдела Mucoromycota (Spatofora et al., 2017). В симбиозе АМГ помогают растению с водным и минеральным питанием, взамен получая сложные органические вещества. При восстановительных сукцессиях микоризные взаимодействия повышают способность растений к конкуренции и преодолению неблагоприятных эдафических условий (van der Heijden et al., 1998; Lambers et al., 2008). Наличие микоризы может быть важным фактором, способствующим успешному освоению растениями свободных субстратов. Микоризные симбионты могут существенно улучшить условия роста растений-первопоселенцев. Наличие микоризы очень важно для адаптации растений к условиям недостатка азота, фосфора и других элементов минерального питания, неблагоприятного водного и воздушного режима, обедненности субстрата органическими формами углерода (Aikio, 2000). До сих пор получено очень мало прямых доказательств того, что АМГ могут способствовать развитию сукцессии (Smith, Read, 2008). Видовой состав сообществ АМГ оказывает большое влияние на продуктивность растений, структуру растительных сообществ, сукцессионные процессы и функционирование экосистем (Wu, 2017). Количественный и видовой состав микромицетов в значительной степени определяется характером растительности (Сумина и др., 2010). Разнообразие и активность микоризных грибов являются важным фактором, обуславливающим биоразнообразие и функционирование экосистемы, и наоборот, разнообразие и структура растительного покрова могут влиять на разнообразие популяций АМГ (Jeffries, Varea, 2001). Предполагается, что в субстрате песчаных карьеров разнообразие АМГ будет ниже, чем в зональных почвах. Это связано с низким содержанием почвенной влаги, которая имеет фундаментальное значение для выживания данных микроорганизмов (Ganugi et al., 2019).

Анализ биоразнообразия микроорганизмов в почвах в настоящее время проводится с помощью методов высокопроизводительного секвенирования, в первую очередь с помощью Illumina MiSeq. Для идентификации АМГ обычно используют область ITS (internal transcribed spacer) или фланкирующие ее участки SSU (Small SubUnit) и LSU (Large SubUnit) рибосомальных генов (Kryukov et al., 2020). Иногда используют другие гены или полногеномное секвенирование. Отсутствие консенсуса относительно маркера штрихкодирования у Glomeromycotina явно затрудняет как экологические, так и филогенетические исследования. Консервативные участки генов SSU и LSU

хорошо подходят для определения АМГ до рода, но из-за низкой вариабельности неэффективны для идентификации видов (Örik et al., 2014). Для определения АМГ до вида лучше использовать вариабельные ITS, хотя при этом часто могут быть выявлены и виртуальные таксоны (Kryukov et al., 2020).

Целью исследования является оценка биоразнообразия АМГ молекулярно-генетическими методами на разных стадиях зарастания двух песчаных карьеров Ленинградской области.

Материалы и методы

Материал был собран в середине лета 2018 и 2019 гг. на двух разновозрастных песчаных карьерах, расположенных во Всеволожском районе Ленинградской области – Кузьмолово (60.116448N, 30.545006E) и Калелово (60.256590N, 29.971972E). На пионерной стадии сообщества были слабо сомкнуты, общее проективное покрытие не превышало 20 %. На злаковой стадии (дублируется на указанных карьерах) в сообществах, преимущественно образованных травами, господствовали злаки. На кустарниковой стадии верхний ярус сообществ был образован кустарниками и подростом деревьев. Лесная стадия была представлена молодняком растительности лесного типа. Для каждой стадии восстановительной сукцессии на карьерах были заложены пробные площадки 5 × 5 м (Горбунова, Сумина, 2021). Для генетического анализа состава АМГ пробы отбирали на 20 площадках, по 4 площадки для каждого номера сукцессии. Отбор проб почвы на каждой площадке проводили в 5-кратной повторности, по возможности с ризосферы пяти видов растений (*Agrostis capillaris*, *Artemisia vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Tussilago farfara*) (всего до 25 образцов почвы с каждой площадки). Указанные виды растений образуют симбиоз с АМГ (Wang, Qiu, 2006; Akhmetzhanova et al., 2012). Ботаническое описание площадок и оценка уровня микоризации растений проведены ранее (Горбунова, Сумина, 2021).

Для молекулярно-генетической идентификации АМГ была использована оптимизированная методика с применением секвенирования Illumina MiSeq (Kryukov et al., 2020; Yurkov et al., 2024). Пробы брали из ризосферной почвы, содержащей мицелий и споры АМГ. Для выделения ДНК в пробирку объемом 2 мл помещали навеску 0.5 г замороженной почвы и 1 г гранатовой крошки для измельчения материала (Pinaev et al., 2022). Затем в подогретую пробирку с почвой добавляли 700 мкл СТАВ-буфера (2 % СТАВ, 1.4 М NaCl, 20 мМ EDTA, 100 мМ Tris-HCl pH = 8.0). Пробирки каждые 15 мин встряхивали

на вортексе по 1 мин и выдерживали до 2 ч при +65 °С. После термической, химической и механической обработки образцы центрифугировали 5 мин, супернатант переносили в новые пробирки. С остатков почвы проводили дополнительный смыв ДНК, встряхивая почву с 500 мкл воды в течение 5 мин, и после дополнительного центрифугирования второй супернатант объединяли с первым. Дополнительный смыв водой был необходим, поскольку ДНК имеет свойство адсорбироваться на частичках песчаной почвы. Очистку полученной ДНК от примесей проводили с помощью двукратной экстракции равным объемом хлороформа. Каждый раз после центрифугирования (10 мин при 14000 об/мин, Eppendorf, Германия) отбирали супернатант с ДНК и переносили его в новую пробирку. ДНК осаждали 2/3 объема изопропанола с 0.4 М NaCl, промывали 70 % этиловым спиртом, подсушивали 3 мин и далее растворяли в воде (Maniatis et al., 1982). Затем ДНК очищали с использованием магнитных частиц AMPure XP (Beckman Coulter, США).

Очищенную ДНК использовали для раздельной ПЦР маркерных регионов ITS1 и ITS2 с универсальными праймерами. Праймеры для Illumina MiSeq с адаптерами 5'-TCGTCCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAG-3' для прямых праймеров и 5'-GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAG-3' для обратных праймеров изготовлены в ЗАО «Евроген» (Россия). Прямой праймер ITS5 (5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3') и модифицированный нами обратный праймер ITS-2RK (5'-CGTTCAAAGATTCGATGATTCAC-3') были использованы для амплификации ITS1 участка, прямой праймер ITS3 (5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3') и обратный ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATGATATGC-3') – для амплификации ITS2 участка. После первого раунда ПЦР, включающего 20 циклов, продукт ПЦР разводили в 100 раз и проводили повторную амплификацию с 30 циклами. После амплификации и визуализации на агарозном геле продукт ПЦР по ITS1 и ITS2 объединяли для каждой пробы и очищали на магнитных частицах AMPure XP (Beckman Coulter, США).

Перед секвенированием очищенные ампликонные библиотеки по каждой площадке объединяли так, чтобы для каждой площадки было получено одно секвенирование, характеризующее видовой состав АМГ. Ампликонные библиотеки секвенировали на приборе Illumina MiSeq с использованием набора реактивов MiSeq® Reagent Kit v3 (600 циклов) с двусторонним чтением (2 × 300 н.) (Illumi-

na, Inc., США). Выявленные последовательности обрабатывали с помощью программного обеспечения Illumina (Illumina, Inc., США). В результате секвенирования на платформе Illumina MiSeq с прямого и обратного праймеров были получены последовательности в формате FASTQ. Данный формат включает в себя записи последовательностей и показатели качества прочтения (quality score) для каждой нуклеотидной позиции. Результаты секвенирования представлены в базе NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/PRJNA997898/>, BioProject ID: PRJNA997898).

Методика биоинформатического анализа подробно описана ранее (Крыков et al., 2020). В нашем исследовании анализ проводился с использованием локальной базы данных референсных последовательностей. Взятые для основы последовательности из базы NCBI были отфильтрованы на ошибки. Для отсева ошибок анализировались авторство, год секвенирования, проводились ручной анализ выравнивания и филогенетический анализ. В настоящее время наша база содержит информацию по 33 родам и 176 видам АМГ.

Результаты

Для анализа биоразнообразия АМГ на четырех стадиях восстановительной сукцессии было проведено 20 секвенирований с глубиной до 100000 прочтений на образец (по 4 секвенирования для каждой стадии сукцессии для двух карьеров). Биоинформатическая обработка данных выполнена с использованием программного обеспечения USEARCH software (Edgar, 2010). Для полученных результатов посчитаны индексы биоразнообразия Маргалефа, Шеннона и индекс полидоминантности Вильямса (табл. 1).

Произведен поиск операционных таксономических единиц (ОТЕ) для грибов различных отделов (табл. 2) по четырем стадиям сукцессии на двух карьерах. ОТЕ могут обозначать как реальные отдельные виды, так и виртуальные таксоны (не имеющие близкого референса в базе данных) различного таксономического уровня.

Наиболее низкое число ОТЕ АМГ (Mucoromycota (Glomeromycotina)) обнаружено для кустарниковой стадии (2), а самое высокое – для злаковой в Кузьмолово (11). Интересно, что для других отделов грибов (Ascomycota и Basidiomycota) наиболее высокое биоразнообразие отмечено на пионерной стадии восстановительной сукцессии.

Таблица 1. Индексы биоразнообразия и полидоминантности АМГ на площадках разных стадий сукцессии

№	Стадия сукцессии	Карьер	Индекс Маргалефа, D_{Mg}	Индекс видового разнообразия Шеннона, H_N	Индекс полидоминантности Вильямса, D^{-1}
1	Пионерная	Калелово	1.33 ^{ab}	1.59 ^c	2.06 ^c
2a	Злаковая		0.89 ^c	0.92 ^d	1.46 ^d
2б	Злаковая	Кузьмолово	1.18 ^b	2.97 ^a	6.95 ^a
3	Кустарниковая		0.26 ^d	0.26 ^e	1.09 ^d
4	Лесная		1.51 ^a	2.07 ^b	3.58 ^b

Примечание. Индексы a–d указывают на достоверно различающиеся значения оцениваемого параметра ($p < 0.05$). Зеленый цвет – высокие значения, синий – низкие.

Таблица 2. Число выявленных ОТЕ грибов по отделам

Отдел (подотдел)	Номер сукцессии				
	1	2a	2б	3	4
Ascomycota	124	78	126	86	118
Zoopagomycota	1	0	2	2	1
Basidiomycota	106	52	82	68	96
Chytridiomycota	4	0	2	0	2
Mucoromycota (Glomeromycotina)	10	7	11	2	8
Mucoromycota (Mortierellomycotina)	6	1	11	7	15
Mucoromycota (Mucoromycotina)	3	1	11	1	9
Cryptomycota	4	2	5	1	17

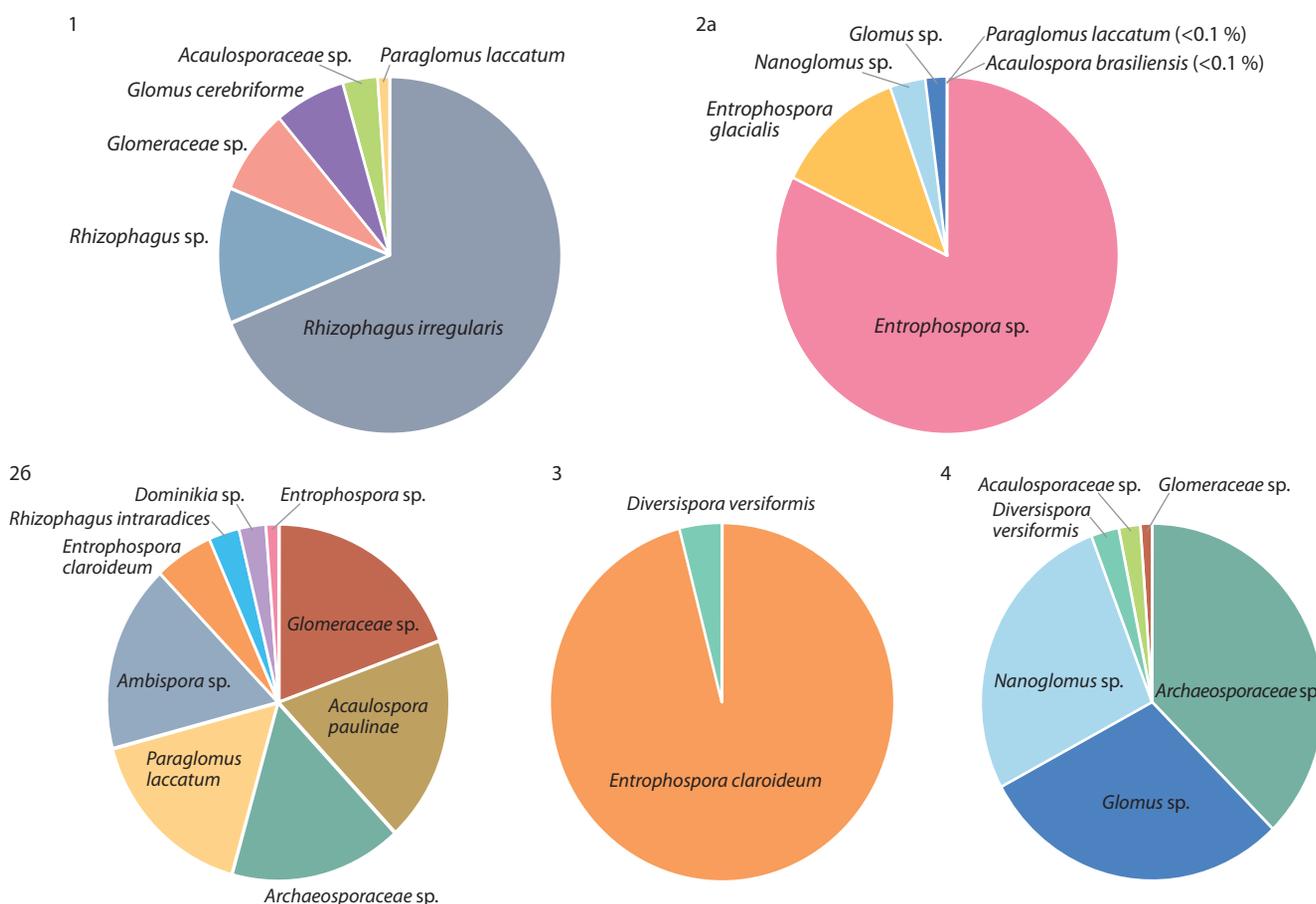


Рис. 1. Видовой состав и доля прочтений (в %) Glomeromycotina на разных стадиях восстановительной сукцессии. Номера стадий соответствуют табл. 1.

Около половины обнаруженных ОТЕ АМГ удалось идентифицировать до вида (рис. 1). Доля прочтений в секвенировании позволяет судить о встречаемости обнаруженных видов на каждой стадии сукцессии: 1 (пионерная стадия, Калелово) – *Rhizophagus irregularis* (68.9 %), *Rh. sp.* (12.2 %), *Glomeraceae sp.* (7.8 %), *Glomus cerebriforme* (6.7 %), *Acaulosporaceae sp.* (3.3 %), *Paraglomus laccatum* (1.1 %); 2a (злаковая стадия, Калелово) – *Entrophospora sp.* (81.2 %), *E. glacialis* (12.6 %), *Nanoglomus sp.*

(3.5 %), *Glomus sp.* (2.1 %), *Paraglomus laccatum* (0.1 %), *Acaulospora brasiliensis* (0.1 %); 2б (злаковая стадия, Кузьмолово) – *Glomeraceae sp.* (19.8 %), *Acaulospora paulinae* (18.0 %), *Archaeosporaceae sp.* (17.1 %), *Paraglomus laccatum* (16.1 %), *Ambispora sp.* (16.0 %), *Entrophospora claroideum* (5.6 %), *Rhizophagus intraradices* (3.2 %), *Dominikia sp.* (2.8 %), *Entrophospora sp.* (1.4 %); 3 (кустарниковая стадия, Кузьмолово) – *Entrophospora claroideum* (95.6 %), *Diversispora versiformis* (4.4 %); 4 (лесная стадия,

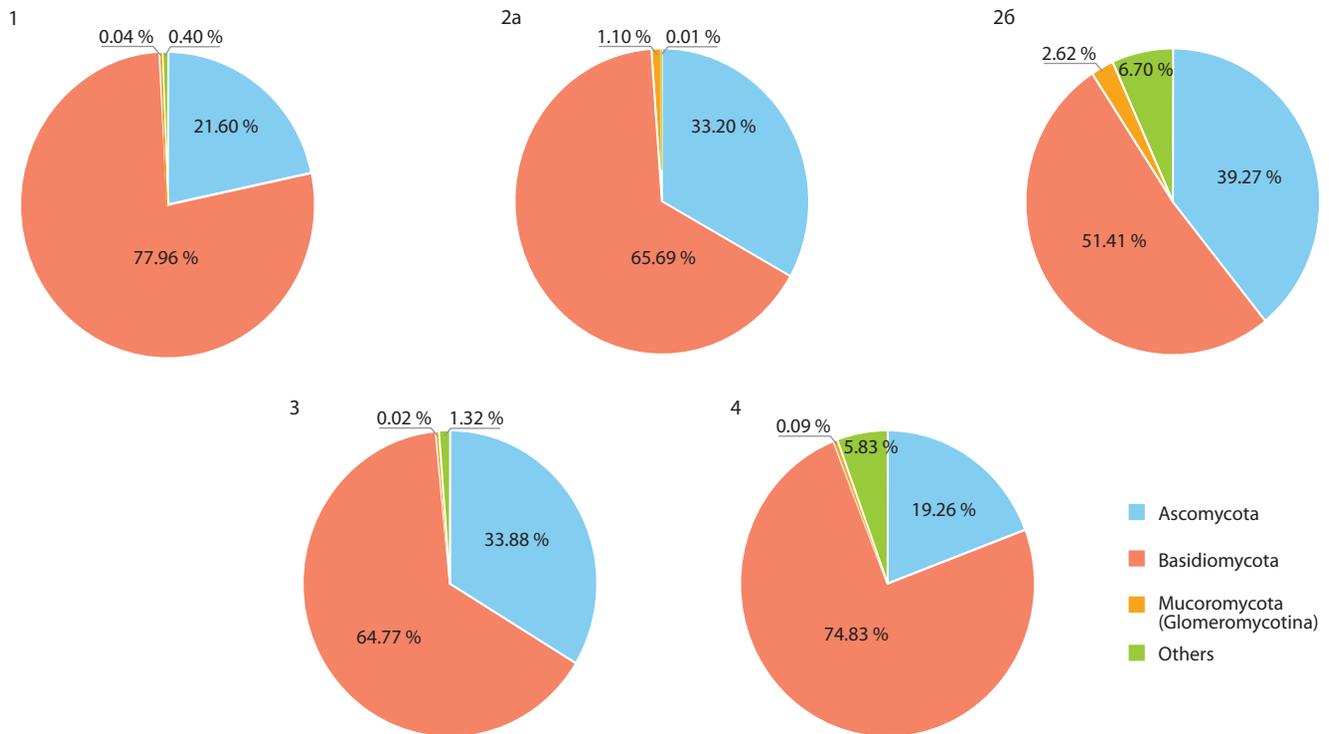


Рис. 2. Доля прочтений по результатам секвенирования Illumina MiSeq для представленных отделов царства грибов на разных стадиях восстановительной сукцессии.

Номера стадий соответствуют табл. 1.

Кузьмолово) – *Archaeosporaceae* sp. (37.7 %), *Glomus* sp. (29.3 %), *Nanoglomus* sp. (27.2 %), *Diversispora versiformis* (2.6 %); *Acaulosporaceae* sp. (2.1 %), *Glomeraceae* sp. (1.1 %). Интересно, что на пионерной стадии преимущественно распространен *R. irregularis*, который затем замещается другими АМГ.

Доля числа прочтений после секвенирования Illumina MiSeq для основных отделов грибов на двух карьерах для четырех стадий сукцессии представлена на рис. 2. На всех стадиях сукцессии преобладают грибы отдела Basidiomycota. Больше всего прочтений Basidiomycota на пионерной стадии, на злаковой стадии их доля падает, затем снова возрастает на кустарниковой и в большей степени на лесной стадии. Также значительна доля грибов отдела Ascomycota. Грибы других отделов в массе ДНК представлены слабо на всех стадиях восстановительной сукцессии. Следует отметить, что на злаковой стадии АМГ представлены максимальным числом видов и имеют наиболее высокое значение в общей доле прочтений на других стадиях. В целом доля прочтений АМГ невелика по сравнению с другими отделами грибов, что отмечалось и для других проведенных в природе исследований. Максимальная доля прочтений для АМГ по ITS с использованием универсальных праймеров составляет до 2 % (Senés-Guerrero, Schüßler, 2015).

По стадиям восстановительной сукцессии были оценены корреляции между числом видов АМГ, числом видов других отделов грибов и различными показателями, взятыми из работы (Горбунова, Сумина, 2021), такими как число видов трав, мхов, древесных растений, общее

проективное покрытие растений и проективное покрытие по группам растений. Была обнаружена достоверная отрицательная корреляция (–0.85) между числом видов АМГ и числом видов древесных растений.

Обсуждение

Полученные результаты в целом соответствуют общему мировому тренду исследований АМГ. В нашей работе наибольшее биоразнообразие АМГ выявлено на злаковой стадии развития восстановительной сукцессии, наименьшее – на кустарниковой. На злаковой стадии развития восстановительной сукцессии наблюдается наибольшее разнообразие трав (до 32 видов на площадку) (Горбунова, Сумина, 2021), на лесной стадии их примерно такое же количество (до 26 видов). На пионерной и кустарниковой стадиях биоразнообразие трав минимально. Судя по всему, для АМГ наличие широкого видового разнообразия трав выгодно в связи с большим спектром доноров питательных веществ, что может принести пользу и грибам, и в итоге растениям (Kiers et al., 2011). Похожие результаты наблюдались при обследовании сукцессии грибного сообщества отступающего ледника в Каскадных горах (Jumpponen et al., 2012). Авторы отмечают, что при увеличении разнообразия микоризных грибов возрастают видовое разнообразие растений и первичная продукция растительного сообщества, что согласуется с более ранними исследованиями (van der Heijden et al., 1998). В нашей работе достоверная отрицательная корреляция (–0.85) была показана только при сравнении числа видов АМГ и числа видов древесных растений на кустарниковой

стадии: число видов деревьев было максимально при минимальном числе видов АМГ. Корреляции между числом видов травянистых растений и числом видов АМГ не обнаружено. Возможно, это связано с множеством независимых факторов, влияющих на растительность и АМГ (Горбунова, Сумина, 2021).

Основываясь на результатах по микроскопии проб (Горбунова, Сумина, 2021), мы заметили, что с ходом сукцессии количество грибных пропагул в почве и разнообразие видов микоризных грибов не возрастают, а на стадии кустарников даже снижаются. Это частично согласуется с полученными нами молекулярно-генетическими данными. Следует заметить, что количество АМГ, фиксируемых при микроскопии, почти всегда ниже, чем при молекулярно-генетических исследованиях (Kryukov et al., 2020).

Zobel и Örik (2014) сформулировали гипотезу среды обитания, чтобы выделить ситуацию, когда наблюдается корреляция между биоразнообразием АМГ и растений, но, в отличие от нулевой гипотезы об отсутствии корреляции («независимости»), нет прямой причинно-следственной связи. Например, во время первичной сукцессии растения обычно заселяют местообитание раньше АМГ, а затем действуют как потенциальный фильтр для АМГ, т. е. АМГ – это «пассажиры», поскольку они следуют за растениями. Однако ограниченное распространение АМГ в стабильном сообществе может привести к тому, что сообщество АМГ будет сильнее определять, какие растения будут закрепляться во время вторичной сукцессии. В этом случае сообщество АМГ становится движущей силой (Zobel, Örik, 2014).

Данные по биоразнообразию на двух карьерах, полученные в настоящем исследовании, различаются из-за разного возраста этих карьеров. Карьер Калелово относительно новый, площадки нарушены значительно, зарастают непродолжительное время, деревьев и кустарников почти нет, их возраст небольшой. Карьер Кузьмолово зарастает уже около тридцати лет. В основном там активно идет древесное возобновление, но есть места, еще не заросшие деревьями и кустарниками (Горбунова, Сумина, 2021). Наличие разных стадий на двух карьерах дает возможность более полно изучить изменение биоразнообразия в становлении восстановительной сукцессии. В ходе восстановления растительности (кустарниковая и лесная стадии) возрастает конкуренция между почвенной микробиотой, происходит экологическая фильтрация видов грибов, занесенных на первой стадии, видовой состав меняется и остаются АМГ, более приспособленные к симбиозу со злаками (Yurkov et al., 2024). Замечено, что *R. irregularis* исчезает на злаковой стадии и более характерен для нарушенной пионерной стадии. В ходе развития экосистемы он замещается другими видами АМГ. В то же время этот вид широко распространен в других регионах, что было показано в нашей работе по оценке биоразнообразия АМГ на Северном Кавказе (Yurkov et al., 2024). Биоразнообразие АМГ на песчаных карьерах Ленинградской области ниже, чем в различных пробах почвы с Кавказа, что согласуется с предположением о низком биоразнообразии АМГ в песчаных почвах (Ganugi et al., 2019).

На пионерной стадии отмечено довольно много видов АМГ, поскольку экологические ниши еще не заняты и ви-

довое разнообразие в большей мере зависит от случайных факторов, в основном от заноса грибов на площадку (van der Heijden et al., 2015). На злаковой стадии эффективность симбиоза между АМГ и растениями достигает максимальных значений, число видов АМГ также является максимальным. На кустарниковой стадии злаки замещаются кустарниками и подростом деревьев, ассоциированных с эктомикоризными грибами (осина, береза и др.); травы угнетены недостатком света и корнями древесных растений, что приводит к резкому снижению разнообразия АМГ. На лесной стадии видов трав становится несколько больше из-за присоединения типичных лесных видов, но конкуренция за свет и почвенные ресурсы остается высокой, что отражается в некотором увеличении разнообразия АМГ (Neuenkamp et al., 2021).

На распределение грибного биоразнообразия по таксономическим группам (см. рис. 2) влияют как случайные факторы (в основном пионерная стадия), так и конкурентный отбор (более поздние стадии). На пионерной стадии в пробах преимущественно определяются базидио- и аскомицеты, занесенные на площадку ветром, водой, человеком и животными, споры которых распространяются значительно легче, чем споры АМГ (Janowski, Leski, 2022). На злаковой стадии доля АМГ возрастает, так как появляется больше видов растений, с которыми занесенные ранее извне АМГ могут вступать в симбиоз. Максимальный процент АМГ объясняется их комплементацией с травами, большим числом видов травянистых растений и снижением конкуренции между АМГ. Почвы становятся более плодородными, условия – более благоприятными и для группы других грибов (см. рис. 2), доля которых максимальна на этой стадии сукцессии. В кустарниковом сообществе доля АМГ минимальна, как минимальны разнообразие и проективное покрытие трав-микоризообразователей. Здесь доминируют кустарники и подрост деревьев, которые активно образуют симбиоз с эктомикоризными грибами, к которым относятся многие базидиомицеты и в меньшей степени аскомицеты. На площадках лесной стадии похожая ситуация, только деревья развиты сильнее, что может влиять на возрастание доли базидиомицетов, и значительно присутствие других групп, так как в сообществе много древесного опада и почвы более развиты (Горбунова, Сумина, 2021).

Заключение

Восстановительная сукцессия на песчаных карьерах представлена четырьмя последовательными стадиями зарастания свободного субстрата и восстановления древесной растительности: пионерной, злаковой, кустарниковой и лесной. Биоразнообразие АМГ высоко на первых стадиях восстановительной сукцессии. Наибольшее разнообразие АМГ наблюдается на злаковой стадии развития сукцессии. В первую очередь это связано со значительным числом видов травянистых растений, с которыми АМГ более эффективно вступают в симбиотические отношения. Наименьшее биоразнообразие АМГ, наблюдаемое на кустарниковой стадии, связано с плохим ростом травянистых растений (в том числе злаков) в тени кустарников, что приводит к уменьшению числа видов АМГ и их обилия. Наиболее распространенным АМГ на пионерной стадии

является *R. irregularis*. Затем преимущество получают другие виды АМГ. Результаты показали, что биоразнообразие и видовой состав АМГ могут сильно меняться между стадиями восстановительной сукцессии и, вероятно, в первую очередь зависят от биоразнообразия трав. Хотя существуют разные гипотезы о первоочередной важности грибов или растений, наша работа показывает, что, скорее всего, именно растения определяют, какие АМГ будут жить рядом с ними, а не наоборот.

Список литературы / References

Горбунова А.О., Сумина О.И. Динамика микорризообразования у некоторых видов растений в ходе восстановительной сукцессии на песчаных карьерах (Ленинградская область). *Ботанический журнал*. 2021;106(1):22-42. doi 10.31857/S0006813621010051 [Gorbunova A.O., Sumina O.I. Dynamics of mycorrhization in some plant species during progressive succession on sand quarries (Leningrad region). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 2021; 106(1):22-42. doi 10.31857/S0006813621010051 (in Russian)]

Сумина О.И., Власов Д.Ю., Долгова Л.Л., Сафронова Е.В. Особенности формирования сообществ микромицетов в зарастающих песчаных карьерах севера Западной Сибири. *Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология*. 2010;2:84-90 [Sumina O.I., Vlasov D.Y., Dolgova L.L., Safronova E.V. Formation features of the micromycete communities in overgrown sand quarries of the North of Western Siberia. *Vestnik SPbGU. Seriya 3. Biologiya = Vestnik of Saint Petersburg University*. 2010;2:84-90 (in Russian)]

Aikio S. Plant Adaptive Strategies in Relation to Variable Resource Availability, Soil Microbial Processes and Ecosystem Development. Acad. diss. Oulu, 2000

Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H.C. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. *Ecology*. 2012; 93(2):689-690. doi 10.1890/11-1749.1

Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*. 2010;26(19):2460-2461. doi 10.1093/bioinformatics/btq461

Ganugi P., Masoni A., Pietramellara G., Benedettelli S. A review of studies from the last twenty years on plant-arbuscular mycorrhizal fungi associations and their uses for wheat crops. *Agronomy*. 2019; 9(12):840. doi 10.3390/agronomy9120840

Janowski D., Leski T. Factors in the distribution of mycorrhizal and soil fungi. *Diversity*. 2022;14(12):1122. doi 10.3390/d14121122

Jeffries P., Barea J.M. Arbuscular mycorrhiza – a key component of sustainable plant-soil ecosystems. In: Hock B. (Ed.) *The Mycota*. Vol. 9. Berlin; Heidelberg: Springer, 2001;95-113. doi 10.1007/978-3-662-07334-6_6

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*. 2012;12: 43-49. doi 10.1007/s00572-001-0152-7

Kiers E.T., Duhamel M., Beesetty Y., Mensah J.A., Franken O., Verbruggen E., Fellbaum C.R., Kowalchuk G.A., Hart M.M., Bago A., Palmer T.M., West S.A., Vandenkoornhuysen P., Jansa J., Bucking H.

Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*. 2011;333(6044):880-882. doi 10.1126/science.1208473

Kryukov A.A., Gorbunova A.O., Machs E.M., Mikhaylova Y.V., Rodionov A.V., Zhurbenko P.M., Yurkov A.P. Perspectives of using Illumina MiSeq for identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *Vavilov J Genet Breed*. 2020;24(2):158-167. doi 10.18699/VJ19.38-o

Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends Ecol Evol*. 2008;23(2): 95-103. doi 10.1016/j.tree.2007.10.008

Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. *Molecular Cloning. A Laboratory Manual*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory, 1982

Neuenkamp L., Zobel M., Koorem K., Jairus T., Davison J., Öpik M., Vasar M., Moora M. Light availability and light demand of plants shape the arbuscular mycorrhizal fungal communities in their roots. *Ecol Lett*. 2021;24(3):426-437. doi 10.1111/ele.13656

Öpik M., Davison J., Moora M., Zobel M. DNA based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. *Botany*. 2014;92(2):135-147. doi 10.1139/cjb-20130110

Pinaev A.G., Kichko A.A., Aksenova T.S., Safronova V.I., Kozhenkova E.V., Andronov E.E. RIAM: a universal accessible protocol for the isolation of high purity DNA from various soils and other humic substances. *Methods Protoc*. 2022;5(6):99. doi 10.3390/mps 5060099

Senés-Guerrero C., Schüßler A. A conserved arbuscular mycorrhizal fungal core-species community colonizes potato roots in the Andes. *Fungal Divers*. 2015;77(1):317-333. doi 10.1007/s13225-015-0328-7

Smith S.E., Read D.J. *Mycorrhizal Symbiosis*. Cambridge: Academic Press, 2008

Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., Lazarus K., Smith M.E., Berbee M.L., Bonito G., Corradi N., Grigoriev I., Gryganskyi A., James T.Y., O'Donnell K., Roberson R.W., Taylor T.N., Uehling J., Vilgalys R., White M.M., Stajich J.E. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 2017;108(5):1028-1046. doi 10.3852/16-042

van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 1998;396:72-75. doi 10.1038/23932

van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol*. 2015;205:1406-1423. doi 10.1111/nph.13288

Wang B., Qiu Y.L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. 2006;16:299-363. doi 10.1007/s00572-005-0033-6

Wu Q.-S. (Ed.) *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants*. Singapore: Springer, 2017. doi 10.1007/978-981-10-4115-0

Yurkov A.P., Kryukov A.A., Gorbunova A.O., Kudriashova T.R., Kovalchuk A.I., Gorenkova A.I., Bogdanova E.M., Laktionov Y.V., Zhurbenko P.M., Mikhaylova Y.V., Puzanskiy R.K., Bagrova T.N., Yakhin O.I., Rodionov A.V., Shishova M.F. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct ecosystems of the North Caucasus, a temperate biodiversity hotspot. *J Fungi*. 2024;10(1):11. doi 10.3390/jof10010011

Zobel M., Öpik M. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities – which drives which? *J Veg Sci*. 2014;25(5):1133-1140. doi 10.1111/jvs.12191

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 30.08.2024. После доработки 22.10.2024. Принята к публикации 30.10.2024.