

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ЧУКИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

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

МАРГАРИТА АЛЕКСАНДРОВНА ГЛАЗЫРИНА

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

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА

доктор географических наук, профессор кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

КИРИЛЛ ВЛАДИМИРОВИЧ БУТЫРИН

магистрант кафедры экологии Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Tamara.Chibrik@usu.ru

ВЛИЯНИЕ СУБСТРАТА НА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ *PLANTAGO MEDIA* L. И *ERIGERON ACRIS* L. В ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ*

Цель работы – исследование структурно-функциональных особенностей у двух видов растений: *Plantago media* L. и *Erigeron acris* L., произрастающих на разных техногенных субстратах (зола и глинистый грунт) в трансформированных местообитаниях (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции). В настоящем исследовании были изучены следующие показатели: распределение биомассы, параметры мезоструктуры листа (площадь и толщина листовой пластинки, толщина мезофилла и эпидермиса, объем и количество клеток, клеточный объем хлоропласта, индекс мембран клеток, процент мезофилла в листе), содержание общего азота в листьях, а также арбускулярная микориза. Выявлены видоспецифичные изменения изученных биометрических (распределение биомассы) и морфофизиологических параметров (величина ассимилирующей поверхности). На зольном субстрате у растений *Erigeron acris* наблюдалось уменьшение размеров клеток палисадного мезофилла и, как следствие, снижение внутренней ассимилирующей поверхности листа. При этом свойства субстрата не оказывали существенного влияния на данный параметр у растений *Plantago media*. Интенсивность микоризообразования у обоих видов на золе была выше, чем на глинистом грунте.

Ключевые слова: *Plantago media* L., *Erigeron acris* L., золоотвал, техногенные субстраты, мезоструктура листа, арбускулярная микориза

ВВЕДЕНИЕ

Интенсификация общественного производства сопровождается усилением эксплуатации

природных ресурсов, что ведет к нарушению естественных экосистем. Одной из форм техногенной трансформации природных ландшафтов

являются золоотвалы тепловых электростанций. Занимая огромные территории, они являются постоянным источником загрязнения воздуха и почвы.

На значительных площадях техногенных образований идет формирование растительного и почвенного покровов в процессе самозарастания. Поскольку процессы естественного восстановления нарушенных территорий замедлены, человек вынужден принимать меры по ускорению регенерации и предотвращению их влияния на природную среду. Комплексному изучению этих процессов посвящены работы многих исследователей [4], [10], [13] и др. Достаточно подробно изучены динамика и структура фитоценозов, их продуктивность, структура и жизнеспособность ценопопуляций толерантных и доминирующих видов, флористический состав растительных сообществ.

Главным процессом, определяющим у растительных организмов такие важные функции, как рост и развитие, является фотосинтез. В трансформированных местообитаниях у растений, как правило, наблюдаются структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата, которые обеспечивают его оптимизацию и адаптацию к неблагоприятным экологическим условиям. Характер структурных изменений мезофилла под влиянием факторов среды зависит от функциональных особенностей вида [1], [2], [11], [12].

К настоящему времени доказано, что адаптации дикорастущих растений к техногенным субстратам с различными характеристиками способствуют процессы микоризообразования, которые могут вызвать увеличение интенсивности фотосинтеза до 50 % [8], [9], [16].

Однако влияние техногенно трансформированных субстратов на морфофизиологические характеристики растений в нарушенных местообитаниях изучено недостаточно.

Цель работы – исследование структурно-функциональных особенностей (распределение биомассы, мезоструктура фотосинтетического аппарата, содержание общего азота в листьях, активность микоризообразования) у двух видов растений: *Plantago media* L. и *Erigeron acris* L., произрастающих на разных техногенных субстратах (зола и глинистый грунт) в трансформированных местообитаниях (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследований были: *Plantago media* L. (подорожник средний) и *Erigeron acris* L. (мелколепестник острый).

Plantago media L. (семейство Plantaginaceae Juss.) – многолетнее поликарпическое, короткокорневищное травянистое растение, с четко выраженной системой главного корня и придаточных

корней, высотой 10–15 см. Листья в прикорневой розетке, эллиптические или яйцевидные. На территории России распространен повсеместно, произрастает на лугах, полянах, опушках, в степях, разреженных лесах, на обочинах дорог [7]. *Plantago media* является антропоотолерантным видом, адаптированным к сильному антропогенному стрессу в условиях урбанизированной и промышленной среды, и может быть чутким маркером при оценке качества среды обитания человека [3].

Erigeron acris L. (семейство Asteraceae Dumort.) – двулетнее или дву-многолетнее травянистое растение с выраженным стержневым корнем. Стебли прямостоячие, олиственные линейно-ланцетными листьями. Встречается на всей территории РФ, кроме пустынь и Арктики. Растет на лесных опушках, лугах, полях, залежах, пустырях, вдоль дорог и полей [7]. Этот вид также характерен для ранних стадий формирования растительности на нарушенных промышленностью землях Урала.

Сбор материала проводили на золоотвале Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС) в первой декаде июля 2013 года, в луговом фитоценозе, формирующемся в процессе самозарастания на рекультивированном участке, с нанесением полос грунта. Для достижения поставленной цели был проведен сравнительный анализ структурно-функциональных параметров у растений двух видов в зависимости от типа техногенного субстрата (зола и глинистый грунт).

Золоотвал ВТГРЭС расположен на Среднем Урале, в Свердловской области, в 5 км от города Верхний Тагил (таежная зона, подзона южной тайги). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб – от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурых углей Челябинского (Коркинский разрез, Калачевские шахты) и Богословского месторождений. По гранулометрическому составу зола представлена фракциями песка и пыли с примесью измельченного шлака. Аэрация золы от 40 до 58 %, водопроницаемость – в 5–8 раз выше, чем почвы, теплопроводность – слабая. Зола золоотвала ВТГРЭС крайне бедна азотом (практически его не содержит), достаточно хорошо обеспечена подвижными фосфатами (23,5 мг/100 г золы) и имеет низкое обеспечение калием (7,0 мг/100 г золы). Реакция среды слабощелочная. Содержание микроэлементов выше, чем в почве [2], [10].

Биологическая рекультивация на золоотвале ВТГРЭС была начата в 1968–1970 годах. На высохшую часть золоотвала был нанесен глинистый грунт, взятый из расположенного рядом карьера. Глина наносилась полосами шириной 8–10 м, длина полос зависела от размеров выбранного участка (не менее 10 м), толщина наносимого слоя – 15–20 см. Полосы с покрытием чередовались

с полосами золы такого же размера. Направление полос – перпендикулярно господствующему направлению ветров. По гранулометрическому составу субстрат – глина (частиц < 0,005 мм содержится от 30 до 60 %). Субстрат не засолен, рН водной вытяжки – 6,5–7,5. Содержание общего азота – 0,03 %; P₂O₅ – 9,0 мг на 100 г субстрата; K₂O – 10,7 мг на 100 г субстрата.

Часть полос грунта (70 %) была засеяна многолетними травами, а остальные рекультивированные участки оставлены для самозарастания. В результате проведенных рекультивационных мероприятий на золоотвале ВТГРЭС прекратилось пыление и за 40–45 лет сформировались лесные и луговые фитоценозы, характеризующиеся пестротностью эдафических условий [10].

Общее геоботаническое описание лугового фитоценоза проводилось по общепринятым методикам: определялось общее проективное покрытие растительностью, обилие видов по шкале Друде, вес воздушно-сухой надземной фитомассы.

Для определения надземной и подземной фитомассы исследованных растений было выкопано по 15 особей каждого вида (в генеративном состоянии) на рядом расположенных полосах золы и грунта. Далее в лаборатории растения тщательно отмывали и высушивали до воздушно-сухого состояния, а затем взвешивали на лабораторных весах подземную и надземную часть отдельно для каждой особи.

Для изучения мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений из каждого местообитания отбирали по 3–5 сформированных листьев с 10–15 особей исследованных видов, находившихся в генеративной фазе. Листовые высеки фиксировали в 3,5 % растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН = 7,0). Измерения толщины листа, мезофилла и эпидермиса (n = 15) проводили на полученных с использованием замораживающего микротом МЗ-2 (Россия) поперечных срезах листьев. Подсчет числа клеток в единице площади листа выполняли в счетной камере Горяева после мацерации тканей в 20 % растворе КОН (n = 20). Измерение и расчет размеров клеток мезофилла (n = 30) осуществляли с использованием программы Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия), с помощью светового микроскопа Meiji MT 4300L (Meiji Techno, Япония) согласно методике [14].

Содержание общего азота в листьях измеряли колориметрически с реактивом Несслера после мокрого озоления растительного материала смесью кислот: H₂SO₄ и HClO₄ в колбах Кьельдаля. Анализ проводили в трех аналитических повторностях из усредненной навески сухой биомассы листьев.

Для изучения микоризы *Plantago media* и *Erigeron acris*, произрастающих на полосах золы и грунта, у 25 генеративных особей каждого вида были отобраны корни диаметром не более 500

мкм, поскольку в более толстых корнях, как правило, микориза не образуется. Корни были обработаны по стандартной методике: мацерация в 15 % КОН с последующей окраской анилиновой синью [9]. Определяли такие показатели, как: частота встречаемости микоризной инфекции (F, характеризует равномерность распределения гриба в корне); степень микотрофности (Д, отражает обилие гриба в корнях растений); интенсивность микоризной инфекции (С, отражает как распределение огрибненных участков корня, так и обилие гриба в нем).

Данные были обработаны статистически в пакете программ Statistica 7.0 и в MS Excel 2016. Достоверность различий между анализируемыми параметрами проводили с использованием непараметрического критерия Манна – Уитни при уровне значимости p < 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что в процессе самозарастания на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС сформировался злаково-разнотравный фитоценоз. Видовой состав растений на полосах золы и грунта практически одинаков. Полосы золы и грунта отличаются проективным покрытием растений и обилием видов. Как на золе, так и на полосах грунта высокое обилие (сор₁₋₂) имеют такие виды, как: *Pimpinella saxifraga* L., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Achillea millefolium* L., *Picris hieracioides* L., *Festuca rubra* L.; на грунте, кроме того, с обилием (сор₁) встречаются: *Poa pratensis* L., *Centaurea scabiosa* L., *Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L.; на золе – *Stellaria graminea* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke. Общее проективное покрытие растительностью на полосах грунта достигает 90–100 %, на золе – 60–80 %. Вес воздушно-сухой надземной фитомассы на полосах грунта составил 130,6 г/м², на полосах золы – 96,2 г/м².

Изученные виды на золе и грунте имеют различные встречаемость, обилие и продуктивность: *Plantago media* предпочитает поселяться на грунте, *Erigeron acris* – на золе (табл. 1). Подробная характеристика ценопопуляций данных видов представлена в предыдущих работах авторов [5], [6].

Известно, что субстрат, а именно его физико-химические свойства (гранулометрический состав, рН, обеспеченность биогенными элементами, микроэлементами, их доступность) и биотические факторы, влияют на жизнедеятельность растений. Некоторые виды растений способны произрастать даже на крайне обедненных и трансформированных субстратах, обладая определенной жизненной стратегией. В данных условиях нет высокой конкуренции между видами, однако имеется высокий уровень стресса и нарушений среды обитания. Для большинства рудеральных и стресс-толерантных видов харак-

Таблица 1

Общая характеристика исследованных видов

Вид	Обилие (по Друде)		Встречаемость, %		Вес надземной фитомассы, г/м ²		Доля в общей фитомассе, %	
	грунт	зола	грунт	зола	грунт	зола	грунт	зола
<i>Plantago media</i>	cop ₃	sp-sol	70,1	12,5	4,27	0,4	3,3	0,4
<i>Erigeron acris</i>	sp-sol	cop ₁	18,7	25,0	0,09	1,64	0,07	1,7

терна низкая биологическая продуктивность, при этом высокая экологическая пластичность, что позволяет таким видам растений осваивать данные местообитания [15].

Показано, что вес надземной фитомассы растений *Plantago media* на единицу площади на полосах грунта в 10 раз превышал этот показатель на золе. У *Erigeron acris* наблюдалась обратная тенденция: вес надземной фитомассы на единицу площади на золе был в 18 раз больше, чем на грунте.

При анализе морфологических показателей *Plantago media* выявлено, что средний вес особи, вес корней и вес надземных органов, а также соотношение корни/надземная часть у растений, произрастающих на грунте и на золе, достоверных отличий не имеют (табл. 2).

У *Erigeron acris* средний вес особи на грунте почти в 3 раза больше, чем на золе, что связано с существенным снижением у растений как веса корней, так и веса надземных органов. По соотношению корни/надземная часть особи данного вида с изученных участков достоверных отличий не имели.

Результаты исследования показали отсутствие достоверных отличий у растений *Erigeron acris* и *Plantago media*, произрастающих на золе и на грунте, по площади листа. Средние показатели площади листа для *Erigeron acris* на золе и на

грунте составили $1,3 \pm 0,2$ см² и $1,2 \pm 0,2$ см² соответственно, для *Plantago media* – $12,8 \pm 3,0$ см² и $7,6 \pm 0,9$ см² соответственно.

Однако растения *Plantago media* с участков золы характеризовались более тонкими листовыми пластинками. Снижение данного параметра связано с достоверным уменьшением как размеров эпидермиса листьев, так и доли мезофилла в листе. Для растений *Erigeron acris* не обнаружено статистически значимых изменений описанных выше параметров листа в зависимости от свойств субстрата (табл. 3).

Развитие и дифференцировка фотосинтетической ткани, мезофилла, на палисадную и губчатую паренхиму определяет эффективность фотосинтетической функции в листе. Известно, что определяющим фактором в этих процессах является свет, но на внутреннюю архитектуру клеток листа влияют также влагоемкость, обеспеченность субстрата и доступность для растительных элементов минерального питания (азот, фосфор, калий и т. п.).

По интенсивности света изученные участки не различались, однако, как уже было отмечено выше, они существенно отличались по уровню обеспечения азотом, калием и фосфором. Субстраты также характеризовались разной плотностью и влагоемкостью.

Таблица 2

Распределение биомассы у исследованных видов

Субстрат	Показатели	Общий вес особи, г	Вес корней, г	Вес надземной части, г
<i>Plantago media</i>				
Зола	Среднее	$0,96 \pm 0,18$	$0,35 \pm 0,09$	$0,61 \pm 0,09$
	lim	0,44–2,14	0,09–0,98	0,34–1,16
	Cv, %	58,9	83,0	48,3
Грунт	Среднее	$0,80 \pm 0,14$	$0,21 \pm 0,07$	$0,58 \pm 0,09$
	lim	0,41–1,76	0,04–0,86	0,32–1,20
	Cv, %	56,4	110,7	51,1
<i>Erigeron acris</i>				
Зола	Среднее	$0,57 \pm 0,07$	$0,15 \pm 0,04$	$0,43 \pm 0,04$
	lim	0,28–0,85	0,03–0,34	0,25–0,57
	Cv, %	35,4	80,1	27,7
Грунт	Среднее	$1,73 \pm 0,36$	$0,55 \pm 0,20$	$1,18 \pm 0,20$
	lim	0,86–2,75	0,16–1,27	0,60–1,76
	Cv, %	46,4	80,1	37,9

Таблица 3

Толщина листа, мезофилла и эпидермиса у исследованных видов

Субстрат	Показатели	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермиса, мкм
<i>Plantago media</i>				
Зола	Среднее	246,4 ± 4,7	208,0 ± 5,3	38,4 ± 2,3
	lim	225,3–292,1	179,3–262,3	29,8–58,2
	Cv, %	7,4	10,0	22,7
Грунт	Среднее	273,8 ± 4,2	226,7 ± 3,1	47,1 ± 1,9
	lim	252,0–321,0	207,0–261,0	36,0–60,0
	Cv, %	6,0	5,3	15,2
<i>Erigeron acris</i>				
Зола	Среднее	281,3 ± 5,2	221,1 ± 5,2	60,3 ± 4,2
	lim	231,0–313,0	192,0–259,0	26,0–94,0
	Cv, %	7,2	9,1	27,2
Грунт	Среднее	274,5 ± 8,2	221,1 ± 7,6	53,3 ± 2,7
	lim	210,0–315,0	167,0–268,0	34,0–75,0
	Cv, %	11,6	13,3	19,7

В табл. 4 представлены данные по количеству и размерам клеток мезофилла листа изученных видов растений с разных субстратов. Обнаружено, что для обоих видов с участков золы такой показатель, как число клеток мезофилла на единицу площади листа, был достоверно выше, чем у растений с грунта. Однако для растений

Erigeron acris, произрастающих на золе, отмечено лишь достоверно большее количество клеток палисадного мезофилла при существенно (в 2 раза) меньших их размерах. При этом число клеток губчатого мезофилла на единицу площади листа и их размеры достоверно не различались. Показано также отсутствие влияния субстрата

Таблица 4

Объем и количество клеток мезофилла у исследованных видов

Показатели	Местообитание	Субстрат	
		Зола	Грунт
<i>Plantago media</i>			
Объем клетки мезофилла, тыс. мкм ³	Среднее	14,5 ± 1,3	13,9 ± 1,1
	lim	5,4–28,2	6,1–26,9
	Cv, %	44,2	42,6
Количество клеток мезофилла, тыс./см ²	Среднее	755,6 ± 18,7	694,4 ± 14,1
	lim	599,0–930,7	580,5–792,5
	Cv, %	11,1	9,1
<i>Erigeron acris</i>			
Объем клетки палисадного мезофилла, тыс. мкм ³	Среднее	3,6 ± 0,2	6,7 ± 0,4
	lim	2,0–5,8	3,1–19,75
	Cv, %	29,2	27,6
Объем клетки губчатого мезофилла, тыс. мкм ³	Среднее	7,7 ± 0,6	8,1 ± 0,7
	lim	3,6–13,9	3,6–16,1
	Cv, %	40,9	45,3
Количество клеток палисадного мезофилла, тыс./см ²	Среднее	1057,0 ± 21,7	969,4 ± 19,1
	lim	893,9–1207,2	847,8–1133,4
	Cv, %	9,2	8,8
Количество клеток губчатого мезофилла, тыс./см ²	Среднее	207,8 ± 10,8	193,5 ± 9,3
	lim	119,8–313,3	119,8–267,2
	Cv, %	23,2	21,5

произрастания на объем клеток ассимиляционной паренхимы растений *Plantago media*.

По результатам наших ранее проведенных исследований обнаружено, что для растений *Ortilia secunda* и *Pyrola rotundifolia*, обитающих на промышленных отвалах, перестройки фотосинтетического аппарата листа были связаны с изменением числа и размеров клеток ассимиляционной ткани. Эти изменения приводили к существенному снижению доли мезофилла в листе и уменьшению внутренней ассимилирующей поверхности листа [1], [11].

Напротив, при благоприятных для вида условиях произрастания создается максимальная внутрилиственная ассимиляционная поверхность, которая обеспечивает максимальную проводимость мезофилла для углекислого газа и наибольший фотосинтез.

Расчет и анализ интегральных показателей мезоструктуры, таких как процент мезофилла в листе, индекс суммарной поверхности мембран клеток (ИМК), а также клеточный объем хлоропласта (КОХ), показали разнонаправленные изменения у изученных видов растений. Так, например, для растений *Erigeron acris*, произрастающих на полосах грунта, ИМК и КОХ были выше по сравнению с растениями с участков золы. При этом процент мезофилла в листе в зависимости от свойств субстрата достоверно не изменялся. Для растений *Plantago media* установлено, что большей долей мезофилла в листе характеризовались растения, произрастающие на золе. Однако на величину внутренней ассимилирующей поверхности и клеточный объем хлоропласта свойства субстрата существенно не влияли (рисунок).

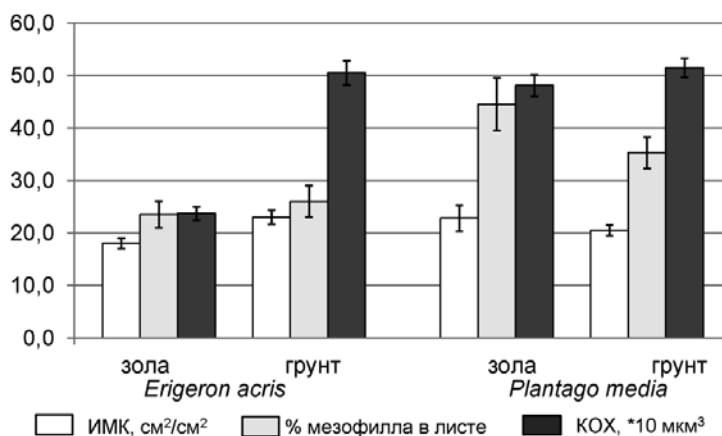
Для формирования фотосинтетического аппарата растений особое значение имеют условия минерального питания. На техногенных субстратах нередко лимитирующим фактором является азот. Азот входит в состав важнейших органических веществ – белков, в том числе фермен-

тов, хлорофилла, нуклеотидов, аминокислот, амидов, алкалоидов и других, поэтому является одним из основных макроэлементов для живых организмов.

Результаты определения содержания общего азота в листьях показали, что растения *Erigeron acris* с золы и грунта достоверно не отличались по этому показателю (3,1 и 3,3 % от сухой массы соответственно для растений с золы и грунта). Однако у особей *Plantago media*, произрастающих на грунте, отмечено существенно (в 1,5 раза) большее содержание азота в листьях по сравнению с растениями, произрастающими на золе (2,9 и 2,0 % от сухой массы соответственно для растений с грунта и золы).

В настоящее время многочисленными исследованиями установлено, что роль микоризы в жизни растений полифункциональна: под действием арбускулярной микоризы повышается интенсивность фотосинтеза, улучшается водный режим, снижается поступление металлов в побеги. Микоризные грибы, вступая в симбиоз с растениями, участвуют в поглощении питательных веществ из почвы, главным образом фосфора, выполняют защитную роль в борьбе с патогенными инфекциями, дают растениям преимущества в приспособлении к условиям окружающей среды [8], [9], [16].

Нами была изучена микориза у *Plantago media* и *Erigeron acris*, произрастающих на разных субстратах. Исследования показали, что в корнях *Plantago media* и *Erigeron acris*, произрастающих на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС, как на золе, так и на грунте, имеется арбускулярная микориза, представленная гифами гриба, везикулами и арбускулами. Показатели микоризы у *Plantago media* как на золе (F = 92,0 %; D = 3,6; C = 71,6 %), так и на грунте (F = 74,0 %; D = 1,8; C = 36,8 %) были выше, чем у *Erigeron acris* (на золе – F = 78,0 %; D = 2,4; C = 48,8 %; на грунте – F = 52,0 %; D = 0,8;



Индекс мембраны клеток (ИМК), процент мезофилла в листе и клеточный объем хлоропласта у растений исследованных видов

C = 15,6 %). У обоих видов микоризообразование на золе происходило интенсивнее, чем на грунте.

Известно, что на степень развития и активность микоризообразующих грибов влияет содержание в почве азота и фосфора. При недостатке фосфора, а также при его избытке деятельность микоризообразующих грибов замедляется. Сильное уплотнение субстрата также ухудшает условия аэрации и может быть одной из причин, препятствующих образованию микоризы. В нашем случае зольный субстрат является более аэрируемым и в лучшей степени обеспечен фосфором, чем глинистый грунт. Очевидно, это способствовало более активному микоризообразованию у изученных видов растений на зольном субстрате по сравнению с глинистым грунтом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования растений *Erigeron acris* и *Plantago media*, произрастающих на различных техногенных субстратах, указывают на видоспецифичный характер изменения изученных биометрических и мезоструктурных параметров.

Вес надземной фитомассы растений *Erigeron acris* на единицу площади на зольном субстрате был значительно выше, чем на глинистом грунте, в то время как у *Plantago media* наблюдалась обратная тенденция.

При устойчивости таких параметров листовой пластинки, как площадь и толщина, у растений *Erigeron acris* на золе происходило снижение внутренней ассимилирующей поверхности листа. На содержание азота в листьях *Erigeron acris* свойства субстрата не влияли. Растения *Plantago media* с глинистого грунта и золы по биомассе и площади листовой пластинки не различались. Однако растения, произрастающие на зольном субстрате, характеризовались более тонкой листовой пластинкой. Свойства субстрата существенно не влияли на индекс суммарной поверхности мембран клеток, а также клеточный объем хлоропласта.

Активность микоризообразования у *Plantago media* была выше, чем у *Erigeron acris* (как на золе, так и на глинистом грунте). Вместе с тем у обоих видов микоризообразование на золе происходило интенсивнее, чем на грунте.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2017/236, код проекта 7696.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В. *Pyrola rotundifolia* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 5 (37). С. 244–246.
2. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Окорокова Е. С. *Potentilla bifurca* L. на золоотвалах Урала в разных зонально-климатических условиях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 27–35.
3. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. 224 с.
4. Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Оценка опыта биологической рекультивации золоотвалов // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 6 (38). С. 213–215.
5. Лукина Н. В., Глазырина М. А. Некоторые особенности структурной организации и микоризных стратегий ценопопуляций *Erigeron acris* L. на техногенных субстратах // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (5). С. 1354–1358.
6. Лукина Н. В., Глазырина М. А., Воженина О. А. Микоризообразование *Plantago media* L. в ходе онтогенеза на разных субстратах // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского. 2014. № 3 (3). С. 63–66.
7. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
8. Проворов Н. А., Воробьев Н. И. Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. СПб.: Информ-Навигатор, 2012. 400 с.
9. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
10. Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2011. 268 с.
11. Чукина Н. В., Глазырина М. А., Лукина Н. В., Бутырин К. В., Лихачева М. В. Характеристика ценопопуляций и особенности мезоструктуры листа *Orthilia secunda* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (5). С. 1510–1513.
12. Чукина Н. В., Лукина Н. В., Борисова Г. Г., Ярина Ю. С. Структурно-функциональные особенности фотосинтетического аппарата растений семейства Rugolaceae в техногенных местообитаниях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 81–89.
13. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Rakov E. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V. Biological recultivation of mine industry deserts: facilitating the formation of phytocoenosis in the middle Ural region, Russia // Bioremediation and Bioeconomy. Amsterdam: Elsevier, 2016. P. 389–418.
14. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 49. № 3. P. 419–431.
15. Grime J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second Edition. Chichester, UK: John Wiley & Sons, 2001. 456 p.
16. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. Third Edition. N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Butyrin K. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

THE SUBSTRATE IMPACT ON THE MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND MYCORRHISA FORMATION OF *PLANTAGO MEDIA* L. AND *ERIGERON ACRIS* L. IN TECHNOGENICALLY TRANSFORMED HABITATS

The purpose of this work is to study structural and functional characteristics of two plant species: *Plantago media* L. and *Erigeron acris* L., which grow on different technogenic substrates (ash and clay soil) in transformed habitats (ash dump of Verkhnetagilskaya State District Power Plant). We studied: the distribution of biomass, the parameters of the mesostructure of the leaf (the area and thickness of the leaf blade, the thickness of the mesophyll and epidermis, the volume and number of cells, the cell volume of the chloroplast, the cell membrane index, the percentage of mesophyll in the leaf), the total nitrogen content in the leaves, as well as arbuscular mycorrhiza. Species-specific changes in the studied biometric (distribution of biomass) and morphophysiological parameters (the size of the assimilating surface) have been revealed. On the ash substrate in *Erigeron acris* plants, a decrease in the size of the cells of the palisade mesophyll and, consequently, a decrease in the internal assimilating surface of the leaf were observed. At the same time, the properties of the substrate did not have a significant effect on this parameter in plants of *Plantago media*. The intensity of mycorrhiza formation in both species was higher on ash than on clay substrate.

Key words: *Plantago media* L., *Erigeron acris* L., ash dump, technogenic substrates, leaf mesostructure, arbuscular mycorrhiza

REFERENCES

1. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V. *Pyrola rotundifolia* L. on industrial lands [*Pyrola rotundifolia* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 5 (37). P. 244–246.
2. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V., Borisova G. G., Okorokova E. S. *Potentilla bifurca* L. at the ash dumps of the Urals in different zonal-climatic conditions [*Potentilla bifurca* L. na zolootvalakh Urala v raznykh zonal'no-klimaticheskikh usloviyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 27–35.
3. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola, RIIK Lanar Publ., 1995. 224 p.
4. Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A. Assessment of experience of ash dumps biological reclamation [Otsenka opyta biologicheskoy rekul'tivatsii zolootvalov]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 6 (38). P. 213–215.
5. Lukina N. V., Glazyrina M. A. Some features of the structural organization and mycorrhizal strategies of the cenopopulations of *Erigeron acris* L. on technogenic substrates [Nekotorye osobennosti strukturnoy organizatsii i mikoriznykh strategiy tsenopopulyatsiy *Erigeron acris* L. na tekhnogennykh substratakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013. Vol. 15. № 3 (5). P. 1354–1358.
6. Lukina N. V., Glazyrina M. A., Vazhenina O. A. Mycorrhiza formation of *Plantago media* L. during ontogenesis on different substrates [Mikorizoobrazovanie *Plantago media* L. v khode ontogeneza na raznykh substratakh]. *Vestnik Nizhegorodskogo gosudarstvennogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo*. 2014. № 3 (3). P. 63–66.
7. Maevskiy P. F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* [Flora of the middle belt of the European part of Russia]. 10 ed. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2006. 600 p.
8. Provorov N. A., Vorob'ev N. I. *Geneticheskie osnovy evolyutsii rastitel'no-mikrobnogo simbioza* [Genetic basis of the plant-microbial symbiosis evolution]. St. Petersburg, Inform-Navigator Publ., 2012. 400 p.
9. Selivanov I. A. *Mikosimbiozizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuz* [Mycosymbiotrophism as a form of consortium connections in the vegetative cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
10. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A. *Ekologicheskie osnovy i opyt biologicheskoy rekul'tivatsii narushennykh promyshlennost'yu zemel'* [Ecological bases and experience of the biological land reclamation industry]. Ekaterinburg, USU Publ., 2011. 268 p.
11. Chukina N. V., Glazyrina M. A., Lukina N. V., Butyrin K. V., Likhacheva M. V. Characteristics of cenopopulations and features of the leaf mesostructure of *Orthilia secunda* L. on industrial lands [Kharakteristika tsenopopulyatsiy i osobennosti mezostrukturnykh lista *Orthilia secunda* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013. Vol. 15. № 3 (5). P. 1510–1513.
12. Chukina N. V., Lukina N. V., Borisova G. G., Yarina U. S. Structural and functional features of photosynthetic apparatus in Pyrolaceae family plants from technogenic habitats [Strukturno-funktsional'nye osobennosti fotosinteticheskogo apparata rasteniy semeystva Pyrolaceae v tekhnogennykh mestoobitaniyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2017. № 4 (165). P. 81–89.
13. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Rakov E. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V. Biological recultivation of mine industry deserts: facilitating the formation of phytocoenosis in the middle Ural region, Russia. *Bioremediation and Bioeconomy*. Amsterdam: Elsevier, 2016. P. 389–418.
14. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002. Vol. 49. № 3. P. 419–431.
15. Grime J. P. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Second Edition. Chichester, UK: John Wiley & Sons, 2001. 456 p.
16. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis*. Third Edition. N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Поступила в редакцию 29.08.2017