

УДК 581.557.24

ОСОБЕННОСТИ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ В ТЕХНОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Лукина Н. В., Рязанова С. В.

*Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург,
Tamara.Chibrik@usu.ru*

В статье представлены результаты исследования микоризы травянистых видов в фитоценозах, формирующихся на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС, расположенной на Среднем Урале.

Ключевые слова: микориза, нарушенные промышленностью земли, золоотвал.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время большая часть населения земного шара живет в окружении техногенных ландшафтов. Среди техногенных ландшафтов по распространенности и неблагоприятному воздействию на окружающую среду и здоровье человека особое место занимают промышленные отвалы. Восстановление растительности на этих территориях происходит крайне медленно [1]. При изменении условий окружающей среды происходит смещение равновесия в природных комплексах, нарушение консортивных связей, в частности микориз. Известно, что микоризные грибы, вступая в симбиоз с растениями, увеличивают адсорбционную поверхность корня, участвуют в поглощении питательных веществ из почвы, главным образом фосфора, улучшают снабжение водой, выполняют защитную роль в борьбе с патогенными инфекциями, повышают адаптационную способность организмов, дают им преимущества в приспособлении к условиям окружающей среды [2, 3, 4]. Микориза является одним из компонентов экосистем, усиливающих их интегрированность, способствующих интенсификации в них оборота биогенных веществ, компенсирующих дефицитность биогенных элементов в экосистеме путем включения их в биотический круговорот [5]. В связи с этим большой интерес представляет изучение симбиотических связей в растительных сообществах, формирующихся на техногенных субстратах.

Целью наших исследований было изучение особенностей микоризообразования в растительных сообществах, формирующихся на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС, установление зависимости показателей микотрофности от экологических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Золоотвал Верхнетагильской ГРЭС (ВТГРЭС) расположен в Свердловской области (восточный склон Среднего Урала, таежная зона, подзона южной тайги; 57°20'N и 59°56'E), общей площадью 125 га. На части золоотвала в 1968–1970 гг. была начата биологическая рекультивация, которая продолжалась в последующие годы. Применялось нанесение слоя глинистого грунта толщиной 10–15 см полосами

шириной 6–10 м с таким же по размеру межполосным пространством с ориентацией полос поперек господствующего направления ветров. Большинство полос было засеяно многолетними травами, часть отвала была оставлена под самозаращение. В результате проведенных работ образовался разнообразный спектр экотопов, включающий: участки не рекультивированной территории на «чистой» золе с разной степенью увлажнения, первично рекультивированная территория с полосным нанесением грунта, вторично рекультивированная территория после раскорчевки кустарников и сплошного нанесения слоя торфа.

Обследование золоотвала проводилось детально-маршрутным методом с описанием растительности. Для изучения микотрофности в растительных сообществах золоотвала отбирались корни растений в десятикратной повторности. Корневые окончания травянистых растений высушивали и обрабатывали по общепринятой методике [2]: мацерировали в 15 % КОН с последующим окрашиванием анилиновой синью. Для изучения арбутоидной и орхидоидной микориз были сделаны поперечные срезы корней на замораживающем микротоме. Приготовленные препараты корневых окончаний просматривали в поле зрения микроскопа (от 100 до 300 полей зрения для каждого вида) при 120–300-кратном увеличении.

В соответствии с классификацией И. А. Селиванова [2] определяли тип микориз. Были изучены такие параметры, как: доля участия микотрофных видов в растительных сообществах; 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) и микосимбиотрофический коэффициент фитоценоза (М, или относительная интенсивность микоризной инфекции в растительном сообществе). Был построен микосимбиотический ряд дифференциации, дающий представление о соотношении между немикотрофными, слабо-, средне- и высокомикотрофными видами (в процентах к общему числу видов в растительном сообществе).

Для изучения зависимости показателей микотрофности травянистых видов от погодных-климатических условий в течение трех лет с 2009 по 2011 г. в первой декаде июля на одном и том же участке золоотвала (участок самозаращения, полосы зола) были отобраны и изучены корневые системы всех травянистых видов (по 10 экземпляров каждого вида). Для изучения сезонной динамики микоризообразования на этом же участке золоотвала были отобраны и изучены образцы всех травянистых видов в течение вегетационного сезона, а именно: в мае, июле и августе 2011 г. (по 10 образцов каждого вида).

Статистическая обработка материалов проведена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6,0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что к 2011 г., через 40 лет после проведения биологической рекультивации на золоотвале ВТГРЭС на «чистой» золе на десятках

гектаров сформировался закустаренный щучковый луг. Доминант сообщества *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (обилие – сор₂, встречаемость – 93,3 %). На первично рекультивированных территориях на полосах с нанесенным грунтом формировались разнотравно-злаковые и разнотравные растительные сообщества. Общее проективное покрытие (ОПП) на полосах грунта достигает 90–100 %, на золе – 60–80 %. На золе вдоль дамбы сформировался мелколиственный лес, доминируют мелколиственные породы, такие как *Populus tremula* L. (сор₂), *Betula pendula* Roth (сор₂) и *B. pubescens* Ehrh. (сор₁), *Salix caprea* L. (sp). На значительной части золоотвала в результате самозарастания полос зола и грунта формируются лесные фитоценозы, близкие к зональному типу с существенной долей участия *Pinus sylvestris* L. (сор₂–сор₃), *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula* (сор₁). На вторично рекультивированной территории после раскорчевки кустарников и сплошного нанесения слоя торфа и посева многолетних трав были созданы продуктивные пастбищно-сенокосные угодья, представляющие собой разнотравно-злаковые фитоценозы с доминированием *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. (сор₁) и *Festuca rubra* L. (sp gr–сор₁) с общим проективным покрытием (ОПП) до 90–100 %.

Во всех растительных сообществах золоотвала было проведено изучение микоризы. В ходе проведенного исследования было обнаружено 4 типа микориз (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика микоризы в растительных сообществах золоотвала Верхнетагильской ГРЭС

Показатели микоризы	Участок самозарастания		Щучковый луг	Мелколиственный лес	«Старый» лес на полосах	Культур-фитоценоз
	зола	грунт				
Типы микориз в растительных сообществах золоотвала Верхнетагильской ГРЭС						
Эктомикоризы	–	+	+	+	+	–
Везикуло-арбускулярные эндомикоризы	+	+	+	+	+	+
Арбускулярные и эрикоидные микоризы	–	–	–	+	+	–
Орхидные микоризы	–	–	–	+	+	+
Характеристика показателей эндомикоризы травянистых видов на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС						
Количество исследованных видов, шт.	42	19	10	25	27	26
Доля микотрофных видов, %	93	100	100	100	100	96

Окончание таблицы 1

Показатели микоризы	Участок самозарастания		Щучковый луг	Мелколиственный лес	«Старый» лес на полосах	Культур-фитоценоз
	зола	грунт				
Средняя частота встречаемости (F) микоризы, %	35,26±4,15	59,79±6,57	50,00±8,88	57,42±5,67	58,70±4,18	39,65±4,89
Средняя степень микотрофности (D) растений, балл	0,48±0,07	0,84±0,12	0,55±0,10	0,71±0,08	0,87±0,08	0,45±0,07
Коэффициент интенсивности микоризной инфекции (C), %	10,42±1,55	16,85±2,38	9,20±2,13	14,14±1,62	17,33±1,73	9,46±1,36
Микосимбиотический коэффициент фитоценоза (M), %	9,67±1,49	16,85±2,38	9,20±2,13	14,14±1,62	17,33±1,73	9,10±1,36
Микосимбиотический ряд дифференциации						
Число немикотрофных видов, шт.	3	–	–	–	–	1
Число слабомикотрофных видов, шт.	37	18	10	24	25	25
Число среднемикотрофных видов, шт.	2	1	–	–	2	–

Тип эумицетных хальмофаговых эктомикориз (или эктотрофные и эктоэндотрофные микоризы деревьев и кустарников) обнаружен в лесных растительных сообществах золоотвала, на закустаренном щучковом лугу и единично на участке самозарастания на полосах грунта. По данным А. А. Внукова [6], изучавшим эктомикоризы древесных видов на примере *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb., существенных сдвигов в процессе микоризообразования в условиях золоотвала Верхнетагильской ГРЭС по сравнению с контролем в лесных фитоценозах не происходит.

Тип зигомицетных тамнискофаговых (везикулярно-арбускулярных) эндомикориз был встречен у многих травянистых видов растений во всех исследованных растительных сообществах и представлен в основном гифами и единичными везикулами, арбускулами и продуктами переваривания в корнях крайне мало.

Тип эумицетных толипофаговых эктомикориз (эрикоидные и арбутоидные микоризы) был обнаружен в лесных фитоценозах у *Pyrola rotundifolia* L., *P. chlorantha* Sw., *P. media* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton. и *Orthilia secunda* (L.) House. Исследование микоризы перечисленных видов показало, что на

поверхности корней у них имеются лишь единичные септированные гифы, редко – рыхлые корневые чехлы, иногда встречаются булавовидные корневые окончания. У *Pyrola rotundifolia* на поперечных срезах корней плотных мицелиальных чехлов не обнаружено, в единичных корневых клетках наблюдаются клубки мицелия и продукты переваривания гриба, фрагменты сети Гартига, что свидетельствует об экстремальных эдафических условиях [7].

Тип эумицетной толипофаговой эндомикоризы (орхидные микоризы) был встречен у трех видов сем. Orchidaceae: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Listera ovata* (L.) R. Br., произрастающих в лесных растительных сообществах и на закустаренном щучковом лугу золоотвала ВТГРЭС. Микориза у данных видов представлена септированными гифами и клубками гиф (пелотонами) в субэпидермальных клетках корня.

Было установлено, что большинство видов, произрастающих в растительных сообществах золоотвала Верхнетагильской ГРЭС, имеют микоризу. Доля микотрофных видов варьирует в разных сообществах от 93 до 100 % (табл. 1). Подавляющее большинство микотрофных травянистых видов по классификации И. А. Селиванова и И. Ф. Шавкуновой [8] являются слабомикотрофными. Преобладание слабомикотрофных видов свидетельствует об экстремальности экологических, в том числе эдафических условий. Средние показатели микотрофности, такие как частота встречаемости и интенсивность микоризной инфекции, степень микотрофности, и микосимбиотический коэффициент фитоценоза выше в лесном фитоценозе, формирующемся на полосах золы и грунта и в луговом фитоценозе на полосах грунта. При сравнении показателей микотрофности с данными по продуктивности растительных сообществ, было выявлено, что на рекультивированных участках с полосным нанесением грунта показатели микотрофности и продуктивность выше, чем на золе (рис. 1).

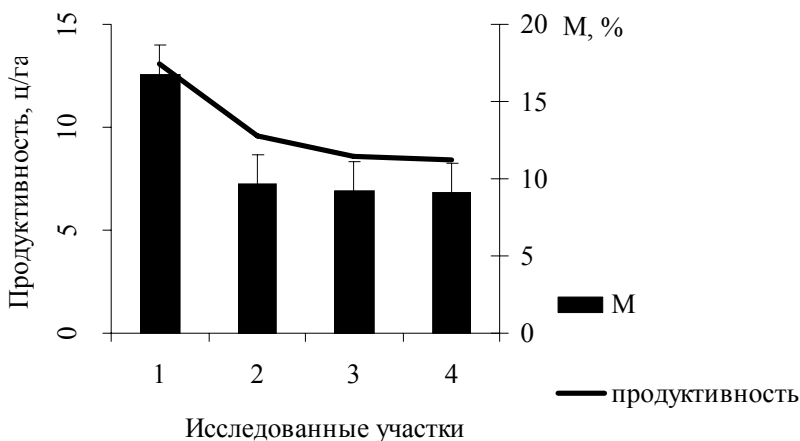


Рис. 1. Микосимбиотический коэффициент фитоценоза (M, %) и продуктивность растительных сообществ

1 – участок самозарастания (полосы грунта), 2 – участок самозарастания (полосы золы), 3 – щучковый луг (зола), 4 – культурфитоценоз.

При изучении погодичных флюктуаций микоризообразования на зольном субстрате было установлено, что средние значения показателей микотрофности в разные годы достоверно различаются (табл. 2). Более высокие показатели (доля микотрофных видов, частота встречаемости микоризной инфекции, интенсивность микоризной инфекции и микосимбиотический коэффициент фитоценоза) наблюдались в 2010 г., в этот же год отмечено большее количество везикул и арбускул в корнях растений.

Таблица 2

Характеристика микотрофности травянистых видов в разные годы на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС (участок самозарастания, зола)

Показатели микотрофности	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Доля микотрофных видов, %	71,4	100,0	92,9
Средняя частота встречаемости микоризы, (F) %	40,33±7,11	62,08±5,43	35,26±4,15
Средняя степень микотрофности растений, (D) балл	0,71±0,15	1,4±0,15	0,48±0,07
Коэффициент интенсивности микоризной инфекции (С), %	14,13±3,04	27,96±2,92	9,67±1,52
Микосимбиотический коэффициент фитоценоза (М), %	19,78±3,23	27,96±2,92	10,42±1,57

Доля микотрофных видов в разные годы колеблется от 71,4 % (2009 г.) до 100 % (2010 г.). Большинство исследованных травянистых видов относятся к слабомикотрофным. К среднемикотрофным были отнесены в 2009 г. – *Trifolium pratense* L., *Plantago media* L., в 2010 г. – *Potentilla intermedia* L., *Trifolium pratense* L., *Vicia cracca* L., *Erigeron acris* L., *Hieracium umbellatum* L., а в 2011 – *Vicia cracca* L., *Plantago media* L. Немикотрофными оказались виды: 2009 – *Gypsophila paniculata* L., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Silene viscosa* (L.) Pers. (сем. Caryophyllaceae), *Berteroa incana* (L.) DC., *Erysimum cheiranthoides* L. (сем. Brassicaceae), 2011 – *Erysimum hieracifolium* L. (сем. Brassicaceae), *Euphrasia pectinata* Ten. (сем. Scrophulariaceae), *Phleum pratense* L. (сем. Poaceae).

Известно, что условия увлажнения являются одним из ведущих факторов, влияющих на микоризообразование [9, 10]. При сравнении показателей микоризы в разные годы и количества осадков, выпавших за вегетационный с апреля по июнь 2009–2011 гг. было выявлено, что наибольшая интенсивность микоризной инфекции наблюдается в год с меньшим количеством осадков (рис. 2). По всей вероятности микориза позволяет растениям компенсировать недостаток влаги в условиях золоотвала.

Известно, что в течение вегетационного сезона происходят фенологические изменения растительности. Вместе с этим в растительных сообществах происходит также изменение консортивных отношений между высшими и низшими растениями. Установлено, что в течение вегетационного периода у микотрофных растений изменяется степень развития микориз и качественное состояние гриба в микоризах. Особенно заметны сезонные изменения эндотрофных грибов

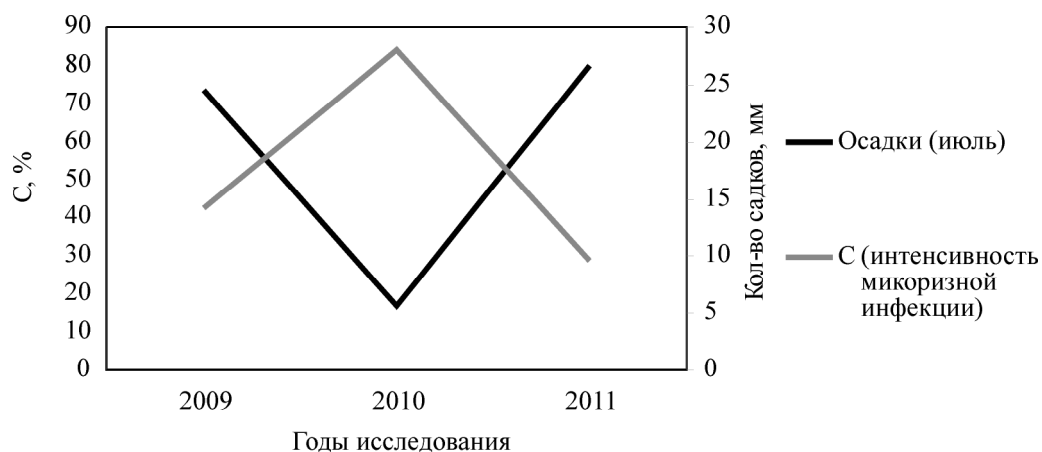


Рис. 2. Зависимость микоризообразования от количества осадков

в везикулярно-арбускулярных эндомикоризах. Было показано, что количество грибов в корнях увеличивается от весны к лету, от начала вегетации к цветению и плодоношению, но строгой зависимости степени микотрофности от сезонов года и фенофаз высшего растения не установлено [11]. По данным Т. Смита [12] количество эндофита летом значительно ниже, чем в весенние месяцы.

Наши исследования показали, что на золе наибольшее развитие микоризной инфекции наблюдается в начале вегетационного сезона – в мае, когда происходит прорастание растений. В июле и сентябре наблюдается некоторое снижение микоризообразования (рис. 3).

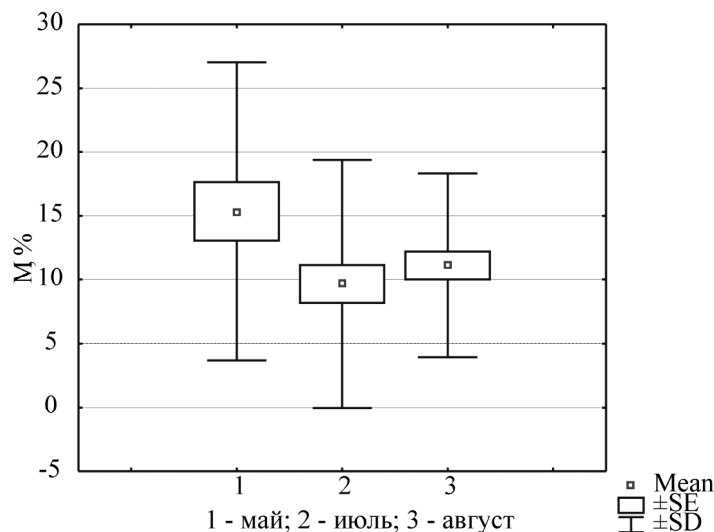


Рис. 3. Сезонная динамика микосимбиотического коэффициента фитоценоза (M, %)

ВЫВОДЫ

В 40-летних растительных сообществах золоотвала Верхнетагильской ГРЭС обнаружен широкий спектр микоризных ассоциаций (типов микориз), характерных для лесных и луговых растительных сообществ бореальной зоны.

На показатели микотрофности: частоту встречаемости микоризной инфекции, степень микотрофности, интенсивность микоризной инфекции, микосимбиотический коэффициент фитоценоза большое влияние оказывают эколого-ценотические, эдафические и погодно-климатические факторы.

На техногенных объектах при недостатке доступных растениям элементов минерального питания (особенно азота и фосфора), неблагоприятном водном и воздушном режиме, наличие микоризы является важным фактором адаптации растений к измененным условиям среды. Микоризообразующие грибы, связывая в единый комплекс субстрат и растения, способствуют повышению устойчивости и степени сформированности биогеоценозов, формирующихся на нарушенных промышленностью землях.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РФФИ-Урал грант 10-04-96006.

Список литературы

1. Чибрик Т. С. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях: (биологическая рекультивация) / Т. С. Чибрик, Ю. А. Елькин. – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. – 220 с.
2. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм, как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов. – М.: Наука, 1981. – 230 с.
3. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 383 с.
4. Гельцер Ф. Ю. Распространение и происхождение эндотрофной микоризы у растений / Ф. Ю. Гельцер // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ: Материалы I межвузовской конференции по биологии и экологии доминантов и эдификаторов естественных и искусственных фитоценозов, Пермь, 21–26 сентября 1967 г. (Ученые записки. Т. 64). – Пермь, 1968. – С. 191–195.
5. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 115 с.
6. Внуков А. А. Экологические аспекты лесовосстановления на нарушенных землях (на примере золоотвалов Верхнетагильской и Рефтинской ГРЭС) / А. А. Внуков // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Междунар. совещ., Екатеринбург, 26–29 авг. 1996 г. – Екатеринбург, 1997. – С. 32–49.
7. Селиванов И. А. Материалы к характеристике микосимбиотрофных связей в некоторых фитоценозах Колво-Вишерского междуречья / И. А. Селиванов, Л. К. Казанцева, Л. В. Лекомцева // Некоторые вопросы биологии, физиологии и экологии растений. 1966: Ученые записки. – Вып. 39. – С. 33–47.
8. Селиванов И. А. Микотрофность растений во флоре и в растительном покрове горы Ирмель / И. А. Селиванов, И. Ф. Шавкунова // Микориза растений. Пермь.: Изд-во Пермского гос. пед. ин-та., 1971. С. 72–93.
9. Крюгер Л. В. К биологии и экологии эндотрофных микориз (на примере бобовых и других травянистых растений) / Л. В. Крюгер, И. А. Селиванов // Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та, 1968. – С. 196–202.

10. Лусникова А. А. Влияние влажности почвы на микоризообразование семян *Betula verrucosa* Ehrh и *Asper pegundo* L. // А. А. Лусникова, И. А. Селиванов // Микориза и другие формы растительных консорциев. – Пермь, 1974. – С. 48–51.
11. Елеусенова Н. Г. Сезонная динамика микоризообразования у некоторых травянистых растений в лесных фитоценозах Прикамья / Н. Г. Елеусенова // Микориза и другие формы консортивных связей в природе: Межвузовский сб. науч. тр. – Пермь, 1985. – С. 27–29.
12. Smith T. F. The effect of season and crop rotation on the abundans of spores of vesicular-arbuscular (V-A) mycorrhizal endophytes // Plant and Soil. – 1980. – 57. N 2/3. – P. 475–479.

Лукина Н. В., Рязанова С. В. Особливості мікоризоутворення в техногенних екосистемах // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 7. С. 261–269.

У статті представлено результати дослідження мікоризи трав'янистих видів у фітоценозах, що формуються на золовідвалі Верхнетагильської ГРЭС, розташованій на Середньому Уралі.

Ключові слова: мікориза, порушені промисловістю землі, золовідвал.

Lukina N. V., Ryazanova S. V. The peculiarity of mycorrhiza in technogenic ecosystems // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 7. P. 261–269.

The results of mycorrhiza research in the phytocenosis, which formed on the Verkhnetagilsk power stations ash dump located on the Middle Ural was given in the article.

Key words: mycorrhiza, disturbed industrial lands, ash dump.