

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

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

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

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

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

ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВНА ПЕРЕВОЗЧИКОВА

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)

zhenya_per@bk.ru

FRAGARIA VESCA* L. НА ЗОЛОТОВАЛАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Целью данной работы являлось изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров и микоризы корней особей *Fragaria vesca* L., семейство Rosaceae Juss. (земляника лесная, сем. Розоцветные), произрастающих в разновозрастных техногенно нарушенных местообитаниях Среднего Урала (золотавалы Нижнетуриной и Верхнетагильской государственных районных электростанций) и в естественном лесном сообществе. *F. vesca* начинает поселяться на золотавалах Урала на начальных этапах формирования лесных фитоценозов. Показано, что все исследованные ценопопуляции *F. vesca* являются нормальными, неполночленными, имеют групповой тип распределения особей в пространстве. Анализ индексов возрастности, эффективности и восстановления показал, что на всех объектах ценопопуляции являются молодыми. С увеличением возраста ценопопуляций наблюдаются уменьшение доли имматурных особей и увеличение доли генеративных особей. Преобладающей биоморфой у *F. vesca* в исследованных местообитаниях является моноцентрическая. С увеличением возраста растительных сообществ наблюдаются уменьшение доли особей с явнополицентрической биоморфой и увеличение значений морфологических параметров *F. vesca* (высота растения, вес воздушно-сухой надземной фитомассы, длина черешка, площадь листовой пластинки). В корнях *F. vesca* во всех исследованных ценопопуляциях обнаружена арбускулярная микориза, показатели микоризации корней зависят от степени сформированности растительных сообществ.

Ключевые слова: *Fragaria vesca* L., золотавалы, разновозрастные ценопопуляции, микориза

ВВЕДЕНИЕ

Восстановление биологического разнообразия как основы устойчивости биосферы в целом на землях, нарушенных промышленной деятельностью человека, является приоритетной задачей национальной политики многих государств в области экологии. Эта проблема особенно актуальна для индустриально развитых регионов России, где сосредоточены значительные площади нарушенных промышленностью земель. Анализ флористического состава, исследование формирования растительных сообществ, изучение видов растений на популяционном уровне на нарушенных землях имеют огромное значение. Полученные данные о потенциале видов растений, способных произрастать на техногенных объектах, в дальнейшем могут быть использованы для наиболее эффективно-го восстановления растительного покрова [15], [20].

Одним из таких видов является *Fragaria vesca* L., поселяющаяся на нарушенных промышленностью землях на ранних стадиях формирования лесных фитоценозов. По данным Т. С. Чибрик и Ю. А. Елькина [16], исследовавших сукцессионные изменения на техногенных объектах таежной зоны Урала, *F. vesca* имеет довольно высокий балл постоянства (37), что может свидетельствовать об активности расселения вида на нарушенных промышленностью землях.

Целью данной работы являлось изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров и микоризы корней особей *F. vesca* (земляника лесная), произрастающих в разновозрастных техногенно нарушенных местообитаниях Среднего Урала (золоотвалы Нижнетуринской и Верхнетагильской государственных районных электростанций) и в естественном лесном сообществе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

F. vesca (сем. Rosaceae Juss.) – многолетнее, поликарпическое, розеточное, короткокорневищное наземностолонообразующее растение, мезофит, факультативный гелиофит. Типичными местообитаниями являются светлые изреженные леса, опушки, поляны и вырубки, а также лесные луга, заросли кустарников; нетипичные местообитания – каменистые осыпи, скалы, песчаные и галечные отмели [1], [6].

Исследования проводили в июле 2016 года на Среднем Урале. Район исследований находится в умеренно-континентальной бореальной климатической зоне, характеризуется продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Район исследования – типично лесной, относится к южно-таежному округу Среднеуральской низкогорной провинции. Здесь преобладают южно-таежные темнохвойные леса и производные от них хвойно-лиственные, бере-

зовые, отчасти осиновые. Сосновые леса с *Larix sibirica* Ledeb. и *Picea obovate* Ledeb. встречаются, главным образом, вблизи долин рек на эффузивных плотных породах и известняках. Леса успешно возобновляются.

Были изучены ценопопуляции (ЦП) *F. vesca*, произрастающие на золоотвалах Нижнетуринской (НТГРЭС) и Верхнетагильской (ВТГРЭС) государственных районных электростанций. В качестве контроля исследована ценопопуляция *F. vesca*, произрастающая в естественном лесном фитоценозе.

Золоотвал НТГРЭС расположен в 19 км от г. Нижняя Тура, площадь его – около 440 га.

Золоотвал заливался пульпой с 1992 по 2015 год. После завершения работы каких-либо рекультивационных мероприятий на нем не проводилось. Агрохимический анализ золы показал, что в ней практически отсутствует азот, высокое содержание подвижных фосфатов (до 30 мг/100 г золы) и среднее – доступного калия (11,4 мг/100 г золы), реакция среды слабощелочная.

Золоотвал находится на месте бывшего Вогульского болота. Зарастание золоотвала осуществляется за счет заноса семян из окружающих его со всех сторон сосновых лесов и с заболоченных территорий, при этом антропогенное влияние на процесс самозарастания минимально.

Золоотвал ВТГРЭС расположен на окраине г. Верхний Тагил в горной котловине долины р. Тагил (бассейн р. Тобол). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб от 0 до 25 м. Зола крайне бедна азотом (практически его не содержит), достаточно хорошо обеспечена подвижными фосфатами (23,5 мг/100 г золы) и имеет низкое обеспечение доступным калием (7,0 мг/100 г золы). Реакция среды слабощелочная.

Биологическая рекультивация на золоотвале ВТГРЭС была начата в 1968–1970 годах и продолжалась в последующие годы. На высохшую часть золоотвала был нанесен глинистый грунт, взятый из расположенного рядом карьера. Глина наносилась полосами шириной 8–10 м, толщина наносимого слоя – 15–20 см. Полосы с покрытием чередовались с полосами золы такого же размера. По гранулометрическому составу субстрат – глина (частиц < 0,005 мм содержится от 30 до 60 %). Субстрат не засолен, pH водной вытяжки – 6,5–7,5. Содержание общего азота – 0,03 %; P₂O₅ – 9,0 мг/100 г субстрата; K₂O – 10,7 мг/100 г субстрата [17], [18].

Естественный лесной фитоценоз расположен в 5 км от г. Верхний Тагил.

Обследование растительных сообществ проводили по общепринятым геоботаническим методикам: определялось общее проективное покрытие растительностью, сомкнутость древесного яруса, обилие видов по шкале Друде. Для изучения пространственной и возрастной структур ценопопуляций *F. vesca* в исследуе-

мых растительных сообществах случайным образом закладывали по 25 учетных площадок (0,25 м²).

Возрастное состояние особей определялось с помощью ключей [8]. Были определены индексы возрастности (Δ) [11], эффективности (ω) [4] и восстановления (I_v) ценопопуляций [5].

Для анализа морфологической структуры популяций *F. vesca* были отобраны 20 генеративных растений каждой ценопопуляции. Морфометрический анализ особей *F. vesca* проводили по следующим признакам: высота особи, см; число розеток на растении, шт.; длина надземных столонов, см; количество листьев, шт.; длина черешка листа, см; количество плодов, шт.; масса надземной части, г.

Площадь средней доли листа определяли весовым методом [7]. Количество устьиц определяли у 15 листьев с каждого местообитания в поле зрения микроскопа «Микмед 5».

Содержание общего азота и фосфора в листьях *F. vesca* 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. Анализ проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Для изучения микоризы были отобраны корни 20 особей *F. vesca* в каждой ценопопуляции, которые затем были обработаны по стандартной методике: мацерация в 15%-ном КОН с последующей окраской анилиновой синью [9]. Приготовленные препараты просматривали в поле зрения микроскопа при увеличении 120 раз. 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 огрибленных участков корня, так и обилие гриба в нем).

Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики с ис-

пользованием программных пакетов MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 5\%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования ЦП проводили в следующих растительных сообществах:

– ЦП₁ *F. vesca* изучена на нерекультивированном участке золоотвала НТГРЭС (58°68'32" с. ш., 60°00'26" в. д.), где наблюдаются начальные этапы формирования смешанного лесного фитоценоза с преобладанием *Betula pendula* Roth и *Pinus sylvestris* L. Возраст растительного сообщества около 20 лет. Древесный ярус не сомкнут, высота деревьев достигает 3,5 м, встречается подрост *Populus tremula* L. и *Betula pubescens* Ehrh., *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica* Du Tour. Участок активно зарастает кустарниками, общее проективное покрытие (ОПП) варьирует от 20 до 60 %. Преобладают виды рода *Salix*, такие как *S. myrsinifolia* Salisb. (cop, gr), *S. phylicifolia* L. (sp–cop), *S. caprea* L. (sp gr), *S. triandra* L., *S. cinerea* L. (sol–sp), встречаются единичные особи *Sorbus aucuparia* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Rosa glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr., *Rubus idaeus* L. Травянистый ярус занимает открытые участки между древесными растениями, его ОПП составляет в среднем 25 %, изменяясь от 10 до 50 % (табл. 1). Из травянистых видов доминируют *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (cop₃), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Trifolium pratense* L., *Equisetum arvense* L. (sp gr), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (sol–sp). Всего на участке произрастает 71 вид, принадлежащий к 51 роду, 17 семействам. Видовое богатство составляет в среднем 5,1 вида на 0,25 м², варьирует от 3 до 8 видов.

На поверхности золы участка повсеместно формируется мохово-лишайниковый покров, ОПП которого достигает местами 100 %. Наибольшее распространение имеют мхи родов *Polium* и *Brium*, лишайники родов *Peltigera* и *Cladonia*.

Таблица 1

Характеристика местообитаний ценопопуляций *Fragaria vesca* L.

Характеристики	ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃	ЦП ₄ (контроль)
Субстрат	зола	зола	зола + грунт	почва (подзол)
Возраст растительного сообщества, лет	20	35	45	100–120
Сомкнутость крон, %	–	60–70	60–80	60–70
Общее проективное покрытие кустарникового яруса, %	20–60	15–20	10–15	10–15
Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	25	25–30	30–35	60–80
Общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса, %	60 (100)	0–5	10–30	40
Общее число видов	71	90	116	43
Видовое богатство, 0,25 м ² , (min–max)	5,1 (3–8)	5,7 (3–10)	6,1 (3–10)	7,6 (5–11)

– ЦП₂ *F. vesca* изучена в мелколиственном лесном фитоценозе, формирующемся на нерекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС (57°34'60" с. ш., 59°94'61" в. д.), возраст растительного сообщества около 35 лет. Лесной фитоценоз характеризуется довольно высокой сомкнутостью – 60–70 % и сложной вертикальной структурой. В верхнем древесном ярусе доминируют мелколиственные породы, такие как *Populus tremula* (cop₂), *Betula pendula* (cop₂) и *B. pubescens* (cop₁). Высота древостоя 10–16 м. Хвойные породы – *Pinus sylvestris* (sol) и *Picea obovata* (sol) – образуют нижний подполог, куда также входят *Salix caprea* и *S. cinerea*. Кустарниковый ярус сложен из *Salix myrsinifolia* и *S. pentandra* L., подроста *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus* L., *Padus avium* Mill., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klaskova, *Rosa acicularis* Lindl., высота которых варьирует от 0,7–0,8 до 3,5 м (ОПП – 15–20 %). В травяно-кустарниковом ярусе преобладают *Orthilia secunda* (L.) House (sp gr–cop₁), *Pyrola rotundifolia* L. (sp gr), *P. media* Sw. (sol gr–sp), *Festuca rubra* L. (sp–cop₁), *Calamagrostis epigeios* (sp), *Poa pratensis* L. (sp–cop₁), *Lathyrus pratensis* L. (sp), *Vicia cracca* L. (sp), ОПП составляет 25–30 %. Моховой покров не развит, отдельные пятна мха приурочены к основаниям стволов деревьев. Всего на участке произрастает 90 видов, принадлежащих к 69 родам и 23 семействам. Видовое богатство составляет в среднем 5,6 вида на 0,25 м² (от 3 до 10 видов).

– ЦП₃ *F. vesca* изучена в лесном фитоценозе, формирующемся в процессе самозараствания на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС с полным нанесением грунта (57°33'88" с. ш., 59°94'21" в. д.). Возраст растительного сообщества около 45 лет. Древесный ярус сложен в основном *Betula pendula* (cop₂), *Pinus sylvestris* (cop₁), *Populus tremula* (sp–cop₁) и *Picea obovata* (sp gr). Сомкнутость крон древесных видов 60–80 %. В подросте встречаются *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula* и *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус представлен *Sorbus aucuparia*, *Chamaecytisus ruthenicus* и *Salix myrsinifolia*, ОПП 10–15 %. Отмечается формирование травяно-кустарникового яруса с участием видов полукустарничков *Pyrola rotundifolia* (sp gr–cop₁), *Orthilia secunda* (cop₁ gr), *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (sol gr), доминируют виды *Lathyrus pratensis* (cop₁), *Fragaria vesca* (cop₁), *Festuca rubra* (sp–cop₁), *Amoria repens* (L.) C. Presl (sp–cop₁). ОПП травянистого яруса 30–35 %. Проективное покрытие мохово-лишайникового покрова находится в пределах 10–30 %. Мох произрастает преимущественно у стволов. На участке выявлено 116 видов (82 рода, 28 семейств). Видовое богатство растительного сообщества выше по сравнению с сообществами, формирующимися на золе, но ниже, чем на контрольном участке, составляет в среднем 6,1 вида

на 0,25 м², варьируя от 3 до 10 видов на учетную площадку.

– ЦП₄ *F. vesca* изучена в естественном лесном фитоценозе (контрольное растительное сообщество, 57°36'51" с. ш., 60°00'34" в. д.). В древесном ярусе с сомкнутостью 60–70 % преобладают *Pinus sylvestris* (cop₂), *Picea obovata* (cop₁) и *Abies sibirica* Ledeb. (cop₁), *Betula pendula* (sp gr). ОПП кустарникового яруса составляет 10–15 %, он представлен преимущественно *Rosa acicularis* (sp), *Rubus idaeus* (sp), *Juniperus communis* L. (sol). В травяно-кустарниковом ярусе широко распространены группировки (синузии) ягодных кустарничков *Vaccinium myrtillus* L. (sp gr–cop₁), *V. vitis-idaea* L. (sol gr–sp) и полукустарничков – *Orthilia secunda* (sp–cop₁), *Pyrola media* (sp), *Linnaea boreale* L. (sol gr). Из травянистых видов преобладают *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth (cop₂), *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. (sp–cop₁), *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt (sp gr), *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (sp gr), *Rubus saxatilis* L. (sp gr), *Veronica officinalis* L. (sol gr–sp). ОПП травяно-кустарникового яруса составляет 40–55 %. Моховое покрытие до 40 %. На рассмотренном участке выявлено 43 вида (36 родов, 20 семейств). На учетной площадке произрастает в среднем 7,6 вида (от 5 до 11 видов).

Сравнение видового состава исследованных растительных сообществ по коэффициенту сходства Жаккара (K_j) показало, что наиболее сходны по видовому составу растительные сообщества на золоотвале ВТГРЭС ($K_j = 0,61$), наименее сходны – растительные сообщества, формирующиеся на золоотвале НТГРЭС и в естественном лесном фитоценозе ($K_j = 0,19$).

Исследования показали, что все ЦП *F. vesca* имеют групповой тип распределения особей в пространстве (S^2/m составило соответственно 7,16; 14,59; 6,73 и 3,67).

Наибольшая плотность особей *F. vesca* наблюдалась в ЦП₂, где она составляла в среднем 6,4 шт./0,25 м², что более чем в 2 раза выше, чем в естественном лесу (2,7 шт./0,25 м²) и ЦП₃. Наименьшая плотность особей наблюдалась в ЦП₁ – 1,6 шт./0,25 м².

Исследования возрастной структуры ценопопуляций *F. vesca* показали, что все они являются нормальными и неполночленными (рис. 1).

В ЦП₁ значительно преобладают особи в иматурном (im) возрастном состоянии, что, вероятно, связано с малым возрастом данной популяции. ЦП₂ и ЦП₃, произрастающие на золоотвале ВТГРЭС, имеют бимодальные спектры с пиками – в im и молодом генеративном (g₁) состояниях. ЦП₄ имеет максимум в виргинильном (v) возрастном состоянии.

Анализ индексов возрастности ($\Delta ЦП_1 = 0,07$; $\Delta ЦП_2 = 0,15$; $\Delta ЦП_3 = 0,19$; $\Delta ЦП_4 = 0,09$) и эффективности ($\omega ЦП_1 = 0,26$; $\omega ЦП_2 = 0,45$; $\omega ЦП_3 = 0,54$; $\omega ЦП_4 = 0,36$) показал, что все ЦП являются мо-

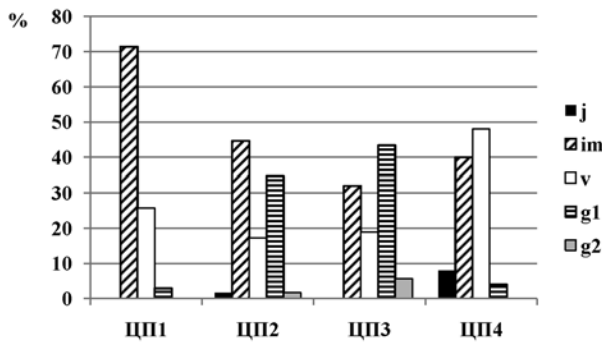


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Fragaria vesca* L.

лодыми. Доля прегенеративных особей в ценопопуляциях выше доли генеративных (рис. 2). Индекс восстановления (J_v), представляющий собой отношение плотности подростка к плотности генеративных растений, значительно выше в ЦП₁ ($J_v = 34,0$) и ЦП₄ ($J_v = 24,0$).

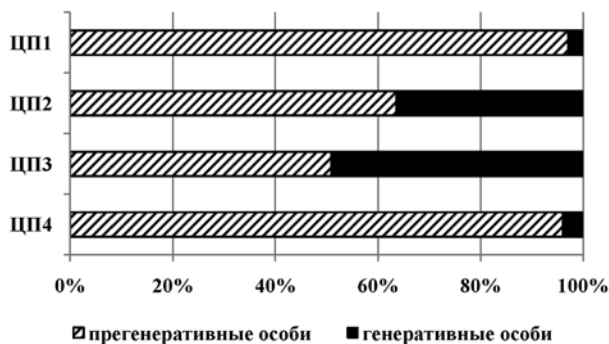


Рис. 2. Долевое участие прегенеративных и генеративных особей в ценопопуляциях *Fragaria vesca* L.

Преобладающей биоморфой у *F. vesca* в исследованных сообществах является моноцентрическая, доля которой изменяется от 74,3 % (ЦП₁) до 77,5 % (ЦП₄) (рис. 3). Доля биоморфы переходного типа в целом невелика, при этом она выше в ЦП₃ (8,4), наименьшая – в ЦП₁ (2,9). Доля явнополи-

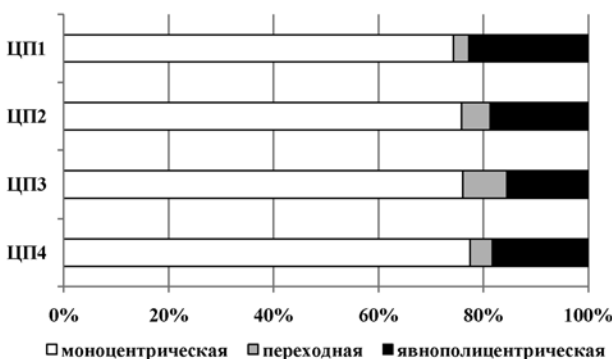


Рис. 3. Долевое участие биоморф в ценопопуляциях *Fragaria vesca* L.

лицентрической биоморфы изменяется от 15,5 % (ЦП₃) до 22,8 % (ЦП₁). Неявнополицентрической биоморфы у *F. vesca* в данных растительных сообществах не обнаружено.

Анализ биометрических параметров генеративных особей *F. vesca* показал, что в ЦП₁–ЦП₃ наблюдалось увеличение высоты особей, длины черешка, площади средней доли листа и веса воздушно-сухой надземной фитомассы (табл. 2). Это связано, на наш взгляд, с разной степенью сформированности лесных фитоценозов на золоотвалах: снижением освещенности вследствие увеличения сомкнутости древесного и травяно-кустарничкового яруса и улучшением обеспеченности элементами минерального питания, в частности азотом. Изучение содержания общего азота в листьях *F. vesca* показало закономерное его увеличение в ряду ЦП₁–ЦП₄ (от 1,96 до 2,11 % от сухой массы). В контрольном местообитании на размеры особей существенное влияние помимо затенения древесным пологом оказывает фитоценотический фактор (высокая плотность травяно-кустарничкового яруса). Такие показатели, как количество розеток на одно растение, количество листьев и средняя длина надземных столонов, в исследованных ЦП *F. vesca* существенно не различались. Наибольшее количество плодов наблюдалось у особей в ЦП₂ (до 5 плодов) по сравнению с другими ЦП (от 1 до 3). Это может быть связано с разным содержанием общего фосфора в листьях *F. vesca* (ЦП₁ – 0,39 %; ЦП₂ – 0,63 %; ЦП₃ – 0,54 %; ЦП₄ – 0,46 % от сухой массы), поскольку, как известно, от степени обеспеченности растений фосфатами зависит скорость созревания плодов [19].

Во всех исследованных ценопопуляциях коэффициенты вариации биометрических параметров изменялись от средних до высоких величин. Наиболее вариabельными признаками у *F. vesca* оказались: фитомасса надземной части, длина надземных столонов, количество плодов.

Известно, что анатомическая структура листа растений зависит как от природных факторов, таких как влага, свет, солевой состав почвы и др., так и от загрязненности атмосферы, гидросферы, почвы [3].

Изучение толщины листа, толщины мезофилла и эпидермиса у листьев *F. vesca* показало, что они уменьшались в ряду ЦП₁–ЦП₂–ЦП₃–ЦП₄ (см. табл. 2). Тип строения мезофилла листьев *F. vesca* во всех популяциях – дорсовентральный. В листьях ЦП₁ (золоотвал НТГРЭС) слой палисадного мезофилла состоит из вытянутых, плотно прилегающих клеток; на золоотвале ВТГРЭС (ЦП₂ и ЦП₃) и в контроле (ЦП₄) – из округлых и овальных клеток, что может быть связано с меньшей освещенностью.

В работах по изучению реакции фотосинтетического аппарата на стрессовые антропогенные влияния было показано, что средняя толщина

Таблица 2

Некоторые биометрические показатели генеративных особей
Fragaria vesca L.

Показатели	ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃	ЦП ₄ (контроль)
Высота особей, см (n = 20)				
Хср. ± m _x	11,10 ± 0,50 b	12,10 ± 0,40 bc	14,20 ± 0,50 a	11,40 ± 0,50 b
min–max	9,50–14,50	6,70–18,80	9,10–20,10	9,40–15,70
Cv, %	14	24	20	16
Вес воздушно-сухой надземной фитомассы, г (n = 20)				
Хср. ± m _x	0,24 ± 0,02 bc	0,28 ± 0,02 abc	0,30 ± 0,02 a	0,22 ± 0,02 b
min–max	0,15–0,40	0,08–0,70	0,05–0,51	0,06–0,39
Cv, %	28	61	41	38
Длина черешка самого большого листа, см (n = 20)				
Хср. ± m _x	7,9 ± 0,4 bc	8,6 ± 0,3 c	10,1 ± 0,4 a	7,2 ± 0,4 b
min–max	4,7–9,1	4,1–13,4	5,8–15,9	4,3–9,7
Cv, %	16	26	22	19
Площадь средней доли листа, см ² (n = 10)				
Хср. ± m _x	3,85 ± 0,23 cb	4,98 ± 0,36 b	6,80 ± 0,46 a	5,35 ± 0,43 ab
min–max	1,28–4,40	1,46–11,80	1,71–12,15	2,17–7,93
Cv, %	13	49	40	28
Толщина листа, мкм (n = 10)				
Хср. ± m _x	120,75 ± 3,56 a	112,40 ± 1,73 d	106,50 ± 1,55 c	103,13 ± 1,51 b
min–max	103,50–131,25	104,25–120,00	99,00–114,75	96,00–109,50
Cv, %	9	5	4	4
Толщина мезофилла, мкм (n = 10)				
Хср. ± m _x	80,18 ± 1,74 a	78,00 ± 1,45 ac	71,93 ± 1,12 b	69,68 ± 1,22 b
min–max	73,50–88,50	70,50–86,25	66,75–78,00	64,50–77,25
Cv, %	7	6	5	5
Толщина нижнего эпидермиса, мкм (n = 10)				
Хср. ± m _x	20,29 ± 1,09 a	17,21 ± 0,67 bc	17,29 ± 0,47 bc	16,73 ± 0,53 b
min–max	15,00–24,75	13,13–21,00	14,63–19,13	14,25–19,50
Cv, %	16	12	8	9
Число устьиц / мм ² (n = 150)				
Хср. ± m _x	175,22 ± 3,17 a	134,66 ± 1,25 c	132,81 ± 1,80 c	108,19 ± 1,55 b
min–max	66,27–283,13	108,43–192,77	96,39–216,87	66,27–150,60
Cv, %	22	11	17	18

Примечание. **a-b, b-c, a-c, a-d** – достоверность различий между средними значениями по критерию Манна – Уитни при $p < 5\%$.

палисадного и губчатого мезофилла листовой пластинки некоторых видов древесных растений существенно увеличивалась в неблагоприятных условиях произрастания [10], [12].

У *F. vesca* устьица располагаются только на нижней стороне листа. Наибольшее число устьиц у *F. vesca* наблюдалось на золоотвале НТГРЭС, наименьшее – в контрольном местообитании (см. табл. 2). Известно, что освещенность является одним из важнейших факторов, влияющих на количество и размер устьиц; с ростом освещенности у растений, как правило, уменьшается размер

устьиц и увеличивается их количество [14]. Кроме того, увеличение числа устьиц может происходить под воздействием техногенных эмиссий [13].

Изучение анатомического строения показало, что на золоотвале ВТГРЭС и в контроле листья *F. vesca* имеют типичное мезоморфное строение. На золоотвале НТГРЭС наблюдались признаки ксероморфизма листовой пластинки: увеличение толщины листа за счет увеличения толщины мезофилла и эпидермиса, увеличение плотности тканей палисадной паренхимы, увеличение чис-

ла устьиц на единицу площади, что может быть связано как с особенностями зольного субстрата, так и с освещенностью (отсутствие сомкнутости древесного яруса, слабая сформированность травяно-кустарничкового яруса).

К настоящему времени многочисленными исследованиями установлено, что микосимбиотические связи имеют широкое распространение в сообществах высших растений. Более 80 % высших растений образуют микоризы различных типов [9]. Микоризные грибы, увеличивая адсорбционную поверхность корня, участвуют в поглощении питательных веществ из почвы (особенно фосфора), улучшают снабжение водой, действуют на морфогенез корневой системы, влияют на интенсивность фотосинтеза, выполняют защитную роль в борьбе с патогенными инфекциями, участвуют в регуляции роста и развития растения-хозяина [9].

На нарушенных промышленностью землях, характеризующихся низким содержанием доступных для растений питательных веществ (особенно фосфора и азота), микоризные растения имеют преимущества перед немикоризными.

Нами было проведено изучение микоризы в ценопопуляциях *F. vesca*, произрастающих на золоотвалах НТГРЭС и ВТГРЭС и в естественном лесу (контроль).

Исследования показали, что в корнях *F. vesca* во всех местообитаниях (ЦП₁–ЦП₄) имеется арбускулярная микориза, представленная гифами гриба, везикулами и арбускулами. В контрольном местообитании (ЦП₁) у *F. vesca* 80,0 % корней занято микоризными грибами; на золоотвале ВТГРЭС – 62,0 % и 66,7 % в ЦП₂ и ЦП₃ соответственно; на золоотвале НТГРЭС – 45,0 %.

Наиболее высокие показатели микоризы (D, баллы, и C, %) у *F. vesca* в естественном лесу (контроль), значительно меньше эти показатели в лесных фитоценозах, формирующихся на золоотвале ВТГРЭС (особенно на золе – ЦП₂), и самые низкие значения микоризации корней – на золоотвале НТГРЭС (табл. 3). На наш взгляд, это объясняется неблагоприятными свойствами зольного субстрата (низким содержанием питательных веществ, слабощелочной реакцией), а также слабо сформированными микоризными связями

на начальных этапах формирования растительных сообществ [21].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что на золоотвалах Урала *F. vesca* начинает поселяться в 12–15-летних растительных сообществах. Более раннему вселению вида препятствуют высокая влажность и щелочная реакция золы, поскольку *F. vesca* предпочитает подсушенные слабокислые почвы.

Все исследованные ЦП *F. vesca* имеют групповой тип распределения особей в пространстве. По возрастной структуре все ЦП относятся к нормальным и неполночленным. Все ЦП являются молодыми: доля прегенеративных особей выше доли генеративных. С увеличением возраста ЦП наблюдаются уменьшение доли имматурных и увеличение доли генеративных особей.

Преобладающая биоморфа у *F. vesca* в исследованных сообществах – моноцентрическая. С увеличением возраста растительного сообщества наблюдается уменьшение доли особей с явнополицентрической биоморфой. Известно, что при низкой освещенности и хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе у *F. vesca* проявляется толерантный тип стратегии: происходит снижение вегетативного размножения [2].

С увеличением возраста формирующихся на золоотвалах растительных сообществ, с усложнением их пространственной структуры (увеличением сомкнутости древесного и травяно-кустарничкового яруса) наблюдается тенденция увеличения значений морфологических параметров *F. vesca*: высоты растения, веса воздушно-сухой надземной фитомассы, длины черешка, площади листовой пластинки.

В корнях растений *F. vesca* во всех исследованных растительных сообществах обнаружена арбускулярная микориза. С увеличением возраста и степени сформированности растительных сообществ происходит увеличение микоризации корней.

Морфологическая изменчивость особей *F. vesca*, являясь проявлением адаптивной пластичности вида в своеобразных эдафических и фитоценологических условиях, обеспечивает устойчивое существование вида в растительных сообществах, формирующихся на золоотвалах.

Таблица 3
Показатели микоризы *Fragaria vesca* L. в разновозрастных растительных сообществах

Показатель	Золоотвалы			ЦП ₄ (контроль)
	ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃	
Возраст, лет	20	35	45	100–120
Частота встречаемости микоризной инфекции, %	45,0	62,0	66,7	80,0
Интенсивность микоризной инфекции, %	16,5	32,8	43,3	56,0
Степень микотрофности, баллы	0,8 ± 0,14	1,6 ± 0,12	2,0 ± 0,23	2,2 ± 0,11

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 6.7696.2017/БЧ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горышина Т. К. Экология растений: Учеб. пособие. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.
2. Дубровная С. А. Динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Fragaria vesca* (Rosaceae) // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47. № 1. С. 3–15.
3. Ендонова Г. Б., Анцупова Т. П. Анатомическая структура органов *Scabiosa comosa* // Ученые записки ЗабГГПУ. 2010. № 1. С. 124–127.
4. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
5. Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. 2013. Вып. 32. № 31. С. 160–171.
6. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С. А. Овеснов, Е. Г. Ефимик, Т. В. Козьминых и др. Пермь: Книжный мир, 2007. 743 с.
7. Мустафина В. В. Способ оценки площади листовой поверхности плодового дерева // Новости науки Казахстана. 2010. № 1. С. 122–127.
8. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. 268 с.
9. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
10. Улицкая Ю. Ю. Влияние интегрального технохимического загрязнения на анатомическое строение мезофилла листьев *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. // Экология промышленного региона и экологическое образование: Сб. материалов Всерос. научно-практ. конф. Н. Тагил, 2004. С. 54.
11. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
12. Фазлиева Э. Р., Киселева И. С. Структурно-функциональные особенности листьев травянистых видов растений из местообитаний с разным уровнем техногенного загрязнения // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3–5. С. 1475–1479.
13. Хан Л. В., Астафурова Т. П. Морфофункциональные адаптации хвойных деревьев к условиям городской среды // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке: Материалы Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 245.
14. Хроленко Ю. А. Особенности анатомического строения эпидермиса листьев некоторых растений острова Сахалин // Вестник КрасГАУ. 2010. № 7. С. 44–47.
15. Чибрик Т. С. Восстановление фитоценозов на нарушенных техногенных объектах таежной зоны Урала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель: Материалы Междунар. науч. конф., 4–8 июня 2007 г. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. С. 743–762.
16. Чибрик Т. С., Елькин Ю. А. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях (биологическая рекультивация). Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. 220 с.
17. 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.
18. Чукина Н. В., Лукина Н. В., Борисова Г. Г., Ярина Ю. С. Структурно-функциональные особенности фотосинтетического аппарата растений сем. Pyrolaceae в техногенных местообитаниях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 81–89.
19. Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press, 1995. 889 p.
20. Pandey V. C., Bajpai O., Singh N. Plant regeneration potential in fly ash ecosystem // Urban Forestry and Urban Greening. 2016. Vol. 15. P. 40–44.
21. 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)

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

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

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

Perevozchikova E. N., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

FRAGARIA VESCA L. ON THE ASH DUMPS OF THE MIDDLE URALS

The purpose of this work is to study both spatial and age structures of the coenopopulations, as well as the morphological parameters and mycorrhizal roots of *Fragaria vesca* L., the family Rosaceae Juss. (forest strawberry, the family of Rosaceae) growing on the uneven-aged ash dumps of the Middle Urals (ash dumps of the Nizhneuturinskaya and Verkhnetagilskaya state district power stations) and in the natural forest community. *F. vesca* begins to settle on the ash dumps of the Urals at the initial stages of the forest phytocoenoses formation. It is shown that all investigated coenopopulations of *F. vesca* are normal, incomplete, and have a group type of distribution for individuals in space. The analysis of the indices of age, effectiveness and recovery showed that coenopopulations are young at all sites. As the age of the examined coenopopulations increases, the proportion of immature individuals decreases and the proportion of generative individuals increases. The predominant biormorph in *F. vesca* in the investigated coenopopulations is monocentric. With the increase of age, a decrease in the proportion of individuals with a clearly polycentric biormorph is observed. Our study registered the increase in the following morphological parameters of *F. vesca*: the plant height, the weight of the air-dry aboveground phytomass, the length of the petiole, the area of the leaf. In all studied populations, the ar-

buscular mycorrhiza was found in the roots of *F. vesca*. All parameters of the root mycorrhization depended on the degree of the plant communities' formation.

Key words: *Fragaria vesca* L., ash dumps, coenopopulation, mycorrhiza

REFERENCES

1. Goryshina T. K. *Ekologiya rasteniy: ucheb. posobie* [Ecology of Plants: Textbook]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1979. 368 p.
2. Dubrovnaia S. A. Dynamics of ontogenetic and spatial structure of *Fragaria vesca* (Rosaceae) coenopopulations [Dinamika ontogeneticheskoy i prostranstvennoy struktury tsenopopulyatsiy *Fragaria vesca* (Rosaceae)]. *Rastitel'nye resursy*. 2011. Vol. 47. № 1. P. 3–15.
3. Endonova G. B., Antsupova T. P. Anatomical structure of the organs *Scabiosa comosa* [Anatomicheskaya struktura organov *Scabiosa comosa*]. *Uchenye zapiski Zabaykal'skogo gosudarstvennogo universiteta* [Scholarly Notes of Transbaikalian State University]. 2010. № 1. P. 124–127.
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. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Permskogo kraya* [Illustrated determinant of plants of the Perm region]. S. A. Ovesnov, E. G. Efimik, T. V. Kozminykh et al. Perm, Knizhnyy mir Publ., 2007. 743 p.
7. Mustafina V. V. A method for estimating the area of a leaf surface of a fruit tree [Sposob otsenki ploshchadi listovoy poverkhnosti plodovogo dereva]. *Novosti nauki Kazakhstana*. 2010. № 1. P. 122–127.
8. *Ontogeneticheskii atlas rasteniy* [Ontogenetic atlas of plants]. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2000. 268 p.
9. Selivanov I. A. *Mikosimbioz 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.
10. Ulitskaya Yu. Yu. Effect of integral technochemical contamination on the anatomical structure of the mesophyll of *Betula pendula* Roth leaves, and *Tilia cordata* Mill. [Vliyaniye integral'nogo tekhnokhimicheskogo zagryazneniya na anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev *Betula pendula* Roth. i *Tilia cordata* Mill.]. *Ekologiya promyshlennogo regiona i ekologicheskoe obrazovanie: Sb. materialov Vseros. nauchno-prakt. konf.* N. Tagil, 2004. P. 54.
11. Uranov A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly biologicheskoy nauki*. 1975. № 2. P. 7–34.
12. Fazlieva E. R., Kiseleva I. S. Structural and functional characteristics of leaves of grassy plant species habitat with different levels of contamination [Strukturno-funktsional'nye osobennosti list'ev travyanistyykh vidov rasteniy iz mesto-obitaniy s raznym urovnem tekhnogennogo zagryazneniya]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2013. Vol. 15. № 3–5. P. 1475–1479.
13. Khan L. V., Astafurova T. P. Morphofunctional adaptations of coniferous trees to urban conditions [Morfofunktsional'nye adaptatsii khvoynyykh derev'ev k usloviyam gorodskoy sredy]. *Aktual'nye voprosy ekologicheskoy fiziologii rasteniy v XXI veke: Materialy Muzhdunar. konf.* Syktyvkar, 2001. P. 245.
14. Kholenko Yu. A. Peculiarities of leaf epidermis anatomical structure of some Sakhalin island plants [Osobennosti anatomicheskogo stroeniya epidermisa list'ev nekotorykh rasteniy ostrova Sakhalin]. *Vestnik KrasGAU* [The bulletin of KrasGAU]. 2010. № 7. P. 44–47.
15. Chibrik T. S. Restoration of phytorrhoea on disturbed technogenic objects of the taiga zone of the Urals [Vosstanovlenie fitoraznoobraziya na narushennykh tekhnogennykh ob'ektakh taizhnoy zony Urals]. *Biologicheskaya rekul'tivatsiya i monitoring narushennykh zemel': Materialy Mezhdunar. nauch. konf.* Ekaterinburg, 2007. P. 743–762.
16. Chibrik T. S., Yelkin Yu. A. *Formirovaniye fitotsenozov na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh (biologicheskaya rekul'tivatsiya)* [Formation of phytocoenoses on industrialized lands (biological re-cultivation)]. Sverdlovsk, Izd-vo Ural. un-ta, 1991. 220 p.
17. 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, Izd-vo Ural'skogo un-ta, 2011. 268 p.
18. 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 sem. Pyrolaceae v tekhnogennykh mestoobitaniyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2017. № 4 (165). P. 81–89.
19. Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press, 1995. 889 p.
20. Pandey V. C., Bajpai O., Singh N. Plant regeneration potential in fly ash ecosystem // *Urban Forestry and Urban Greening*. 2016. Vol. 15. P. 40–44.
21. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis* (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Поступила в редакцию 03.08.2017