

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

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ФИЛИМОНОВА

кандидат биологических наук, 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)

Elena.Filimonova@urfu.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

СВЕТЛАНА СЕРГЕЕВНА ФАТЕЕВА

бакалавр департамента «Наук о Земле и Космосе» Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)

svetik_203@mail.ru

BOTRYCHIUM MULTIFIDUM* (S. G. GMEL.) RUPR В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров и микоризы корней особей *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr, сем. Botrychiaceae Horan. (Гроздовник многораздельный, сем. Гроздовниковые), произрастающих на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции, дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота) и в естественном лесном сообществе (лесопарк «Юго-западный», г. Екатеринбург). *B. multifidum* – реликтовый папоротник, луговой циркумбореальный вид, занесен в Красные книги многих областей и республик РФ. На Урале и Приуралье редок, исчезает в связи с нарушением природных местообитаний. Показано, что ценопопуляции *B. multifidum* в растительных сообществах, формирующихся на промышленных отвалах и в естественном фитоценозе, являются нормальными, неполночленными (не обнаружены проростки, средневозрастные спороносящие и стареющие спороносящие спорофиты), на золоотвале ВТГРЭС и на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного преобладают виргинильные, в лесопарке – имматурные спорофиты. Анализ индексов возрастности, эффективности и восстановления показал, что на всех объектах ценопопуляции являются молодыми. Установлено, что в изученных сообществах *B. multifidum* имеет групповой тип распределения особей в пространстве. Показано, что морфологические параметры спороносящих спорофитов зависят от ценологических и эдафических факторов. В корнях *B. multifidum* во всех исследованных ценопопуляциях обнаружена микориза *Paris*-типа, представленная внутриклеточными клубками гиф, гифами и везикулами.

Ключевые слова: *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr, промышленные отвалы, ценопопуляция, микориза

ВВЕДЕНИЕ

Добыча и переработка полезных ископаемых всегда сопровождается полным или частичным нарушением почвенного и растительного покровов и образованием техногенных ландшафтов со специфическими характеристиками, неблагопри-

ятными и даже опасными для жизни и здоровья человека. Одной из разновидностей подобных территорий являются промышленные отвалы. В процессе восстановления растительности, на определенных стадиях формирования фитоценозов, на отвалах начинают поселяться редкие виды [14].

Глубокие знания о жизни видов растений необходимы для оценки состояния возобновляемых биологических ресурсов и оценки скорости восстановления биологического разнообразия на нарушенных промышленностью землях, где при определенных условиях некоторые редкие виды растений находят «убежище».

К редким и уязвимым видам относятся древние представители класса Ophioglossopsida (Ужовниковые), в частности семейство Botrychiaceae Noth. (Гроздовниковые). Виды данного семейства встречаются спорадически в естественных растительных сообществах малочисленными популяциями и внесены в Красные книги многих областей и республик РФ и зарубежья [19], [20]. Одним из таких видов является *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr (Гроздовник много-раздельный). Большое значение для разработки эффективных инструментов охраны редких и реликтовых видов имеет исследование биологии, экологии, стратегии жизни и механизмов устойчивости на организменном и популяционном уровнях [2], [13], [9], [7], [18] и др.

В связи с этим целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций *B. multifidum*, произрастающих в естественных местообитаниях и на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала, а также изучение морфологических параметров особей и микоризы корней данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

B. multifidum – реликтовый папоротник, луговой циркумбореальный вид, почти космополитный, с дизъюнктивным ареалом [11]. Это многолетнее растение высотой 7–25 см. Стерильная вайя (трофофор) широко-треугольная, длиной 1,5–7 см и шириной от 2 до 11 см, как правило, толстая, дважды- или триждыперисто-рассеченная, с 2–6 парами перьев. Перо и перышко в очертании треугольные, лопасти перышка – овалы. Конечные сегменты яйцевидные или продолговатые, тупые с немногочисленными тупыми зубцами, или неясно зазубренные, или почти цельнокрайние. Спороносная часть вайи (спорофор) на черешке длиной 5–15 см дважды- или триждыперистая, длиной 2–7 см и шириной от 1 до 4 см. Подземные органы: ортотропные, слегка приподнимающиеся над поверхностью почвы одиночные корневища, мочка шнуровидных, кистевидно расположенных коричневых придаточных корней [6], [11]. Спороносит в июле – августе. Растение зимне-зеленое. Гаметофит обоеполюс [16].

В естественных условиях папоротник произрастает на суходольных мшистых и поемных лугах, сухих песчаных травянистых склонах, в травянистых березовых мелколесьях, разреженных, светлых, смешанных и хвойных, преимущественно сосновых лесах, в кустарниках на зарастаю-

щих гарях, вырубках, лесных полянах и опушках, на известняковых обнажениях, залежах [6]. Лимитирующими факторами для существования вида является иссушение местообитаний, рекреационная нагрузка, нарушение растительного покрова иными способами, а также зависимость гаметофита от микоризы. *B. multifidum* занесен в Красные книги многих областей: Псковской, Рязанской, Смоленской, Тамбовской, Томской, Тульской, Тюменской, Ульяновской, Челябинской, Ярославской, а также в Красные книги Удмуртской Республики, Республики Хакасия, Чувашской Республики [21].

Исследования проводили на Среднем Урале (таежная зона, подзона южной тайги) в июле 2016 года. Район исследований находится в умеренно-континентальной бореальной климатической зоне, характеризуется продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Рельеф района низкоротный.

Были изучены ценопопуляции (ЦП) *B. multifidum*, произрастающие на золоотвале Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС) и дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота. В качестве контроля рассмотрено естественное лесное сообщество – лесопарк «Юго-западный» (контроль), г. Екатеринбург.

Золоотвал ВТГРЭС (57°33'93" с. ш., 59°94'07" в. д.) расположен на окраине г. Верхний Тагил в горной котловине долины р. Тагил (речная сеть ближайших окрестностей принадлежит бассейну р. Тобол). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурого угля Челябинского угольного бассейна: Коркинского разреза и Калачевских шахт. Реакция среды «свежей» золы слабощелочная (pH = 8,5). Обеспеченность подвижными фосфатами достаточная, калием – низкая. По механическому составу супесь: 60,84 % – физический песок (>0,01), 19,69 % – физическая глина (<0,01). Сквашенность хорошая [17]. Реакция среды субстрата на время проведения исследований – слабобокислая, ближе к нейтральной (pH = 5,84).

Гидроотвал Шуралино-Ягодного месторождения золота (57°41'85" с. ш., 60°17'41" в. д.) расположен в 2 км от села Шурала Невьянского городского округа, в бассейне верхнего течения р. Нейва. Общая площадь гидроотвала составляет более 100 га. Нарушенные земли представляют собой сеть гидроналивных полигонов с подпорными дамбами из вскрышных пород. Субстрат гидроотвалов представлен седиментированными глинами. Дамбы выполнены из смеси вскрышных и вмещающих пород. Реакция среды слабобокислая (pH до 5,5), на внешней дамбе близка к нейтральной (pH = 6,5). Содержание азота и фосфора очень низкое, калия – низкое [15].

Лесопарк «Юго-западный» – природоохранная территория в юго-западной части г. Екате-

ринбурга (56°77'36" с. ш., 60°54'08" в. д.). Преобладают чистые древостои *Pinus sylvestris* L. хорошего состояния. Средний возраст растений около 115–130 лет. Из кустарников высокое обилие имеют *Rosa acicularis* Lindl., *Rubus idaeus* L. и *Juniperus communis* L. Лесопарк в основном используется как прогулочно-пешеходная зона [1].

Сбор фактического материала выполнен по общепринятым методикам. Обследование проводили детально-маршрутным методом. Для изучения пространственной и возрастной структур ценопопуляций *B. multifidum* в исследуемых растительных сообществах случайным образом закладывали учетные площадки (0,25 м²): на золоотвале ВТГРЭС – 55 шт., на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота – 28 шт., в лесопарке «Юго-западном» – 10 шт. Большая часть особей *B. multifidum* была обследована в природных условиях, меньшая – выкапывалась для анализа в камеральных условиях. У особей *B. multifidum* измерялась высота растения (см), длина и ширина вайи (см). Возрастное состояние определялось с помощью ключей [8]. Были определены индексы возрастности (Δ) [12], эффективности (ω) [4] и восстановления (Iв) ценопопуляций [5]. Для изучения микоризы отбирались корни в количестве 30 шт. Обработка корней проводилась по общепринятой методике с окрашиванием в анилиновой сини после мацерации в КОН [10]. Приготовленные препараты просматривались в поле зрения микроскопа «МИКМЕД 5» при увеличении 120 раз.

Для анализа сходства ЦП по комплексу признаков применяли дискриминантный анализ. Морфологический анализ особей проводился по следующим признакам: высота особи (см), длина корня (см), количество порядков корней (шт.), длина вайи (см), ширина вайи (см). 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 $p < 5 \%$. Определялись точность опыта (P) и достоверность среднего значения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На золоотвале ВТГРЭС *B. multifidum* впервые был отмечен в 2000 году в луговом растительном сообществе с доминированием *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, формирующемся в процессе самозарастания на участке «чистой» золы. Площадь локуса составляла около 0,25 м².

К 2016 году *B. multifidum* (ЦП₁) расселился по территории всего растительного сообщества. К моменту исследования здесь сформировался кустаренный вейниково-щучковый луг, возраст которого составил 30–35 лет. Всего в растительном сообществе выявлено 69 видов растений из 49 родов и 25 семейств. В древесном ярусе преобладают *Betula pendula* Roth (cop₂), *Populus tremula* L. (cop₂). Остальные виды немногочисленны: *Betula pubescens* Ehrh. (sp), *Pinus sylvestris* L. (sol), *Picea obovata* Ledeb. (un–sol), *Alnus incana* (L.) Moench (un gr). Сомкнутость крон небольшая, от 10 до 40 %. Кустарниковый ярус представлен 7 видами рода *Salix*, среди которых преобладают *Salix caprea* L. (sp–cop₁) и *S. myrsinifolia* Salisb. (cop₁). Общее проективное покрытие (ОПП) травянистого яруса составляет около 30 %, варьируя от 5 % до 60 %. В растительном сообществе доминируют: *Deschampsia cespitosa* (cop₂), *Calamagrostis epigeios* (cop₁ gr), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop (sp gr–cop₁), *Poa palustris* L. (sp gr–cop₁), *P. pratensis* L. (sp gr–cop₁). Обилие остальных видов растений не высокое. Обилие *Botrychium multifidum* – (sp–sp gr), встречаемость – 73 % (рис. 1А). Плотность особей данного вида изменяется от 0 до 16 шт./0,25 м² (средняя плотность составила 3,8 шт./0,25 м²).

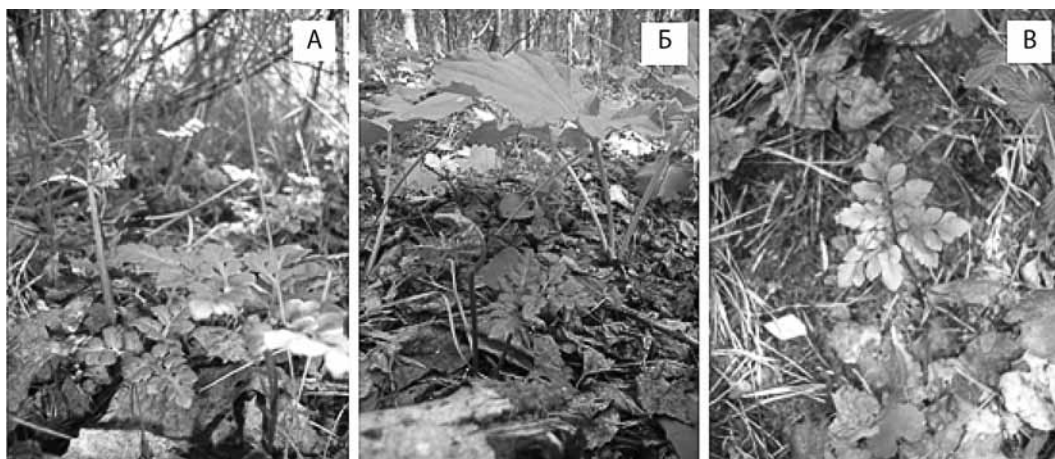


Рис. 1. *Botrychium multifidum* на исследуемых объектах: А – золоотвал ВТГРЭС, Б – дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота, В – лесопарк «Юго-западный»

На дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения золота *B. multifidum* впервые был встречен в 2005 году в формирующемся лесном фитоценозе с доминированием *Betula pendula*, *Populus tremula* и участием *Pinus sylvestris*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали *Pyrola rotundifolia* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Achillea millefolium* L., *Calamagrostis epigeios*.

К 2016 году на дамбе сформировался лесной фитоценоз, возраст которого около 30 лет. Всего в сообществе встречено 80 видов, принадлежащих к 54 родам и 20 семействам. Древесный ярус представлен *Betula pendula* (cop₂–cop₃), *Populus tremula* (cop₁–cop₂), *Pinus sylvestris* (sp gr–cop₁), *Picea obovata* (sol), *Betula pubescens* (sol), *Alnus incana* (un–sol). Сомкнутость крон 60–70 %. В кустарничковом ярусе доминируют *Salix caprea* (sp–cop₁), *S. cinerea* L. (sp–cop₁), *S. myrsinifolia* (sp–cop₁). ОПП травянистого яруса составляет 30 %, варьируя от 5 до 70 %. Травянистый ярус представлен *Lathyrus pratensis* L. (cop₁), *Tussilago farfara* L. (cop₁ gr), *Calamagrostis epigeios* (cop₁–cop₂), *Equisetum arvense* L. (sp gr), *Orthilia secunda* (sp gr), *Pyrola rotundifolia* (sol gr–sp), *Fragaria vesca* L. (sol gr), *Vicia sepium* L. (sol gr–sp). Обилие остальных видов растений не высокое. Обилие *Botrychium multifidum* (ЦП₂) – сол gr, встречаемость – 32 % (рис. 1Б). Плотность особей *Botrychium* изменяется от 0 до 6 шт./0,25 м² (средняя плотность – 0,49 шт./0,25 м²).

В качестве контроля была изучена ценопопуляция *B. multifidum* (ЦП₃) в лесном фитоценозе лесопарка «Юго-западный». Из древесных видов в растительном сообществе доминирует *Pinus sylvestris* (cop₃), содоминантами являются *Betula pendula* (cop₁) и *Populus tremula* (cop₁). Сомкнутость крон составляет 60 %. Нижний подполог состоит из *Salix caprea* (sp), *Sorbus aucuparia* L. (sol). В кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* L. (cop₁ gr–cop₂), *V. vitis-idaea* L. (cop₁), *Rubus idaeus* (cop₁ gr), *Rosa acicularis* (sol gr), *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková (sol–sp). ОПП травянистого яруса составляет 100 %. В травянистом ярусе встречаются *Aegopodium podagraria* L. (cop₁–cop₂), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (cop₁–cop₂), *Poa pratensis* (cop₁), *Amoria repens* (L.) C. Presl (sp gr), *Trifolium pratense* L. (sp gr), *Galium boreale* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp gr), *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC. (sp), *Deschampsia cespitosa* (sp), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (sp). Обилие остальных видов растений не высокое. Всего встречено 84 вида из 71 рода и 32 семейств. *Botrychium multifidum* встречается небольшими группами с обилием un gr–sol. Проективное покрытие травянистых видов в местах произрастания *B. multifidum* варьирует от 25 до 80 %, в среднем составляя 53 %. Плотность особей в ЦП₃ изменяется от 0 до 11 шт./0,25 м² (средняя плотность –

2,1 шт./0,25 м²). Площадь, занимаемая ценопопуляцией, около 10 м² (рис. 1В).

Сравнение видового состава исследованных растительных сообществ по коэффициенту сходства Жаккара (K_J) показало, что коэффициенты имеют невысокие значения (изменяются от 0,25 до 0,46). Более близкими по флоре оказались сообщества техногенных местообитаний (K_J = 0,46).

Видовая насыщенность на учетных площадках в техногенных местообитаниях *B. multifidum* (ЦП₁ – 6,1; ЦП₂ – 6,6 вида/0,25 м²) почти в два раза меньше, чем в контроле (12,1 вида/0,25 м²).

Исследования показали, что все ЦП *B. multifidum* имеют групповой тип распределения особей в пространстве (S²/m составило соответственно 4,07; 3,50 и 6,29).

При анализе возрастных структур ЦП *B. multifidum* выявлено, что все они являются нормальными неполночленными (не обнаружены проростки спорофита, средневозрастные спороносящие и стареющие спороносящие спорофиты) (рис. 2). В ЦП₁ и ЦП₂ возрастные спектры являются одновышинными с преобладанием виргинильных спорофитов, а в ЦП₃ – двухвышинными с пиками в группе имматурных и молодых спороносящих спорофитов. Известно, что при неблагоприятных условиях растение *B. multifidum* может выпасть из травостоя на 1–4 года (иногда до 8 лет) и находиться под землей в виде микотрофно питающихся стеблей с корнями и почкой. Кроме того, *B. multifidum* в стадии проростков (Ps) и на 1-м этапе ювенильного онтогенетического состояния (J₁) ведет подземный образ жизни и в значительной степени зависит от микоризы [6].

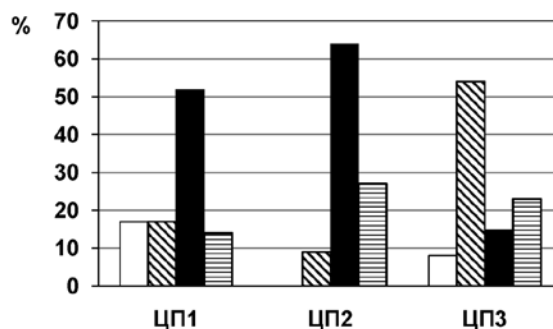


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Botrychium multifidum*. Возрастные состояния спорофитов: □ J – ювенильный; ▨ Im – имматурный; ■ V – виргинильный; ▤ Sp – молодой спороносящий

Анализ индексов возрастности ($\Delta ЦП_1 = 0,10$; $\Delta ЦП_2 = 0,15$; $\Delta ЦП_3 = 0,11$) и эффективности ($\omega ЦП_1 = 0,35$; $\omega ЦП_2 = 0,50$; $\omega ЦП_3 = 0,35$) показал, что все ЦП являются молодыми. Индекс восстановления (J_v) представляет собой отношение плотности подростка к плотности генеративных растений. Установлено, что $J_v ЦП_1$ составляет 69,3, что в 25,7 и 21 раз выше $J_v ЦП_2$ и $J_v ЦП_3$.

Анализ изменчивости морфологических признаков особей *B. multifidum* показал, что наименьшей вариабельностью отличается длина корня. Остальные признаки

варьируют на среднем и высоком уровнях (табл. 1).

Наиболее крупные по высоте особи *B. multifidum*, находящиеся в виргинильном и генера-

Таблица 1

Некоторые биометрические показатели особей *Botrychium multifidum*

Показатель	Возрастное состояние	Статистические показатели	Объекты		
			ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃
Высота особи, см	Im	N	7	5	4
		Xcp.±m _x	3,9±0,4	5,1±0,8	5,3±0,5
		lim	2,5–6,0	3,6–7,5	4,0–6,0
		Cv	29	34	18
		P	10,91	15,07	9,12**
		t _l	9,17****	6,64	10,97
	V*	N	22	26	6
		Xcp.±m _x	7,4±0,6	9,7±0,5	8,9±1,1
		lim	4,0–16,0	4,5–14,3	6,0–12,5
		Cv	41	25	31
		P	8,69	4,90***	12,74
		t _l	11,50	20,40	7,85
	Sp _l *	N	6	5	3
		Xcp.±m _x	12,3±1,5	14,2±1,2	6,7±1,6
		lim	8,0–16,5	10,5–18,0	3,5–9,0
		Cv	29	19	43
		P	12,04	8,58	24,62
		t _l	8,31	11,66	4,06
Длина корня, см	V	N	12	13	6
		Xcp.±m _x	7,7±0,9	6,2±0,5	5,5±0,8
		lim	3,0–13,0	3,0–9,0	3,5–8,0
		Cv	42	31	34
		P	12,17	8,50	13,89
		t _l	8,22	11,76	7,20
	Sp _l *	N	4	5	3
		Xcp.±m	11,0±0,8	5,8±0,3	7,3±0,3
		lim	9,7–13,1	5,0–6,5	7,0–8,0
		Cv	14	10	8
		P	7,02	4,40	4,55
		t _l	14,25	22,75	22,00
Длина вайи трофофора, см	Im*	N	7	5	4
		Xcp.±m	0,8±0,1	2,2±0,5	0,7±0,2
		lim	0,4–1,0	1,0–4,0	0,5–1,3
		Cv	34	49	53
		P	12,87	21,99	26,64
		t _l	7,77	4,55	3,75
	V	N	22	13	6
		Xcp.±m	3,0±0,3	3,3±0,4	3,2±0,3
		lim	1,4–8,3	0,4–5,5	2,0–4,0
		Cv	53	44	22
		P	11,28	12,07	8,81
		t _l	8,87	8,29	11,35
	Sp _l *	N	6	5	3
		Xcp.±m	4,8±0,5	3,6±0,4	2,2±0,4
		lim	3,0–6,6	2,5–5,0	1,5–3,0
		Cv	28	27	35
		P	11,52	11,95	20,35
		t _l	8,68	8,37	4,91

Окончание таблицы 1

Показатель	Возрастное состояние	Статистические показатели	Объекты		
			ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃
Ширина вайи трофофора, см	Im	N	7	5	4
		Xcp.±m	1,3±0,2	3,3±1,0	1,3±0,1
		lim	0,7–2,0	0,6–7,0	1,0–1,5
		Cv	36	71	18
		P	13,74	31,60	8,92
		t _i	7,28	3,16	11,21
	V	N	21	13	6
		Xcp.±m	4,2±0,5	4,2±0,5	4,3±0,4
		lim	1,5–10,7	0,6–6,5	3,0–6,0
		Cv	53	44	23
		P	11,60	12,24	9,35
		t _i	8,62	8,17	10,70
	Sp ₁ *	N	6	5	3
		Xcp.±m	6,2±0,5	4,2±0,3	3,2±0,9
		lim	5,0–7,8	3,0–5,0	2,2–5,0
		Cv	19	18	48
		P	7,65	8,07	27,45
		t _i	13,8	12,39	3,64

Примечание. * – признаки, имеющие достоверные отличия $p < 0,05$; ** – $P = 6–10\%$ – точность опыта удовлетворительная; *** – $P < 5\%$ – точность опыта высокая; **** – $t_i > 3$ – среднее значение достоверно.

тивном возрастных состояниях, произрастают на дамбе гидроотвала (ЦП₂) и имеют достоверные отличия ($p = 0,02$) от особей из ЦП₁ и ЦП₃ (табл. 2).

Средние значения длины и ширины вайи трофофора виргинильного спорофита в исследованных ЦП не имеют достоверных отличий. Достоверно крупнее вайи трофофора молодых спороносящих спорофитов на золоотвале ВТГРЭС ($p = 0,02$; $p = 0,007$ соответственно).

Известно, что во внепочечной фазе листья *B. multifidum* обладают верхушечным ростом. Коэффициент корреляции Пирсона между длиной и шириной вайи трофофора особей виргинильного (V) спорофита составил $r_p = 0,94 \pm 0,03$; $n = 21$, а молодого спороносящего спорофита (Sp₁) – $r_p = 0,89 \pm 0,06$; $n = 14$, что свидетельствует о равномерном нарастании вайи в длину и ширину.

Дискриминантный анализ молодых спороносящих спорофитов, проведенный по пяти количественным морфологическим признакам (высота особи, длина и ширина вайи трофофора, длина корня и количество порядков корней), разделил исследованные ценопопуляции и показал их зависимость от ценоотических и эдафических факторов (рис. 3).

Дискриминантный анализ особей виргинильных спорофитов, проведенный также по тем же пяти количественным морфологическим признакам, показал сходство исследованных ценопопуляций *B. multifidum* (рис. 4).

Изучение микоризы особей *B. multifidum*, произрастающих как в техногенных, так и в естественном местообитании (ЦП₁–ЦП₃), показало, что

в корнях растений имеется арбускулярная микориза *Paris*-типа, для которой характерно активное развитие внутриклеточных клубков гиф; кроме гиф встречаются везикулы. Микориза *Paris*-типа встречается у представителей многих семейств Bryophytes (Мохообразных), Polypodiophyta (Папоротникообразных) и Gymnospermae (Голосеменных) [22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Среднем Урале для *Botrychium multifidum* (редкий вид [3]) установлены новые местообитания на техногенно нарушенных территориях (золоотвал Верхнетагильской ГРЭС, дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота), на которых происходит восстановление растительного покрова в процессе самозарастания, и в лесопарковой зоне г. Екатеринбурга, испытывающей рекреационную нагрузку. Данные растительные сообщества характеризуются разреженным растительным покровом, отсутствием полного затенения, достаточной влажностью субстрата.

Показано, что ценопопуляции *B. multifidum* в растительных сообществах, формирующихся на промышленных отвалах и в естественном фитоценозе, являются нормальными, неполноценными (не обнаружены проростки, средневозрастные спороносящие и стареющие спороносящие спорофиты), на золоотвале ВТГРЭС и на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота преобладают виргинильные, в лесопарке – иматурные спорофиты. Анализ индексов возрастности, эффективности

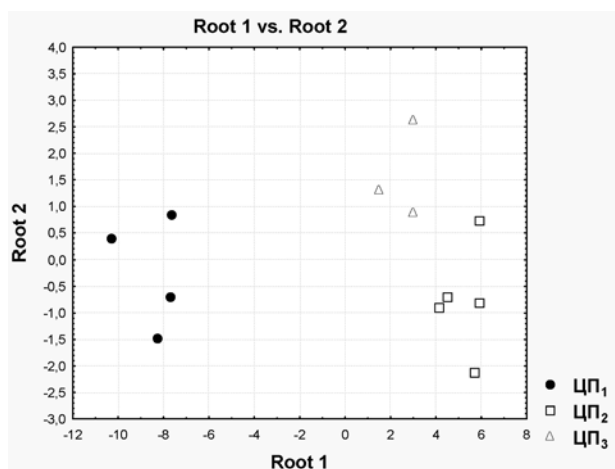


Рис. 3. Ординация ценопопуляций *Botrychium multifidum* (Sp₁) по пяти количественным признакам

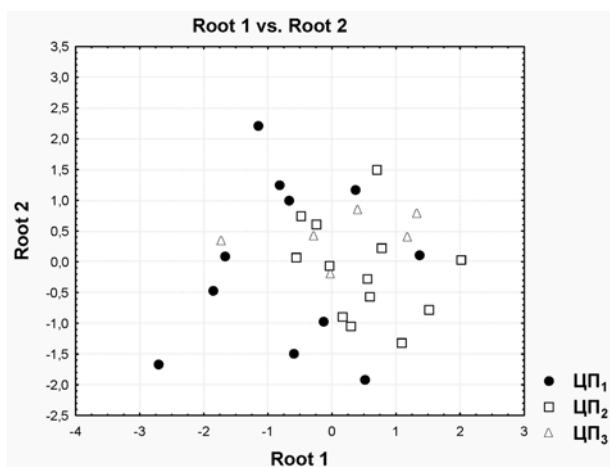


Рис. 4. Ординация ценопопуляций *Botrychium multifidum* (V) по пяти количественным признакам

и восстановления показал, что на всех объектах ценопопуляции являются молодыми. В изученных растительных сообществах *B. multifidum* имеет групповой тип распределения особей в пространстве. Исследования показали, что морфологические параметры спороносящих спорофитов зависят от ценотических и эдафических факторов. В корнях *B. multifidum* во всех исследованных ценопопуляциях обнаружена микориза

Paris-типа, представленная внутриклеточными клубками гиф, гифами и везикулами.

Дальнейшее развитие исследованных ценопопуляций *B. multifidum* зависит от особенностей трансформации фитоценозов на нарушенных промышленностью землях (формирования древесного и травяно-кустарничкового яруса), изменения гидрологического режима субстратов, а также от антропогенной деятельности на этих объектах.

*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

- Архипова Н. П., Богоявленский Л. С., Смирнов С. Н. Лесопарки Екатеринбурга // Энциклопедия Екатеринбурга. Екатеринбург, 2002 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://enc-dic.com/enc_ekateryn/Lesopark-ekaterinburga-170 (дата обращения 19.07.2017).
- Варлыгина Т. И., Вахрамеева М. Г., Татариенко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.
- 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.
- Криницын И. Г., Лебедев В. П. Онтогенез спорофита папоротника гроздовник многораздельный (*Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr). Деп. в КГПУ 24.01.1997. № 37. 3,5 с.
- Криницын И. Г. Поливариантность развития гроздовника полулуного // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. С. 169–174.
- Онтогенетический атлас растений. Т. V. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. 372 с.
- Разживина Т. В., Байдарова Е. Д. Папоротники класса Ужовниковые в Пензенской области // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2009. № 14 (18). С. 31–35.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Таршис Л. Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 195 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фардеева М. Б. Жизненность и многолетняя динамика популяций *Platanthera bifolia* (L.) Rich // Вестник Удмуртского университета. 2013. Вып. 4. С. 57–65.
- Филимонова Е. И., Лукина Н. В., Глазырина М. А. Орхидные в техногенных экосистемах Урала // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2014. Вып. 11. С. 68–75.

15. Филимонова Е. И., Уманова Н. Е., Рябухин Э. А. Начальные этапы формирования растительности на гидроотвалах Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Международного совещания. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 238–247.
16. Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. С. 47–48.
17. Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Глазырина М. А. Анализ флоры техногенных ландшафтов: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-т, 2012. 162 с.
18. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова [и др.]; Под ред. проф. Л. А. Жуковой; Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2010. 368 с.
19. Anderson D. G. (2005, November 29). *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. (leathery grapefern): a technical conservation assessment [Online]. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. Available at: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/botrychiummultifidum.pdf> (accessed 13.07.2017).
20. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
21. *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.: Описание таксона / Открытый атлас растений и лишайников России и сопредельных стран. 2008 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/6771.html> (accessed 13.07.2017).
22. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. London: Academic Press, 1997. 605 p.

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

Filimonova E. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

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

Fateeva S. S., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

***BOTRYCHIUM MULTIFIDUM* (S. G. GMEL.) RUPR IN NATURAL AND TECHNOGENEOUS HABITAT IN THE MIDDLE URAL**

The purpose of this work is to study the spatial and age structures of cenopopulations, as well the morphological parameters of individuals and mycorrhizas of the roots of *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. (Botrychiaceae Horan.) growing on the industrial lands of the Middle Urals (the ash dump of Verkhnetagil'skaya power station, the dam of the Shuralino-Yagodnoye gold deposit) and in the natural forest community (the forest park "Yugo-Zapadny", Yekaterinburg). *B. multifidum* – a relic fern, meadow circumboreal species, is listed in the Red Books of many regions and republics of the Russian Federation. This species is rare in the Urals; it disappears due to the disturbance of natural habitats. It is shown that cenopopulations of *B. multifidum* in plant communities that are formed on industrial dumps are normal, incomplete (sprouts, middle age sporophagous and aging sporophytes are not found); virginial sporophytes prevail at the ash dump of VTGRES and at the dam of Shuralino-Yagodnoye deposit of gold, and in the forest park – species of immature age. The analysis of age indices, effectiveness and recovery showed that on all sites the cenopopulations in focus were young. It is shown that in the studied communities, *B. multifidum* grows in groups. Morphological parameters of sporophore sporophytes depend on cenotic and edaphic factors. In the roots of *B. multifidum*, mycorrhizas of Paris-type, represented by intracellular coils of hyphae, hyphae and vesicles, was found in all of the investigated cenopopulations.

Key words: *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr, industrial dumps, cenopopulation, mycorrhiza

REFERENCES

1. Arkhipova N. P., Bogoyavlenskiy L. S., Smirnov S. N. Yekaterinburg forest parks [Lesoparki Ekaterinburga]. *Entsiklopediya Ekaterinburga*. Ekaterinburg, 2002. Available at: www.enc-dic.com/enc_ekaterny/Lesoparki-ekaterinburga-170 (accessed 19.07.2017).
2. Varlygina T. I., Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V. *Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana)* [Orchids of Russia (biology, ecology and protection)]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. 437 p.
3. Gorchakovskiy P. L., Shurova E. A. *Redkie i ischezayushchie rasteniya Urala i Priural'ya* [Rare and endangered plants of the Urals]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 208 p.
4. Zhivotovskiy L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations [Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsiy rasteniy]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2001. № 1. P. 3–7.
5. Zhukova L. A., Polyanskaya T. A. Some approaches to the prediction of development prospects of coenopopulations of plants [O nekotorykh podkhodakh k prognozirovaniyu perspektiv razvitiya tsenopopulyatsiy rasteniy]. *Vestnik TvGU*. 2013. Issue 32. № 31. P. 160–171.
6. Krinitsyn I. G., Lebedev V. P. *Ontogenez sporofita paprotnika grozdovnik mnogorazdel'nyy (Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr)* [Ontogenesis of fern sporophyte Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr]. Dep. v KGPU 24.01.1997. № 37. 3,5 p.
7. Krinitsyn I. G. Polivariant development of a Botrychium lunaria [Polivariantnost' razvitiya grozdovnika polulunnogo]. *Polivariantnost' razvitiya organizmov, populyatsiy i soobshchestv* [Polivariant development of organisms, populations, and communities]. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2007. P. 169–174.
8. *Ontogeneticheskiy atlas rasteniy* [Ontogenetic atlas of plants: scientific publication]. Vol. V. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2007. 372 p.
9. Razzhivina T. V., Baydarova E. D. Fern Ophioglossopsida in Penza Region [Paprrotniki klassa Uzhovnikovye v Penzenskoy oblasti]. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo*. 2009. № 14 (18). P. 31–35.

10. Selivanov I. A. *Mikosimbiotrofizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuz* [Mycorrhiza as a form of links in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
11. Tarshis L. G. *Strukturnoe raznoobrazie podzemnykh organov vysshikh rasteniy* [Structural diversity of underground organs of higher plants]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2003. 195 p.
12. Uranov A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitotsenopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov]. *Nauchye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975. № 2. P. 7–34.
13. Fardeeva M. B. Vitality and long-term population dynamics of *Platanthera bifolia* (L.) Rich [Zhiznennost' i mnogoletnyaya dinamika populyatsiy *Platanthera bifolia* (L.) Rich]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta* [Bulletin of the Udmurt university]. 2013. Issue 4. P. 57–65.
14. Filimonova E. I., Lukina N. V., Glazyrina M. A. Orchids in technogenic ecosystems of Ural [Orkhidnye v tekhnogennykh ekosistemakh Urala]. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*. 2014. Issue 11. P. 68–75.
15. Filimonova E. I., Umanova N. E., Ryabukhin E. A. Initial stages of vegetation formation at the hydrosfalls of the Shuralino-Berry deposit of alluvial gold [Nachal'nye etapy formirovaniya rastitel'nosti na gidrootvalakh Shuralino-Yagodnogo mestorozhdeniya rossypnogo zolota]. *Biologicheskaya rekul'tivatsiya narushennykh zemel': materialy Mezhdunarodnogo soveshchaniya*. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 1997. P. 238–247.
16. *Flora severo-vostoka evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the northeast of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka. Leningr. otd-nie Publ., 1974. P. 47–48.
17. Chibrik T. S., Lukina N. V., Glazyrina M. A. *Analiz flory tekhnogennykh landshaftov: Uchebnoe posobie* [Analysis of flora of technogenic landscapes]. Ekaterinburg, Izd-vo Ural. un-ta, 2012. 162 p.
18. *Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rasteniy* [Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants: monograph]. L. A. Zhukova, Y. A. Dorogova, N. V. Turmuhametova and others.; ed. by L. A. Zhukova. Yoshkar-Ola, Mariiskiy gos. un-t Publ., 2010. 368 p.
19. Anderson D. G. (2005, November 29). *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. (leathery grapefern): a technical conservation assessment [Online]. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. Available at: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/botrychiummultifidum.pdf> (accessed 13.07.2017).
20. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. *European Red List of Vascular Plants*. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
21. *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.: Описание таксона [Электронный ресурс] / Открытый атлас растений и лишайников России и сопредельных стран. 2008. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/6771.html> (accessed 13.07.2017).
22. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis*. London: Academic Press, 1997. 605 p.

Поступила в редакцию 03.08.2017