

МАРГАРИТА АЛЕКСАНДРОВНА ГЛАЗЫРИНА
кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Margarita.Glazyrina@urfu.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА
кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
natalia.lukina@urfu.ru

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ЧУКИНА
кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии и биохимии растений Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор кафедры физиологии и биохимии растений Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

ЕЛЕНА СЕРГЕЕВНА ОКОРОКОВА
магистрант кафедры экологии Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

POTENTILLA BIFURCA L. НА ЗОЛООТВАЛАХ УРАЛА В РАЗНЫХ ЗОНАЛЬНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ*

Целью работы было изучение пространственной и возрастной структур, а также морфофизиологических параметров и показателей микотрофности ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. (сем. Rosaceae Juss.), произрастающих на рекультивированных золоотвалах Урала: Южноуральской (ЮУГРЭС, лесостепная зона) и Верхнетагильской (ВТГРЭС, таежная зона) государственных районных электростанций. *Potentilla bifurca* – хамефит, ксеромезофит, засухоустойчивый вид, растет в степных районах на сухих открытых глинистых и каменистых склонах. В лесной зоне встречается редко, для Среднего Урала является заносным (адвентивным) видом. Показано, что ценопопуляции *Potentilla bifurca*, произрастающие на рекультивированных золоотвалах, характеризуются высокой плотностью особей, являются нормальными неполночленными, с преобладанием прегенеративных возрастных состояний. Поддержание популяций происходит преимущественно вегетативным путем. Проведен анализ структурно-функциональных параметров листа (толщина листа, число клеток и число хлоропластов на единицу площади, индексы общей ассимилирующей поверхности клеток и хлоропластов, содержание флавоноидов, азота и фосфора). Исследования структуры фотосинтетического аппарата листьев *Potentilla bifurca* показали, что растения с золоотвала ЮУГРЭС отличаются от растений с золоотвала ВТГРЭС достоверно большими размерами толщины листовой пластиинки, вызванными увеличением размеров клеток палисадного мезофилла. Отмечено значительное (на 33 %) увеличение числа клеток палисадной паренхимы в единице площади листа у растений на золоотвале ЮУГРЭС по сравнению с ВТГРЭС. Показано, что количество флавоноидов, содержание общего азота и общего фосфора в листьях *Potentilla bifurca* было достоверно выше в лесостепной зоне. В корнях *Potentilla bifurca* обнаружена арbusкулярная микориза, представленная гифами, везикулами и единичными арбускулами, показатели микоризы выше в таежной зоне. На биометрические параметры особей, морфофизиологические параметры и показатели микоризы оказывали влияние зонально-климатические условия, связанные в основном с количеством осадков и инсоляцией.

Ключевые слова: *Potentilla bifurca* L., золоотвалы, популяция, мезоструктура фотосинтетического аппарата, флавоноиды, микориза

ВВЕДЕНИЕ

Техногенные ландшафты, возникающие в результате интенсивного и разнообразного воздействия на природные ландшафты, из-за низкой биологической продуктивности и специфических биофизических и биохимических свойств образуют своеобразные провалы и барьеры на путях планетарной миграции веществ и энергии. Ониискажают нормальный ход всех фундаментальных процессов, протекающих в биосфере, в том числе биологический круговорот азота, газовый режим атмосферы, снижают их интенсивность [19]. В промышленно развитых районах Земли наблюдается рост территорий, подвергающихся антропогенной и техногенной трансформации, что влечет за собой уменьшение экологического и фитоценотического разнообразия видов растений, приводит к упрощению структуры сообществ, понижению их продуктивности, синантропизации растительного мира. Во флоре нарушенных территорий зачастую появляются неаборигенные виды растений. Занос антропохорных видов в разные регионы и их дальнейшая натурализация способствуют перестройке естественного хода флорогенеза. Формирование адвентивных фракций флор различных регионов приводит к сближению флор, развивающихся в разных природно-климатических условиях [16].

Полнота знаний о способах адаптации растений к условиям промышленных отвалов может быть достигнута при сочетании исследований на разных уровнях организации биосистемы – субклеточном, клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом.

В связи с этим целью данной работы было изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций *Potentilla bifurca* L., произрастающих на золоотвалах Урала в разных зонально-климатических условиях (таежная и лесостепная зоны), а также морфофизиологических особенностей листьев и показателей микротрофности данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Potentilla bifurca L. (лапчатка двувильчатая) – многолетний невысокий длиннокорневищный полукустарничек высотой до 25–30 см с деревянистыми подземными стеблями из семейства Rosaceae Juss. Листья непарноперистые, цельнокрайние, на верхушке часто двунадрезные, покрыты рыхло прилегающими или почти прижатыми волосками. Данный вид распространен в черноземных областях Средней России, преимущественно в юго-восточных и южных районах европейской части и в Сибири. Севернее изредка заносится по нарушенным местам, часто по насыпям железных дорог [6], [12].

Potentilla bifurca – хамефит, ксеромезофит, засухоустойчивый вид. Растет в степных районах на сухих открытых глинистых и каменис-

тых склонах, по залежам, по железнодорожным насыпям, по обочинам дорог [12]. В лесной зоне встречается редко, для Среднего Урала является заносным (адвентивным) видом [7].

Potentilla bifurca является перспективной в лекарственном отношении (содержит дубильные вещества, флавоноиды, фенольные соединения и др.) [18].

Исследования проводили в начале июля 2013 года на золоотвалах Южноуральской государственной районной электростанции (ЮУГРЭС – 54°56'30" с. ш.; 61°15'12" в. д.; площадь 68 га) и Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС – 57°23'00" с. ш.; 59°56'00" в. д.; площадь 125 га), расположенных соответственно в лесостепной и таежной (подзона южной тайги) зонах. Возраст золоотвалов примерно одинаков, подача пульпы прекращена в начале 60-х годов XX века. В 1964–1966 годах проведена рекультивация золоотвала ЮУГРЭС с покрытием всей поверхности слоем черноземной почвы и посевом многолетних трав. Биологическая рекультивация на части золоотвала ВТГРЭС была начата в 1968–1970 годах и продолжалась в последующие годы. Применилось нанесение слоя глинистого грунта толщиной 10–15 см полосами 7–10 м с таким же межполосным пространством.

Зола каменных и бурых углей, складируемая в золоотвалы, является специфическим субстратом, обладающим рядом особенностей. По механическому составу зола представлена фракциями песка и пыли с большой примесью измельченного шлака. Для золы характерна низкая влагоемкость, слабая теплопроводность, щелочная реакция среды, следовые количества или полное отсутствие азота, недостаточное содержание калия и в некоторых случаях недостаточное содержание фосфора в доступной для растений форме (табл. 1).

Сбор фактического материала проведен по общепринятым методикам. Обследование проводили детально-маршрутным методом. Для изучения горизонтальной и возрастной структур ценопопуляций (ЦП) *Potentilla bifurca* в исследуемых растительных сообществах случайным образом закладывали учетные площадки ($0,25 \text{ м}^2$): на золоотвале ЮУГРЭС – 37 шт., на золоотвале ВТГРЭС – 32 шт. Счетными единицами при исследовании ЦП *Potentilla bifurca* являлись особи вегетативного происхождения – раметы. На данных площадках определяли плотность особей. Далее особи *Potentilla bifurca* с площадок выкапывали, высушивали в лабораторных условиях до воздушно-сухого состояния, разбирали по возрастным группам [2] и взвешивали на весах Sartorius с точностью до 0,01 г.

Для морфологического анализа вегетативных и генеративных особей каждого возрастного состояния на золоотвале ВТГРЭС было взято 278

Таблица 1

Золоотвал	Химический состав зольного субстрата [20]						N, %	Содержание подвижных форм элементов, мг/100 г золы	рН по KCl	
	Валовое содержание основных элементов (% на прокаленную навеску)							P ₂ O ₅		
	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	SO ₃				
ЮУГРЭС	58,3	31,4	7,2	2	0,3	0,7	0,08	2,7	1,6	
ВТГРЭС	48,4	23,4	14,2	4,9	2,9	3,8	следы	23,5	7	
									8,5	

особей *Potentilla bifurca*, из них 189 вегетативных и 89 генеративных, на золоотвале ЮУГРЭС – 650 особей, из них 608 вегетативных и 42 генеративных. Морфологический анализ вегетативных особей проведен по 6 признакам: высота особи, см; число листьев, шт.; число пар листочеков в листьях, шт.; длина и ширина листа, см; масса растения, г. Анализ генеративных особей проводили по 11 признакам: высота особи, см; число генеративных и вегетативных побегов, шт.; высота генеративных и вегетативных побегов, см; число листьев, шт.; число пар листочеков в листьях, шт.; длина и ширина листа, см; число цветков, шт.; масса растения, г.

Также были определены индексы возрастности ценопопуляций (Δ) [17], эффективности (ω) [3], восстановления ($I_{\text{в}}$) и замещения ($I_{\text{з}}$) [4].

Для исследования мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата отбирали по 5–10 сформированных листьев с 10–15 генеративных особей данного вида из каждого местообитания.

Анализ показателей мезоструктуры листьев проводили на растительном материале, фиксированном в 3,5 % растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН = 7,0). Поперечные срезы листьев получали с использованием замораживающего микротома МЗ-2 (Россия). Определение количества клеток в единице площади листа проводили после макерации тканей в 20 % растворе KOH при нагревании с помощью счетной камеры Горяева. Измерения толщины листа, размеров клеток мезофилла и хлоропластов проводили с помощью специализированного комплекса для анализа мезоструктуры листьев Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия), используя световой микроскоп Meiji MT 4300L («Meiji Techno», Япония). Изучали следующие параметры: толщину листа, число клеток и число хлоропластов на единице площади, объем клеток и объем хлоропластов, индексы общей ассимилирующей поверхности клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ), индекс проективной поверхности хлоропластов (ИППХ) [22].

Содержание общего азота и фосфора в листьях *Potentilla bifurca* измеряли колориметрически после мокрого озоления растительного материала смесью кислот: H₂SO₄ и HClO₄. Определение общего азота проводили с помощью реактива Несслера, а общего фосфора – с молибдатом аммония в кислой среде. Содержание flavonoидов

в листьях определяли с использованием лимонно-борного реактива на спектрофотометре при длине волны 420 нм [14]. Экстракцию flavonoидов осуществляли 1 % раствором тритона X-100 в 96 % этаноле в течение 24 часов. Определение содержания азота, фосфора и flavonoидов проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Для изучения микоризы *Potentilla bifurca* во всех ценопопуляциях случайным образом отбирали по 30 особей. Для анализа у растений отделяли боковые корни 1–2-го порядка, так как более толстые корни гриба, как правило, не содержат. Обработку корней производили по методике И. А. Селиванова [15]. Препараты просматривали под микроскопом «МИКМЕД-5» при 120-кратном увеличении. В каждом поле зрения определяли обилие гриба. На основании просмотра 100 полей зрения высчитывали следующие средние показатели: частоту встречаемости микоризной инфекции (F, %), характеризующую соотношение между огрибненными и неогрибненными участками корня; степень микротрофности растений (D, баллы), отражающую обилие гриба; коэффициент интенсивности микоризной инфекции (C, %), оценивающий как распределение огрибленных участков в корне, так и обилие гриба в нем.

Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики. Для обработки полученных данных использовали программный пакет MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 5 \%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении формирования флоры и растительности золоотвалов ЮУГРЭС и ВТГРЭС были отмечены ценопопуляции *Potentilla bifurca* [8], [9]. На золоотвале ЮУГРЭС *Potentilla bifurca* (ЦП₁) впервые была зафиксирована в 1980 году в виде локуса на площади около 25 м² в злаково-разнотравном растительном сообществе с доминированием *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit., *Artemisia austriaca* Jacq., *Artemisia absinthium* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski (обилие, по Друде, – сор₃). К 2013 году на золоотвале ЮУГРЭС сформировалось разнотравно-злаковое растительное сообщество, представленное 59 видами с доминированием

Agropyron pectinatum (коэффициент встречаемости (КВ) данного вида составил 75,7 %, обилие – sol), *Potentilla argentea* L. (КВ – 67,6 %, sp-cop₁). ЦП₁ *Potentilla bifurca* состоит из пяти локусов общей площадью более 150 м² (КВ – 29,5 %, обилие – sp gr). Общее проективное покрытие (ОПП) участка растительностью в среднем составляет 30,1 %, изменяясь от 10 до 60 %.

На золоотвале ВТГРЭС *Potentilla bifurca* (ЦП₂) впервые была встречена в 1990 году в разнотравном луговом растительном сообществе, формирующемся в процессе самозарастания на рекультивированном участке с полосным нанесением грунта. Площадь локуса составляла около 1 м². К 2013 году ЦП₂ образовала два локуса общей площадью около 170 м². Видовой состав растительного сообщества представлен 54 видами, из них преобладают: *Pimpinella saxifraga* L. (КВ – 96,9 %, обилие – cop₁-cop₂), *Poa pratensis* L. (КВ – 84,4 %, cop₁-cop₂), *Plantago media* L. (КВ – 62,5, cop₁-cop₂). *Potentilla bifurca* произрастает преимущественно на полосах грунта, где ее КВ составляет 43,8 %, обилие sp gr-cop₁ (рис. 1). ОПП участка растительностью в среднем – 47 %, изменяется от 5 (на золе) до 95 % (на грунте).

Изучение пространственной структуры ЦП в условиях золоотвалов показало, что обе ЦП имеют групповой тип пространственного распределения. *Potentilla bifurca* распределена в пределах локусов неравномерно, плотность особей на золоотвале ВТГРЭС варьирует от 8 до 316 шт./м² (в среднем 87 особей/м²); на золоотвале ЮУГРЭС – от 52 до 776 (в среднем – 371 особь/м²). Высокая плотность особей *Potentilla bifurca* на золоотвалах объясняется рыхлостью субстрата, способствующей росту корневищ. В естественных местообитаниях на щебнистых и каменистых субстратах плотность особей данного вида значительно ниже [1].

Изучение возрастной структуры ЦП *Potentilla bifurca* выявило их гетерогенность. Согласно классификации Т. А. Работнова [13], ЦП явля-



Рис. 1. *Potentilla bifurca* L. на золоотвале ВТГРЭС

ются нормальными, неполночленными, не зависящими от заноса зародышами извне. Поддержание популяций происходит преимущественно вегетативным путем, что является характерным для данного вида [2]. Возрастной спектр ЦП₁ на золоотвале ЮУГРЭС двухвершинный с преобладанием особей ювенильного (24,6 %) и виргинильного (67,8 %) состояний, с отсутствием проростков, имматурных и старых генеративных особей (рис. 2). Возрастной спектр ЦП₂ на золоотвале ВТГРЭС трехвершинный с пиками в ювенильном (11,8 %), виргинильном (44 %) и субсенильном (16,3 %) состояниях, с отсутствием проростков, имматурных и сенильных особей.

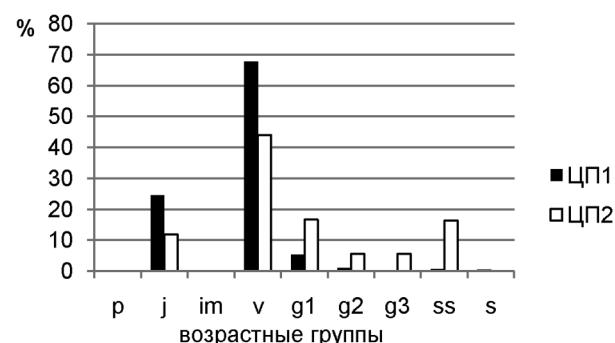


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Potentilla bifurca* на золоотвалах

Индекс возрастности (Δ) ЦП *Potentilla bifurca* на золоотвале ЮУГРЭС составил $\Delta = 0,12$, на золоотвале – ВТГРЭС $\Delta = 0,31$. Изученные ЦП представлены преимущественно молодыми особями, и влияние их на окружающую среду невелико.

Анализ индекса эффективности показал, что на золоотвалах ЮУГРЭС ($\omega = 0,3559$) и ВТГРЭС ($\omega = 0,4926$) ЦП *Potentilla bifurca* согласно критерию «дельта-омега» являются молодыми. В изученных ЦП индекс восстановления (I_v ЦП₁ = 14,31; I_v ЦП₂ = 2,01) выше индекса замещения (I_z ЦП₁ = 12,27; I_z ЦП₂ = 1,27), так как преобладают особи прегенеративного состояния.

При сравнении ЦП *Potentilla bifurca*, произрастающих на техногенных субстратах в разных зонально-климатических условиях, было выявлено, что на золоотвале ВТГРЭС (тайговая зона) все изученные биометрические показатели (высота растений, длина и ширина листьев, воздушно-сухой вес) как у вегетативных, так и у генеративных особей выше, чем на золоотвале ЮУГРЭС (лесостепная зона) (табл. 2 и 3). Наиболее вариабельными признаками являются масса особей прегенеративных и генеративных состояний, а также количество цветков на особь. Было установлено, что на золоотвале ЮУГРЭС вес надземной воздушно-сухой фитомассы особей *Potentilla bifurca* в среднем составил 164,4 г/м², подземной – 188,3 г/м²; на золоотвале ВТГРЭС – 346,9 г/м² и 282,2 г/м² соответственно. Известно, что соотно-

шение надземной и подземной массы растения зависит от его индивидуальных особенностей и от условий среды: чем выше это соотношение, тем благоприятнее условия произрастания. На золоотвале ЮУГРЭС соотношение надземной и подземной фитомассы *Potentilla bifurca* составило 0,87, а на золоотвале ВТГРЭС – 1,23. Полученные результаты могут быть связаны как с лучшими условиями увлажнения в таежной зоне, так и с меньшей плотностью особей.

Анализ эколого-ценотических характеристик и онтоморфологических признаков *Potentilla bifurca* позволяет охарактеризовать популяционную стратегию данного вида как толерантно-реактивную [1]. Развитию данной стратегии способствуют длинные одревесневающие корневища с сохраняющимися в течение длительного времени жизнеспособными почками, позволяющие пережить антропогенную нагрузку и неблагоприятные свойства техногенных субстратов в разных зонально-климатических условиях.

Результатом многовекового обитания растений в различных климатических зонах явилось возникновение разнообразной флоры с разной морфологией и анатомией листьев, адаптированных к оптимальному в конкретных условиях обитания поглощению солнечной энергии и протеканию фотосинтеза. Адаптация растений к различным условиям произрастания наклады-

вает значительный отпечаток на тип строения мезофилла листа [10].

Результаты исследований структуры фотосинтетического аппарата листьев *Potentilla bifurca* показали, что растения с золоотвала ЮУГРЭС (ЦП₁) в сравнении с особями с золоотвала ВТГРЭС (ЦП₂) отличались достоверно большими размерами толщины листовой пластинки, что, в свою очередь, связано с увеличением толщины слоя мезофилла (табл. 4). При этом отмечено значительное (на 33 %) увеличение количества клеток палисадной паренхимы в единице площади листа у растений в ЦП₁ по сравнению с ЦП₂. Статистически достоверные различия обнаружены также и в размерах клеток палисадного мезофилла: у растений в ЦП₂ объем и площадь поверхности клеток были в среднем в 1,2 раза меньше, чем соответствующие параметры у растений в ЦП₁. Размеры клеток губчатого мезофилла не имели достоверных различий.

Параметры пластид (площади поверхности, площади проекции и объемов хлоропластов) у особей *Potentilla bifurca*, произрастающих на исследованных техногенных объектах, не различались статистически. В среднем величина объема хлоропласта у растений из данных местообитаний составляла 25 мкм³. Расчет таких важных физиологических параметров, как ИМК и ИМХ, показал, что у растений с золоотвала ЮУГРЭС

Биометрические показатели прегенеративных особей *Potentilla bifurca*

Золоотвал	Показатели	Высота особи, см	Количество листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см	Воздушно-сухая фитомасса особи, г
<i>Ювенильные особи (j)</i>						
ЮУГРЭС	N	160	160	160	160	160
	X _{cp} ± m	5,21 ± 0,12	2,58 ± 0,04	1,36 ± 0,03	0,95 ± 0,03	0,03 ± 0,01
	lim	1,7–12,1	1–4	0,5–2,5	0,2–2	0,01–0,1
	σ	1,53	0,55	0,41	0,35	0,02
	C _v	29	21	30	37	67
ВТГРЭС	N	32	32	32	32	32
	X _{cp} ± m	7,97 ± 0,52	2,53 ± 0,1	2,4 ± 0,17	1,41 ± 0,09	0,09 ± 0,01
	lim	3,5–15,7	1–3	0,9–5,5	0,5–2,6	0,01–0,27
	σ	2,97	0,57	0,99	0,53	0,06
	C _v	35	23	41	38	67
<i>Виргинильные особи (v)</i>						
ЮУГРЭС	N	441	441	439	439	441
	X _{cp} ± m	7,59 ± 0,12	6,74 ± 0,14	1,85 ± 0,02	1,34 ± 0,02	0,14 ± 0,01
	lim	3,4–17,2	2–21	0,2–3,5	0,2–2,8	0,01–1,1
	σ	2,56	2,91	0,52	0,45	0,11
	C _v	34	43	28	34	79
ВТГРЭС	N	135	135	135	135	135
	X _{cp} ± m	11,36 ± 0,39	5,15 ± 0,13	2,92 ± 0,09	1,60 ± 0,05	0,18 ± 0,01
	lim	4,1–29,0	4–10	0,9–6,1	0,4–3,1	0,02–0,63
	σ	4,59	1,51	1,03	0,54	0,13
	C _v	40	29	35	34	72

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 признаки, имеющие достоверные различия, выделены жирным шрифтом.

Таблица 3
Некоторые биометрические показатели генеративных особей *Potentilla bifurca*

Золоотвал	Показатели	Высота особи, см	Количество листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см	Количество цветков, шт.	Воздушно-сухая фитомасса особи, г
<i>Молодые особи (g₁)</i>							
ЮУГ-РЭС	N	35	35	35	35	35	35
	X _{cp} ± m	14,33 ± 0,62	12,34 ± 0,72	2,29 ± 0,15	1,55 ± 0,09	4,6 ± 0,56	0,44 ± 0,03
	lim	6–23,5	5–25	1,3–6,1	0,7–3,8	1–14	0,12–0,89
	σ	3,66	4,26	0,88	0,54	3,32	0,19
	C _v	26	35	38	35	72	43
ВТГРЭС	N	18	18	18	18	18	18
	X _{cp} ± m	21,43 ± 1,26	17,06 ± 2,21	4,34 ± 0,15	2,23 ± 0,08	5,94 ± 1,15	1,07 ± 0,14
	lim	11,3–30	6–39	2,9–5,5	1,3–2,8	2–23	0,42–2,46
	σ	5,33	9,36	0,63	0,34	4,89	0,59
	C _v	25	55	15	15	82	55
<i>Зрелые особи (g₂)</i>							
ЮУГ-РЭС	N	7	7	7	7	7	7
	X _{cp} ± m	20,7 ± 1,18	16,43 ± 1,63	2,97 ± 0,24	1,93 ± 0,17	20 ± 2,02	1,16 ± 0,13
	lim	16,7–24,5	12–23	2,25–4,1	1,35–2,6	13–27	0,86–1,91
	σ	3,12	3,95	0,65	0,47	5,35	0,35
	C _v	16	24	22	24	27	30
ВТГРЭС	N	17	17	17	17	17	17
	X _{cp} ± m	26 ± 1,17	53,25 ± 12,14	3,83 ± 0,43	2,2 ± 0,19	33,75 ± 9,2	2,61 ± 0,39
	lim	22,5–27,4	25–83	2,96–4,7	1,7–2,54	17–59	1,83–3,58
	σ	2,34	24,28	0,87	0,38	18,39	0,78
	C _v	9	46	23	18	55	30

данные параметры в среднем на 35 % превышали соответствующие показатели у растений с золоотвалом ВТГРЭС. Данные интегральные показатели отражают фотосинтетическую функцию, связанную со скоростью и эффективностью ассимиляции углекислого газа и положительно коррелируют со скоростью максимального фотосинтеза [10]. Растения из ЦП₁ отличались также достоверно высокими значениями ИППХ, являющегося аналогом листового индекса в фитоценозе (табл. 4).

Рост и развитие растений на зольных субстратах, как правило, лимитируется недостаточным количеством питательных элементов в доступной форме. Поэтому целесообразно было оценить содержание основных биогенных элементов (азота и фосфора) в листьях лапчатки, произрастающей на золоотвалах.

Азот является одним из основных макроэлементов для живых организмов, так как входит в состав важнейших органических веществ: нуклеотидов, белков, аминокислот, амидов, алкалоидов и других. Количество азота в составе сухого вещества растений обычно колеблется от 1 до 3 % [11].

Фосфаты служат структурными компонентами фитина, фосфатидов, нуклеотидов, фосфорных эфиров сахаров, ферментов. Фосфаты отвечают за энергетический обмен, а также

участвуют в регуляции активности ферментов. Содержание фосфора в растениях, как правило, составляет около 0,2 % на сухую массу [11].

Как показали наши исследования, содержание общего азота и общего фосфора в листьях *Potentilla bifurca*, произрастающей на рекультивированных участках золоотвалов, было достаточно высоким (табл. 5). Для растений из лесостепной зоны (ЦП₁) было характерно более высокое содержание как азота, так и фосфора. Однако различия между растениями, произрастающими в разных зонально-климатических условиях, по количеству этих биогенных элементов были невелики, хотя и достоверны.

Характерной ответной реакцией высших растений на действие абиотических стрессоров является накопление флавоноидов. Анализ содержания флавоноидов в листьях *Potentilla bifurca* показал, что для растений из таежной зоны этот показатель был вдвое ниже, чем у растений из лесостепной зоны (табл. 5). Вероятно, в условиях золоотвала ЮУГРЭС увеличение количества флавоноидов в листьях связано с более высокой инсоляцией в лесостепной зоне. Это подтверждается имеющимися в литературе данными, указывающими на активацию светом ряда ферментов, принимающих участие в биосинтезе фенольных соединений [5].

Параметры мезоструктуры листьев *Potentilla bifurca*

Таблица 4

Параметры	Золоотвал		
	ЮУГРЭС	ВТГРЭС	
Толщина листа, мкм	$X_{cp} \pm m$	203,8 ± 6,8	155,2 ± 8,2
	lim	170,0–260,0	119,0–200,2
Толщина мезофилла, мкм	$X_{cp} \pm m$	153,9 ± 5,7	109,4 ± 8,9
	lim	130,0–206,0	72,0–170,5
Толщина эпидермиса, мкм	$X_{cp} \pm m$	49,9 ± 3,6	45,8 ± 3,0
	lim	30,0–70,0	30,0–66,0
Число клеток мезофилла, тыс./см ²	$X_{cp} \pm m$	1202,4 ± 40,9	956,5 ± 33,7
	lim	848,6–1549,7	730,2–1359,3
Число хлоропластов, млн./см ²	$X_{cp} \pm m$	24,4 ± 3,8	18,5 ± 2,9
	lim	17,7–31,3	14,3–26,0
Площадь проекции клеток палисада, мкм ²	$X_{cp} \pm m$	396,4 ± 93,5	312,0 ± 414,7
	lim	239,9–627,4	211,0–450,8
Объем клеток палисада, мкм ³	$X_{cp} \pm m$	4073,7 ± 266,2	3460,4 ± 197,0
	lim	1662,8–7881,1	1828,0–5650,6
Объем хлоропласта, мкм ³	$X_{cp} \pm m$	26,4±6,1	25,5 ± 5,4
	lim	41,1–73,3	40,1–79,8
Индекс общей ассимилирующей поверхности клеток (ИМК), см ² /см ²	$X_{cp} \pm m$	10,5 ± 1,6	14,5 ± 2,2
	lim	8,0–14,9	10,3–18,8
Индекс общей ассимилирующей поверхности хлоропластов (ИМХ), см ² /см ³	$X_{cp} \pm m$	7,7 ± 1,1	10,4 ± 1,6
	lim	5,9–10,8	7,5–13,4
Индекс проективной поверхности хлоропластов (ИППХ), см ² /см ²	$X_{cp} \pm m$	1,9 ± 0,3	2,7 ± 0,4
	lim	1,5–2,7	1,9–3,4

Таблица 5
Содержание общего азота, общего фосфора и flavonoidов в листьях *Potentilla bifurca*

Золоотвал	Общий азот, % от сухой массы	Общий фосфор, % от сухой массы	Флавоноиды, мкг/г сухой массы
ЮУГРЭС	2,800 ± 0,011	0,280 ± 0,002	14,4 ± 3,0
ВТГРЭС	2,720 ± 0,012	0,240 ± 0,003	7,8 ± 0,5

В настоящее время многочисленными исследованиями установлена тесная взаимосвязь микоризообразующих грибов и растений. Известно, что микоризообразующие грибы, вступая в симбиоз с растениями, увеличивают адсорбционную поверхность корня, участвуют в поглощении питательных веществ из почвы, главным образом фосфора, улучшают снабжение водой, повышают адаптационную способность организмов, дают им преимущества в приспособлении к условиям окружающей среды [15], [21], [23].

Изучение микоризы *Potentilla bifurca*, произрастающей на золоотвалах в разных зонально-климатических условиях, показало, что в корнях растений имеется арbusкулярная микориза, представленная гифами, везикулами и единичными арbusкулами. Установлено, что на объек-

тах присутствуют слабомикотрофные и среднемикотрофные особи. На золоотвале ВТГРЭС у *Potentilla bifurca* более высокие показатели микотрофности ($F = 83,0\%$, $D = 1,64$ балла; $C = 32,7\%$), чем на золоотвале ЮУГРЭС ($F = 67,0\%$, $D = 0,98$ балла; $C = 19,6\%$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенный сравнительный анализ биометрических и морфофизиологических показателей выявил широкий спектр адаптивных реакций ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. к техногенным субстратам в разных зонально-климатических условиях. На золоотвале в таежной зоне, по сравнению с лесостепной зоной, наблюдалось увеличение биометрических параметров особей. Увеличение размеров листа сопровождалось уменьшением числа клеток палисадного мезофилла в расчете на единицу площади и их размеров. Кроме того, влияние зонально-климатических факторов на активность физиологических процессов проявлялось в существенно более низком содержании flavonoidов в листьях *Potentilla bifurca* L. в таежной зоне. Обнаруженная в корнях *P. bifurca* арbusкулярная микориза способствует адаптации растений к техногенным местообитаниям, бедным элемен-

тами минерального питания. На основании вышеизложенного можно сделать вывод о том, что исследуемый вид характеризуется достаточно

высокой пластичностью морфофизиологических признаков, позволяющих ему произрастать в специфических техногенных условиях.

*Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2014/236, код проекта 2485.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басаргин Е. А. Биоморфология некоторых длиннокорневищных видов растений и структура их ценопопуляций на юге Сибири: Автограф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 16 с.
- Басаргин Е. А., Годин Н. В. Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. IV. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. С. 174–177.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. 2013. Вып. 32. № 31. С. 160–171.
- Запротив М. Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения: 56-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1996. 45 с.
- Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселёва, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. Т. 2: Покрытосеменные (двудольные: раздельнопестичные). М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2003. 665 с.
- Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистых растений). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Лукина Н. В. Восстановление фиторазнообразия на золоотвалах в разных зонально-климатических условиях // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Международного совещания. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 267–277.
- Лукина Н. В. Формирование фитоценозов на золоотвалах Южноуральской ГРЭС // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 4 (44). С. 62–69.
- Мокроногов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Мусиенко Н. Н., Тернавский А. И. Корневое питание растений. Киев: Выща школа, 1989. 203 с.
- Определитель растений Новосибирской области / И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло и др. Новосибирск: Наука. Сибирское предприятие РАН, 2000. 492 с.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука, 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Рогожин В. В. Практикум по биологической химии. СПб: Лань, 2006. 256 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Тохтарь В. К., Грошенико С. А. Глобальные инвазии adventивных видов растений: проблемы и перспективы исследований // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. 2008. № 7. Вып. 7. С. 50–54.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Чиркова Н. К., Моякунова И. А. Химический анализ лекарственных растений Северо-Востока Якутии // Фундаментальные исследования. 2012. № 11. С. 1531–1533.
- Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале / А. К. Махнев, Т. С. Чибрик, М. Р. Трубина [и др.]. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 356 с.
- Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т. С. Чибрик, Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. 268 с.
- Buckland M. C. Diversity and classification of mycorrhizal association // Biol. Rev. 2004. Vol. 79. P. 275–304.
- Ivanova L. A., Pyankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian J. Plant Physiol. 2002. Vol. 49, № 3. P. 419–431.
- Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Okorokova E. S., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

POTENTILLA BIFURCA L. ON THE URALS' ASH DUMPS IN DIFFERENT ZONAL CLIMATIC CONDITIONS

The aim of this work was to study the spatial structure and age characteristics of the plant in focus. We also identified morphological and physiological parameters and mycotrophic indicators of *Potentilla bifurca* L. coenopopulations (the family of Rosaceae Juss.), which grows on the reclaimed Urals' ash dumps: Yuzhnouralskaya (YUGRES, forest-steppe zone) and Verkhnetagilskaya (VTGRES, taiga zone) state district power stations. *Potentilla bifurca* – hamephyte, kseromezophyte, and drought-resistant species grow in steppe areas on dry, open clay soils and stony slopes. The plant in focus is rather rare for the forest taiga zone; it is considered to be an adventitious type of species for the Middle Urals. It is shown that coenopopulations of *Potentilla bifurca*, growing on the reclaimed ash dumps, are characterized by high density, are normal, not complete, dominant in species of pregenerative age.

Maintenance of *Potentilla bifurca* population is conducted predominantly by vegetative means. The structural and functional leaf parameters (thickness, number of cells and the number of chloroplasts per unit area, the total index assimilating surface of cells and chloroplasts, flavonoids, nitrogen and phosphorus) were analyzed. Our research of *Potentilla bifurca* photosynthetic apparatus structure has shown that plants from YUUGRES ash dump differ from plants of VTGRES ash dump by the fairly large size of the leaf blades, and by their thickness caused by the larger size of the palisade mesophyll cells. A significant (33 %) increase in the number of palisade parenchyma cells per unit leaf area of plants on the YUUGRES ash dump was registered. The results were obtained in the process of comparison with the plants from VTGRES ash dump. It is shown that the amount of flavonoids, total nitrogen and total phosphorus in the leaves of *Potentilla bifurca* is significantly higher in the forest-steppe zone. The arbuscular mycorrhiza was found in the roots of *Potentilla bifurca*. It was presented by hyphae, vesicles and single arbuscular mycorrhiza. Mycorrhizal indexes were higher in the taiga zone. The zonal climatic conditions, related mainly to the amount of precipitation and insolation, influenced *Potentilla bifurca* biometric, morphological and physiological parameters and indicators of mycorrhizae.

Key words: *Potentilla bifurca* L., ash dumps, population, mesostructure of the photosynthetic apparatus, flavonoids, mycorrhiza

REFERENCES

1. B a s a r g i n E. A. *Biomorfologiya nekotorykh dlinnokornevishchnykh vidov rasteniy i struktura ikh tsenopopulyatsiy na yuge Sibiri: Aftoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Biomorphology of some long rhizome plants' species and the structure of their coenopopulations in southern Siberia. Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Novosibirsk, 2010. 16 p.
2. B a s a r g i n E. A., G o d i n V. N. Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy. Vol. IV. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2004. P. 174–177.
3. Z h i v o t o v s k i y L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001. Vol. 32. № 1. P. 1–5.
4. Z h u k o v a L. A., P o l y a n s k a y a T. A. Some approaches to the prediction of development prospects of coenopopulations of plants [O nekotorykh podkhodakh k prognozirovaniyu perspektiv razvitiya tsenopopulyatsiy rasteniy]. *Vestnik IvGU*. 2013. Issue 32. № 31. P. 160–171.
5. Z a p r o m e t o v M. N. *Fenol'nye soedineniya i ikh rol' v zhizni rasteniya: 56-e Timiryazevskoe chtenie* [Phenolic compounds and their role in plant life: 56th Timiryazev reading]. Moscow, Nauka Publ., 1996. 45 p.
6. I l l y u s t r i o v a n n y y o p r e d e l i t e l ' r a s t e n i y S r e d n e y R o s s i i . T. 2: Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepestnye) [Illustrated keys to plants of Middle Russia. Vol. 2: angiosperms (dicots: razdelnyansky)] / I. A. Gubanov, K. V. Kiseleva, V. S. Novikov, V. N. Tikhomirov. Moscow, T-vo nauchnykh izdaniy KMK, In-t tekhnologicheskikh issledovanii Publ., 2003. 665 p.
7. K u l i k o v P. V. *Konspekt flory Chelyabinskoy oblasti (sosudistykh rasteniy)* [Synopsis of Chelyabinsk region flora (vascular plants)]. Ekaterinburg, Miass, Geotur Publ., 2005. 537 p.
8. L u k i n a N. V. The restoration of vegetation on ash dumps in different zonal-climatic conditions [Vosstanovlenie fitoraznobraziya na zoloootvalakh v raznykh zonal'no-klimaticheskikh usloviyakh]. *Materialy Mezhdunarodnogo soveshchaniya "Biologicheskaya rekul'tivatsiya narushennykh zemel"*. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2003. P. 267–277.
9. L u k i n a N. V. The phytocenoses formation on the Yuzhnouralsk power station ash dumps [Formirovanie fitotsenozov na zoloootvalakh Yuzhnouralskoy GRES]. *Aridnye ekosistemy*. 2010. Vol. 16. № 4 (44). P. 62–69.
10. M o k r o n o s o v A. T. *Ontogeneticheskiy aspekt fotosinteza* [Ontogenetic aspects of photosynthesis]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 196 p.
11. M u s i e n k o N. N., T e r n a v s k i y A. I. *Kornevoe pitanie rasteniy* [The plants' rootnutrition]. Kiev, Vysha shk. Publ., 1989. 203 p.
12. O p r e d e l i t e l ' r a s t e n i y N o v o s i b i r s k o y o b l a s t i [Keys to plants of Novosibirsk region] / I. M. Krasnoborov, M. N. Lomonosova, D. N. Shaulo i dr. Novosibirsk, Nauka. Sibirskoe predpriyatiye RAN Publ., 2000. 492 p.
13. R a b o t o n o v T. A. The study of the composition of the populations for the purposes of phytocenology [Voprosy izucheniya sostava populyatsiy dlya tseley fitotsenologii]. *Problemy botaniki*. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1950. Issue 1. P. 465–483.
14. R o g o z h i n V. V. *Praktikum po biologicheskoy khimii* [Workshop on biological chemistry]. St. Petersburg, Lan' Publ., 2006. 256 p.
15. S e l i v a n o v I. A. *Mikosimbiotifizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuza* [Mycorrhiza as a form of links in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
16. T o k h t a r' V. K., G r o s h e n k o S. A. Global invasion of adventitious plants: problems and prospects [Global'nye invaziya adventivnykh vidov rasteniy: problemy i perspektivy issledovaniy]. *Nauchnye vedomosti BelGU. Ser. Estestvennye nauki*. 2008. № 7. Issue 7. P. 50–54.
17. U r a n o v A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitotse-nopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov]. *Nauchye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki* [Scient. reports of high school. Biol. sciences]. 1975. № 2. P. 7–34.
18. C h i r i k o v a N. K., M o y a k u n o v a I. A. Chemical analysis of medicinal plants of North-East Yakutia [Khimicheskiy analiz lekarstvennykh rasteniy North-Eastern Yakutia]. *Fundamental'nye issledovaniya*. 2012. № 11. P. 1531–1533.
19. E k o l o g i c h e s k i e o s n o v y i m e t o d y b i o l o g i c h e s k o y r e k u l ' t i v a t s i z o l o o t v a l o v t e p l o v y k h e l e k t r o s t a n t s i y n a U r a l e [The ecological bases and methods of biological recultivation of thermal power stations ash dumps in the Urals]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2002. 356 p.
20. E k o l o g i c h e s k i e o s n o v y i o p y t b i o l o g i c h e s k o y r e k u l ' t i v a t s i i n a r u s h e n n y k h p r o m y s h l e n n o s t i y u z e m e l ' [Ecological bases and experience of biological recultivation of disturbed industrial lands]. Ekaterinburg, Izd-vo Ural'skogo un-ta, 2011. 268 p.
21. B r u n d e r e t t M. C. Diversity and classification of mycorrhizal association // Biol. Rev. 2004. Vol. 79. P. 275–304.
22. I v a n o v a L. A., P ' y a n k o v V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian J. Plant Physiol. 2002. Vol. 49. № 3. P. 419–431.
23. S m i t h S. E., R e a d D. J. Mycorrhizal symbiosis (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Поступила в редакцию 05.08.2016