

**МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ, СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И УГЛЕРОДА В КОРНЯХ
ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЗОЛОТВАЛОВ УРАЛА**

Направление подготовки 05.04.06 «Экология и природопользование»
Образовательная программа «Экологический мониторинг»

2020

1

РЕФЕРАТ

Работа посвящена изучению микоризации и содержанию углерода и азота в тонких корнях травянистых растений на самозарастающих участках золоотвалов ВТГРЭС и СУГРЭС в сравнении с естественными сообществами.

Встречаемость микоризы, корневых волосков и темных септированных эндофитов (ТСЭ) изучали методом световой микроскопии (Leica DM 5000B, Германия, $\times 100$ – 200) после предварительной мацерации корней в КОН и окрашивания анилиновым голубым [Селиванов, 1981].

Содержание общего N и C определяли на CHNS-O анализаторе EURO EA-3000 CHN.

Результаты исследований показали наличие арбускулярной микоризы с гифами, везикулами и арбускулами у всех изученных видов травянистых растений. Развитие микоризы, встречаемость ТСЭ и корневых волосков зависело от местообитания. Микориза менее развита у видов золоотвала СУГРЭС. На золоотвале ВТГРЭС у растений чаще встречались корневые волоски, а мицелий ТСЭ был лучше развит в корнях растений естественных сообществ.

Анализ содержания углерода (C) и азота (N) в тонких корнях показал, что содержание N зависело от таксономического положения растения. Больше всего N в корнях бобовых растений. У небобовых двудольных N в корнях больше, чем у однодольных растений. Содержание N сильно варьировало в разных фитоценозах и у лесных видов N в корнях было выше, чем у луговых видов. Концентрация C в корнях зависела от местообитания и была выше у растений золоотвала ВТГРЭС и естественных сообществ по сравнению с золоотвалом СУГРЭС. Содержание N в тонких корнях сопоставимо на всех участках.

Материал диссертации получен в результате работы научного коллектива в ходе выполнения проекта РФФИ (грант 18-04-00714). Магистрантом лично получены данные по микоризообразованию травянистых видов на золоотвале СУГРЭС, а также подготовлены пробы для анализа содержания C и N в тонких корнях растений.

Данная выпускная работа содержит 35 страниц машинописного текста, включает 14 рисунков, 2 таблицы, 105 источников литературы, в том числе 57 иностранных.

ABSTRACT

The work is devoted to the study of mycorrhization and the content of carbon and nitrogen in the thin roots of herbaceous plants in the self-growing sections of VtSDPP and SuSDPP ash dumps in comparison with natural communities.

The occurrence of mycorrhiza, root hairs, and dark septic endophytes (TSE) was studied by light microscopy (Leica DM 5000B, Germany, \times 100–200) after preliminary maceration of the roots in KOH and staining with aniline blue [Selivanov, 1981].

The content of total N and C was determined on a CHNS-O analyzer EURO EA-3000 CHN.

The results of the studies showed the presence of arbuscular mycorrhiza with hyphae, vesicles, and arbuscules in all studied species of herbaceous plants. The development of mycorrhiza, the occurrence of TSE and root hairs depended on the habitat. Mycorrhiza is less developed in species of the ash dump of SuSDPP. Root hairs were more common in plants at VtSDPP ash dump, and TSE mycelium was better developed in plant roots of natural communities.

Analysis of the carbon (C) and nitrogen (N) content in thin roots showed that the N content depended on the taxonomic position of the plant. Most N in the roots of legumes. In non-leguminous dicotyledonous N, the roots are larger than in monocotyledonous plants. N content varied greatly in different phytocenoses and in forest species N in the roots was higher than in meadow species. The concentration of C in the roots depended on the habitat and was higher in plants of the VtSDPP ash dump and natural communities compared with the SuSDPP ash dump. The content of N in thin roots is comparable in all areas.

The dissertation material was obtained as a result of the work of the research team during the implementation of the RFBR project (grant 18-04-00714). The graduate student personally obtained data on the mycorrhiza formation of herbaceous species in the ash dump of SUGRES, as well as prepared samples for analysis of the content of C and N in the thin roots of plants.

This work contains 35 pages of typewritten text, includes 14 figures, 2 tables, 105 sources of literature.

СОДЕРЖАНИЕ

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ	5
ВВЕДЕНИЕ	6
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	7
1 Обзор литературы	7
1.1 Роль грибов арбускулярной микоризы в минеральном питании растений	7
1.2 Формы и доступность фосфора в почве для растений травянистых биогеоценозов.....	8
1.3 Формы и доступность азота в почве для растений травянистых биогеоценозов	9
1.4 Доступность макро-и микроэлементов в эмбриоземах золоотвалов	10
1.5. Микоризообразование у травянистых растений в экстремальных условиях	11
1.6 Содержание углерода и азота в травянистых АМ растениях	11
2 Объекты и методы исследований	12
2.1 Объекты исследования.....	12
2.2 Методы исследования.....	14
2.2.1 Отбор растительного материала	14
2.2.2 Изучение микоризации корней.....	15
2.2.3 Определение C/N.....	15
2.2.4 Статистическая обработка данных	16
3 Результаты и их обсуждение	16
3.1 Свойства почв, формирующихся на золоотвалах Урала под лесными и травянистыми сообществами.....	16
3.2 Оценка микоризообразования, содержания азота и углерода в тонких корнях травянистых видов.....	17
3.2.1 Микоризообразование.....	17
3.2.2 Встречаемость корневых волосков и ТСЭ	20
3.2.3 Содержание азота и углерода в тонких корнях растений.....	23
ВЫВОДЫ	26
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ ЛИТЕРАТУРЫ	27

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

АМ, АРМ – арбускулярная микориза

ЭМ – эктомикориза

ЭМП – элементы минерального питания

ВТГРЭС – Верхнетагильская государственная районная электростанция

СУГРЭС – Среднеуральская государственная районная электростанция

ТЭЦ – Теплоэлектроцентраль

ФОН – Естественное местообитание

N(norm)P(norm) – нормальное содержание как азота, так и фосфора

N(min)P(max) – низкое содержание азот, но высокое содержание фосфора

N(max)P(min) – высокое содержание азота, но низкое содержание фосфора

ЗШО – Золошлаковые отходы

ВВЕДЕНИЕ

В Мире создано большое количество техногенных ландшафтов, образовавшихся благодаря геохимической деятельности человека. Техногенные ландшафты – это открытые системы, оказывающие негативное влияние на близлежащие природные территории, здоровье животных и человека. К таким ландшафтам относят и золоотвалы тепловых электростанций работающих на твердом топливе и образующие большое количество продуктов сгорания угля [Heidrich et al., 2013]. Золошлаковые отходы угольной теплоэнергетики – неблагоприятная среда для роста растений, в которой отсутствует N [Пасынкова, 1974], а высокодисперсный песчано-пылеватый материал с большой величиной удельной поверхности может нести различные отравляющие вещества [Делицын и др., 2012]. Некоторые золоотвалы рекультивируют, другие зарастают самостоятельно. В Уральском федеральном университете ведутся многолетние исследования сукцессионных процессов на золоотвалах [Веселкин и др., 2015; Лукина, 2010; Лукина, Рязанова, 2012; Чибрик и др., 2018; Раков, 2013; Раков и др., 2018]. Из них значительная часть ориентирована на микоризообразование растений [Лукина, Рязанова, 2012; Лукина, Глазырина, 2013; Лукина и др., 2014].

В последнее время появляется большое количество исследований роли микориз в регулировании цикла углерода (C) и азота (N) в наземных экосистемах [Hodge, Fitter, 2010; Hodge, Storer, 2015; Shi et al., 2016; Craine et al., 2005 и др.]. Исследования по содержанию C и N в тонких корнях растений малочисленны [Салпагарова и др., 2013; Roumet et al., 2016].

Цель работы: Изучить микоризообразование и содержание C и N в тонких корнях доминантных растений травянистых сообществ золоотвалов Урала в сравнении с естественными сообществами.

Задачи сформулированы в виде вопросов:

- а) Существуют ли различия в микоризообразовании у травянистых растений, произрастающих на разных золоотвалах и по сравнению с естественными сообществами?
- б) Существуют ли различия по содержанию углерода и азота в тонких корнях травянистых видов золоотвалов в сравнении с естественными сообществами?
- в) Существуют ли различия по содержанию углерода и азота в тонких корнях луговых видов в сравнении с лесными видами трав?

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1 Обзор литературы

1.1 Роль грибов арбускулярной микоризы в минеральном питании растений

Минеральное питание – важнейшая часть роста и развития растений. Элементы минерального питания участвуют в построении биологических молекул, вовлечены в самые разнообразные физиологические и биохимические процессы. Недостаток элементов минерального питания, может приводить к заторможенному росту, нарушению в формировании вегетативных и генеративных органов, а также высокой подверженности к различным инфекционным заболеваниям. При резком дефиците ЭМП – растение может преждевременно погибнуть [Битюцкий, 2014].

Микориза – симбиотическая ассоциация мицелия гриба с корнями высшего растения [Frank, 1885].

Известно, что из высших растений в симбиозе участвуют все голосеменные, около 70 % однодольных и 80–90 % двудольных. Грибы представлены аскомицетами, базидиомицетами и зигомицетами [Пальцев, Телятникова, 2017]. При этом около 80 % всех растений формируют симбиоз с гломовыми грибами (*Glomeromycota*), образующими арбускулярную микоризу – АМ [Wang, Qiu, 2006; Brundrett, 2009]. Но следует, понимать, что данные выводы сделаны на основании очень малого числа видов сосудистых (порядка 3 % от всех) у которых изучена микориза в природных условиях [Wang, Qiu, 2006].

Арбускулярная микориза наиболее обильно встречается в таежной зоне, но также она распространена от альпийских лугов до тундр и пустынь [Smith, Read, 2008; Van der Heijden et al., 1998], являясь самым распространенным ризосферным симбиозом создаваемым растением [Spatafora et al., 2017]. Вероятно, АМ уже могли принимать участие в элементном питании у самых ранних растений сотни миллионов лет назад [Remy et al., 1994].

Микоризные растения могут поглощать элементы питания двумя путями – напрямую из почвы или путем симбиоза АМ гриба. АМ путь включает три процесса: поглощение элементов питания мицелием, перенос этих элементов по гифам к внутрикорневым грибным структурам (гифы, арбускулы, клубеньки) и транспортировка к растительным клеткам через зону контакта симбионтов [Смит, Рид, 2006].

Благодаря колонизации АМ существенно усиливается доступность для растения-хозяина важных минеральных веществ, воды, витаминов, ферментов, гормонов и других активных веществ, включая фосфат и аммоний, что приводит к усилению роста, улучшению питательного статуса растения и развитию корневой системы за счет

увеличения грибом площади корня [Smith, Smith, 2011]. AM грибы оказывают помощь в доступности элементов питания для растения-хозяина, но не играют роли в повышении плодородия почвы [Kothamasi et al., 2001].

Решающее значение в симбиозе AM играют арбускулы, которые представляют собой место, где происходит процесс передачи элементов питания между растением хозяином и грибом [Harrison, 2012].

1.2 Формы и доступность фосфора в почве для растений травянистых биогеоценозов

Фосфор – важнейший макроэлемент в питании высших растений, принимающий непосредственное участие в размножении и росте, синтезе белка, преобразовании энергии и других жизненно важных процессах [Швартау и др., 2009]. Труднодоступность минеральных и органических форм фосфора [Барбер, 1988; Гинзбург, 1981; Гриффит и др., 1977; Гуляев, Патыкова, 2004; Петербургский, 1981; Vialesky, 1973], а также его невысокие показатели в составе почвы [Гриффит и др., 1977; Петербургский, 1981; Ragothama, 1999, 2000; Azcón et al., 2001], могут влиять на сдерживание урожайности растений [Theodorou, Flaxton, 1993].

Ионы фосфорной кислоты (HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-), являются основным очагом минерального фосфора для растений в нейтральных и щелочных почвах. В кислых же почвах ионами ортофосфорной кислоты формируются нерастворимые, слабодоступные соединения с катионами кальция, железа и алюминия [Richardson, Simpson, 2011].

Наиболее велика роль AM в обеспечении растения-хозяина соединениями фосфора (в связи с низкой лабильностью ортофосфатных ионов в почве) [Azcón et al., 2001]. В фитоценозах микоризы различных типов служат одним из главных каналов экстрагирования фосфора и вовлечения его в пищевой цикл растений. Усиление поглощения минеральных веществ достигается за счет увеличения зоны контакта между корнями и почвой (мицелием эксплуатируется гораздо больший объем почвы) и выведения корневой системы за пределы зоны истощения, а также перевода в доступное для растения состояние недоступных для поглощения безмикоризными растениями соединений, в том числе нерастворимых или сложных органических. За последние два десятилетия у ЭМ грибов был обнаружен ферментативный аппарат, обуславливающий высокую сапротрофную активность, которая ранее считалась несвойственной симбиотрофам [Воронина, 2006]. У грибов AM сапротрофная активность мала [Read et al., 2004].

1.3 Формы и доступность азота в почве для растений травянистых биогеоценозов

Азот (N), как и углерод, водород, кислород является важнейшим конструктивным макроэлементом для синтеза белков, нуклеиновых кислот и многих вторичных метаболитов и также является ключевым фактором обеспечения благоприятных условий для роста и развития растений [Битюцкий, 2014]. Дефицит азота влияет на рост и развитие растений, с такими симптомами, как хлороз листьев, задержка роста растений и снижение урожайности [Coruzzi, Bush, 2001; Kusano et al., 2011].

Известно, что большое количество азота поступает от гриба к корням растений [Leigh et al., 2009; Tanaka, Yano, 2005], вероятно в виде аммония [Govindarajulu et al., 2005; Cruz et al., 2007].

Поступление азота в основном идет из атмосферы и большая его часть пропадает в результате сгорания [Wittkuhn et al., 2017]. Чтобы азот не улетучивался, необходима биологическая фиксация.

В природе фиксация азота, как правило, осуществляется свободноживущими или симбиотическими азотфиксирующими бактериями [Vitousek, Farrington, 1997; Galloway et al., 2004].

Нитрификация азотсодержащих органических веществ – признак культурной почвы и показатель её способности к накоплению нитратов и плодородию [Прянишников, 1936].

Известно, что в почве доминирует органический азот (No), иммобилизация которого зависит от микроорганизмов содержащихся в почве [McNeill, Unkovich, 2006].

Растения и микроорганизмы (в том числе, АМ грибы) способны поглощать и нитрат и аммоний из почвенного раствора, а также некоторые растворимые формы N.

Подвижность обоих основных источников неорганического N в почве считается относительно высокой, они переносятся к корням посредством массового расхода почвенного раствора. Зоны истощения N обычно не являются серьезной помехой для поглощения. Тем не менее, аммоний менее подвижен, чем нитрат, и передвижение обоих в сухой почве может быть сильно затруднено [Tinker, Nye, 2000]. Следовательно, свободный мицелий АМ грибов потенциально способен играть важную роль в переносе N из почвы к растению, и следует уделить внимание количественному вкладу этого пути, не забывая о том, что азота растению требуется примерно в десять раз больше, чем фосфора.

Принято иметь ввиду, что арбускулярно-микоризные грибы специализируются на поглощении неорганических форм азота [Read, Perez-Moreno, 2003]. В последнее время всё чаще появляются данные о том, что растения с АРМ способны поглощать свободные

аминокислоты и некоторые другие органические азотсодержащие соединения [Hodge et al., 2010, 2015], а также оказалось, что поглощение органического N растениями с АРМ имеет большие масштабы, чем считалось ранее [Whitesid et al., 2009, 2012].

Данные полученные в работах [Смит и Рид, 2012; Correa et al., 2015; Smith, Read, 2008] указывают как на положительное, так и на отрицательное влияние микоризы. Поэтому прямое участие арбускулярной микоризы в азотном питании растений не выглядит столь однозначно.

Считается, что доступность азота часто является одной из причин, которая определяет обилие и противоречивость экспериментальных данных по оценке важности АРМ в азотном питании растений так, как с повышением доступности азота наблюдается снижение вклада микоризы в поглощение с положительного до отрицательного эффекта [Reynolds et al., 2005; Макаров, 2019].

1.4 Доступность макро-и микроэлементов в эмбриоземах золоотвалов

Техногенные ландшафты являются последствиями производственной деятельности человека. К таковым относятся отвально-карьерные ландшафты, связанные с добычей полезных ископаемых, золоотвалы работающих на угле электростанций и др.

Восстановление техногенных ландшафтов протекает медленно и для обретения целостности и формирования фитоценозов, техногенным ландшафтам следует пройти ряд сукцессионных и почвообразовательных стадий развития [Андроханов и др., 2004].

Многочисленные исследования на золоотвалах показывают, что недостаток важнейших элементов – азота и фосфора, наличие токсичных As, В, Cd, Cr, Cu, Hg, Mn, Mo, Ni, Pb, Se, плохой механический состав и рН, завышенные концентрации солей, а также небольшое число азотфиксирующих микроорганизмов и пониженная микоризация – приводят к ограничению роста растений [Adriano et al., 1980; Mitrovi'c et al., 2008; Haynes, 2009; Pandey, 2013; Pandey, Singh, 2014; Gaji'c et al., 2016; Gaji'c, Pavlovi'c, 2018].

Зола отличается от естественной почвы плохо развитой структурой по всему профилю, грубой текстурой с большим количеством песка и меньшим содержанием глины, содержание N, P и др. количество необходимых питательных веществ очень низкое [Maiti, 2013].

Анализ на содержание подвижных элементов питания растений показал, что в золе углей практически отсутствует азот. В золе углей нет и органического вещества [Сигалов, 1958; Пикалова, 1968; Хамидулина, 1964, 1970; Колесников, Пикалова и др., 1970].

1.5. Микоризообразование у травянистых растений в экстремальных условиях

Существует суждение, что экстремальные условия среды (засоление, низкие температуры и др.) оказывают негативное влияние на развитие микоризы у растений, в данных сообществах преимущественно развиваются виды безмикоризных или факультативно-микоризных растений, например, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, Cyperaceae и др. [Селиванов, 1981; Allen, 1991; Cripps, Eddington, 2005; Онипченко, 2013].

Данный факт подтверждают работы [Нозадзе, 1968, 1977, 1981] в горах Кавказа и [Стрелкова, 1956; Селиванов 1981] в тундровых сообществах Арктики, а также на высотах в Западных Гималаях [Angel et al., 2016].

Однако, даже в условиях с низкой температурой АМ грибы способны развиваться [Korner, 2011; Soudzilovskaia et al., 2015; Лаврёнов и др., 2017] в симбиозе с видами растений немикоризных семейств [Korner, 2011; Oehl, Korner, 2014; Лаврёнов и др., 2017].

К экстремальным условиям среды также относятся техногенные нарушенные земли после трансформации их человеком. К таковым относятся различные карьеры и отвалы образованные добычей и переработкой различных ископаемых, как правило каменного угля.

Исследования, проведенные на Коркинском угольном разрезе, в крайне неблагоприятных условиях зависящих от внутрикарьерных факторов и статуса растительных сообществ показали, что даже там преобладает доля микоризных видов. Основу составляют в основном слабомикотрофные виды. Уровень микоризации падает с глубиной [Чибрик, Лукина, 2016].

На золоотвалах микориза является важным фактором в адаптации растений в техногенных условиях среды. Работа [Лукина, Рязанова, 2012], демонстрирует, что наибольшее развитие микоризации на золоотвале наблюдается в вегетационный период. Так же, учитывая, что увлажнение субстрата является важным фактором в формировании микоризации травянистых [Крюгер, Селиванов, 1968] – микориза, возможно, способна компенсировать растениям дефицит влаги. Обильное развитие микоризы наблюдается, как правило, в наиболее засушливые годы [Лукина, Рязанова, 2012].

1.6. Содержание углерода и азота в травянистых АМ растениях

Стратегия поглощения у растений, влияет на количество N в корнях [Shen et al., 2019], так высокое содержание азота и низкое углерода в корнях характерно для АМ видов с конкурентной и рудеральной стратегиями. Таким видам свойственны признаки: высокая скорость роста и развития, крупные листья с высоким обводнением, большой

удельной листовой поверхностью и высокой семенной продуктивностью. Тогда, как виды стресс-толеранты использующие ЭМП более экономно и обладающие обратными признаками характеризуются низким содержанием азота и высоким содержанием углерода в корнях [Салпагарова и др., 2013].

Наибольшее содержание азота у травянистых сосредоточено в листьях 1,20–1,51 % [Базилевич, Титлянова, 2008]. В среднем же процентное содержание N у травянистых АМ растений варьируется в диапазоне от 1,15 до 1,17 % [Jackson et al., 1997; Gordon, Jackson, 2000].

Наибольшие значения N в надземной массе у трав в сомкнутых лесах период развития равен 2–4 кг/га, в лесах низинного ряда заболачивания и сероольшаниках 17–28 кг/га, а на вырубках по сравнению сомкнутым лесом масса увеличивается в 2–9 раз [Азотфиксация..., 1987]. В условиях бедных почв корни растений содержат высокий показатель лигнина, насыщенный углеродом, но содержание азота в таких корнях низкое [Craine et al., 2005].

2 Объекты и методы исследований

2.1 Объекты исследования

В качестве районов для исследования нами было выбрано три типа территорий – это ВТГРЭС, СУГРЭС и ФОН (естественная территория).

Золоотвал Верхнетагильской ГРЭС (ВТГРЭС) – Расположен в Свердловской области в нескольких километрах от города Верхний Тагил. Образован золой бурых углей (Челябинского Буроугольного бассейна). Зола представляет из себя рыхлую бесструктурную массу песка и пыли с примесью измельченного шлака. По механическому составу зола близка к песчаным почвам. Основу золы составляют алюмосиликаты, а также в золе содержатся повышенные количества микроэлементов по сравнению с почвами. На незаросших золоотвалах сильно выражена водная и ветровая эрозия. Зола бедна азотом, а также характеризуется низким обеспечением обменным калием (7,0 мг на 100 г золы), но высоко подвижными фосфатами (до 23 мг на 100 г золы), реакция среды слабощелочная, слабое сульфатное засоление. Рельеф золоотвала нагорный, высота дамб – от 5 до 25 м, Площадь золоотвала 125 га [Экологические основы и методы..., 2002].

Климат района ВТГРЭС: Золоотвал находится в таёжной зоне в подзоне южной тайги [Экологические основы..., 2011]. Характерен умеренно континентальный климат с продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. В летний период количество осадков существенно больше, чем весной. Зимнему периоду

характерны устойчивые отрицательные температуры и снежный покров. Средняя температура января $-16,8$ °С. Снежный покров достигает 70–90 см. Сильный ветер способствует выдуванию снежного покрова с золоотвала, снижая его мощность до 20 см [Экологические основы и методы..., 2002].

Почвы: Преобладающие почвы района подзолистые и дерново-подзолистые. Подзолистые почвы имеют отрицательные качества: неудовлетворительные водный, тепловой, питательный режимы, появление на поверхности почвы корки, ведущей к ее иссушению, замедлению роста всходов. В процессе своего образования подзолистые почвы приобретают еще ряд неблагоприятных свойств: высокую кислотность, обедняются органическим веществом. По содержанию элементов питания, усвояемых растением, подзолистые и дерново-подзолистые почвы имеют относительно невысокое плодородие: бедны азотом, фосфором и калием [Экологические основы и методы..., 2002].

Растительность: Растительный покров района слагает темнохвойная тайга с развитым травяным покровом. В районе золоотвала преобладают пихтово-еловые леса, меньшую площадь занимают сосняки. Подлесок хорошо выражен разнообразным составом кустарников. Травяной покров богат видами, имеет высокую сомкнутость [Экологические основы и методы..., 2002].

Золоотвал Среднеуральской ГРЭС (СУГРЭС) – Расположен в Свердловской области, в г. Среднеуральске, в 26 км к северу-западу от г. Екатеринбурга, на восточном берегу Исетского озера. Первичный золоотвал образован золой Челябинского угля и низкосортных богословских углей, позднее иртышским углем с Экибастузского месторождения [Глазырина и др., 2016; Экологические основы..., 2011]. Площадь золоотвала 103,75 га. Золоотвал состоит из трех зольных полей, вытянутых с востока на запад и разделенных насыпными щебнисто-глинистыми дамбами. Возраст зольных полей различен [Лукина, Рязанова, 2012]. По климатическим характеристикам золоотвал СУГРЭС схож с показателями ВТГРЭС. Как и золоотвал в В. Тагиле, золоотвал СУГРЭС расположен в зоне умеренно-континентального климата в таежной зоне подзоне южной тайги [Экологические основы..., 2011]. В среднем в течение года выпадает 519 мм осадков. Зима холодная, лето умеренно теплое. Осадков в летние месяцы больше, чем в весенние. Средняя температура января $-14,6$ °С, средняя температура июля $18,5$ °С [Climate-data, 2019].

Фоновая территория располагалась в 5 км от зооотвала ВТГРЭС. По климатическим характеристикам не отличается от района золоотвала ВТГРЭС. Травостой образован луговым и лесным разнотравьем с доминированием злаков [Экологические основы и методы..., 2002].

2.2 Методы исследования

2.2.1 Отбор растительного материала

Для исследования на каждом типе территории (СУГРЭС, ВТГРЭС, ФОН) было заложено по 6 участков (в каждом 3 в луговом и 3 в лесном фитоценозах) на которых, были отобраны фрагменты корневых систем у доминантных видов растительных сообществ (см. таблицу 2.1). Образцы отбирали в июле 2017–2019 гг. с глубины 5–15 см у трех-пяти разных особей каждого вида на каждой из шести пробных площадей (3 – СУГРЭС, 3 – ВТГРЭС, ФОН-3) под лесными и травянистыми сообществами. Отбирали только живые корни двух–трех последних порядков. Одну часть корней для изучения микоризации фиксировали в 70 %-м этаноле, а другую высушивали для определения С/N анализа.

Таблица 2.1 – Доминантные виды растительных сообществ

Луговые	Лесные
Естественные сообщества	
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	<i>Aegopodium podagraria</i> L.
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	<i>Alchemilla vulgaris</i> L.
<i>Centaurea phrygia</i> L.	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	<i>Fragaria vesca</i> L.
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg	
<i>Festuca rubra</i> L.	
<i>Poa pratensis</i> L.	
Золоотвал СУГРЭС	
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Rot	<i>Fragaria vesca</i> L.
<i>Dianthus deltoides</i> L.	<i>Trifolium pratense</i> L.
<i>Stellaria graminea</i> L.	<i>Trifolium medium</i> L.
<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Rubus saxatilis</i> L.
<i>Trifolium repens</i> L.	<i>Equisetum arvense</i> L.
<i>Bromopsis inermis</i> Leyss	
<i>Potentilla argentea</i> L.	
<i>Erigeron acris</i> L.	

Окончание таблицы 2.1

Луговые	Лесные
<i>Poa pratensis</i> L.	
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	
<i>Galium mollugo</i> L.	
<i>Plantago media</i> L.	
<i>Rumex acetosella</i> L.	
Золоотвал ВТГРЭС	
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	
<i>Erigeron acris</i> L.	
<i>Silene nutans</i> L.	
<i>Poa pratensis</i> L.	
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	
<i>Plantago media</i> L.	

2.2.2 Изучение микоризации корней

Изучение микоризации выполняли методом световой микроскопии (Leica DM 5000B, Германия, × 100–200) после предварительной мацерации корней в КОН и окрашивания анилиновым голубым [Селиванов, 1981]. Из каждой пробы анализировали 15–18 отдельных фрагментов корней длиной около 1 см, на каждом из которых просматривали от 3 до 5 полей зрения, в которых регистрировали наличие гиф, везикул, арбускул, корневых волосков и темных септированных эндифитов. В качестве характеристик развития арбускулярной микоризы (АМ) оценивали: а) тотальную колонизацию – долю полей зрения с любыми грибными структурами; б) колонизацию везикулами и арбускулами – доли полей зрения с везикулами или арбускулами от общего числа полей зрения. В тех же полях зрения определяли: в) встречаемость корневых волосков как долю полей зрения с корневыми волосками от общего числа полей зрения; д) встречаемость темных септированных эндифитов как долю полей зрения с гифами темных септированных эндифитов от общего числа полей зрения.

2.2.3 Определение C/N

Был отобран корневой материал здоровых потенциально всасывающих корней, который был тщательно отмыт, а затем высушен в шкафу SNOL Termo при 70 °С в течении 12 часов. Далее все тонкие корни были перемешаны и гомогенизированы

механическим способом до состояния порошка, который был разделен на 5–6 проб. В каждой пробе было определено содержание общего N и C на CHNS-O анализаторе EURO EA-3000 CHN.

2.2.4 Статистическая обработка данных

Статистическая обработка материала проводилась с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в программе STATISTICA 12. В качестве независимой учетной единицы использовали среднее значение у вида на участке. Рассчитывали средние арифметические значения признаков в группах особей, объединенных по какому-либо признаку. В качестве меры изменчивости данных использовали ошибку средней арифметической и стандартное отклонение.

3 Результаты и их обсуждение

3.1 Свойства почв, формирующихся на золоотвалах Урала под лесными и травянистыми сообществами

Физико-химический анализ почв был проведен группой почвоведов УрФУ. Почвы исследуемых территорий, различались по pH, содержанию азота и фосфора. Эмбриоземы золоотвала СУГРЭС отличались относительно высоким содержанием подвижных форм фосфора (P) и относительно низким содержанием азота (N). В эмбриоземах золоотвала ВТГРЭС отмечено более высокое содержание N и низкое P. Содержание N и P в почвах естественных сообществ укладывается в интервал значений для зональных почв. Всем участкам присвоены соответствующие условные обозначения (см. таблицу 3.1).

Таблица 3.1 – Типы участков по содержанию азота и углерода в почве

Участок	Условное обозначение / важнейшие характеристики
Золоотвал ВТГРЭС	Полигон 1 / NP(min)
Золоотвал СУГРЭС	Полигон 2 / N(min)P
Естественные местообитания	Полигон 3 / NP

3.2 Оценка микоризообразования, содержания азота и углерода в тонких корнях травянистых видов

3.2.1 Микоризообразование

Микроскопический анализ показал, что все исследованные виды на фоновых участках и в условиях золоотвала формируют арбускулярную микоризу с арбускулами и везикулами.

Микориза была зафиксирована, в том числе, у видов, которые, как правило, микоризу не формируют. Это представители семейств Caryophyllaceae, Equisetaceae и Polygonaceae (см. рисунок 3.1). У них на золоотвалах были встречены немикоризные особи, у микоризных особей развитие гриба варьировало в диапазонах (0,06–39 %).

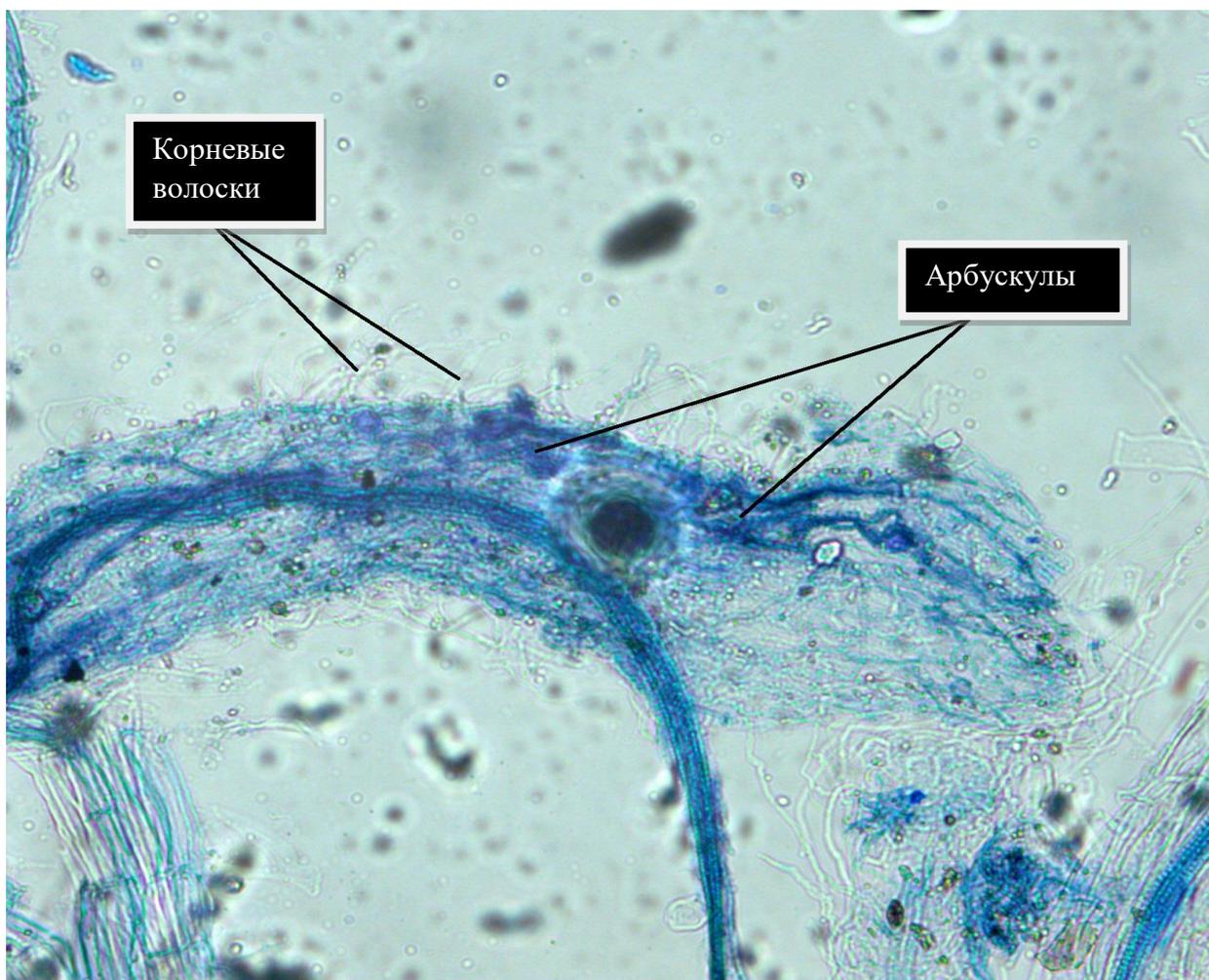


Рисунок 3.1 – Микроскопический снимок фрагмента корня *Silene nutans* L., на котором видны арбускулы и корневые волоски

Среди представителей микоризных семейств интенсивность микоризации варьировала от 50,3 % у *Fragaria vesca* до 98,9 % у *Erigeron acris*.

Анализ развития микоризы у травянистых растений в разных местообитаниях показал низкую активность микоризообразования у растений золоотвала СУГРЭС, по

сравнению с естественными сообществами и золоотвалом ВТГРЭС (см. рисунок 3.2). Различия более выражены по встречаемости арбускул (см. рисунок 3.3) и везикул (см. рисунок 3.4).

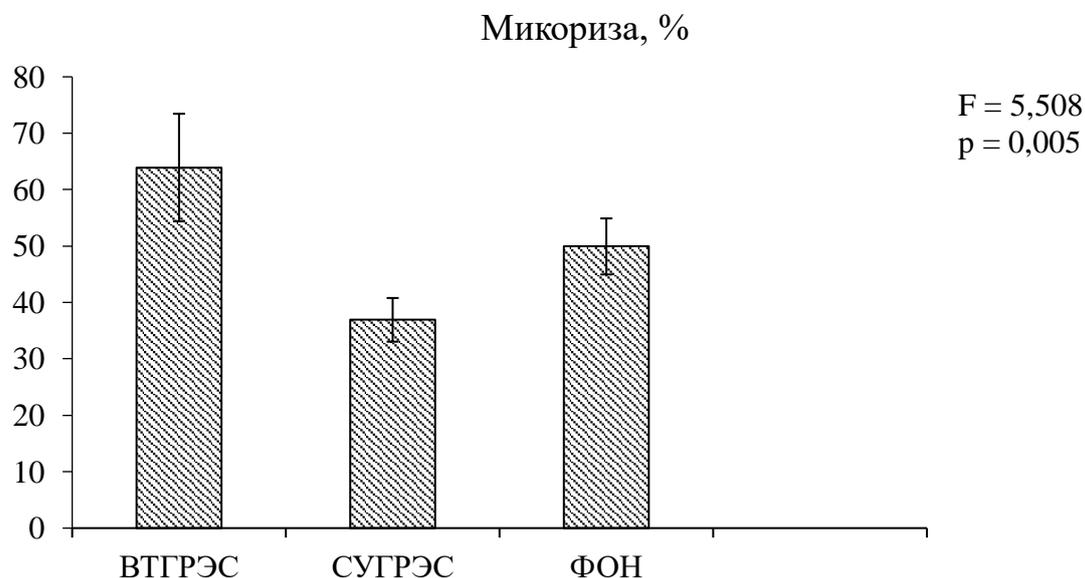


Рисунок 3.2 – Встречаемость АМ на 3-х участках

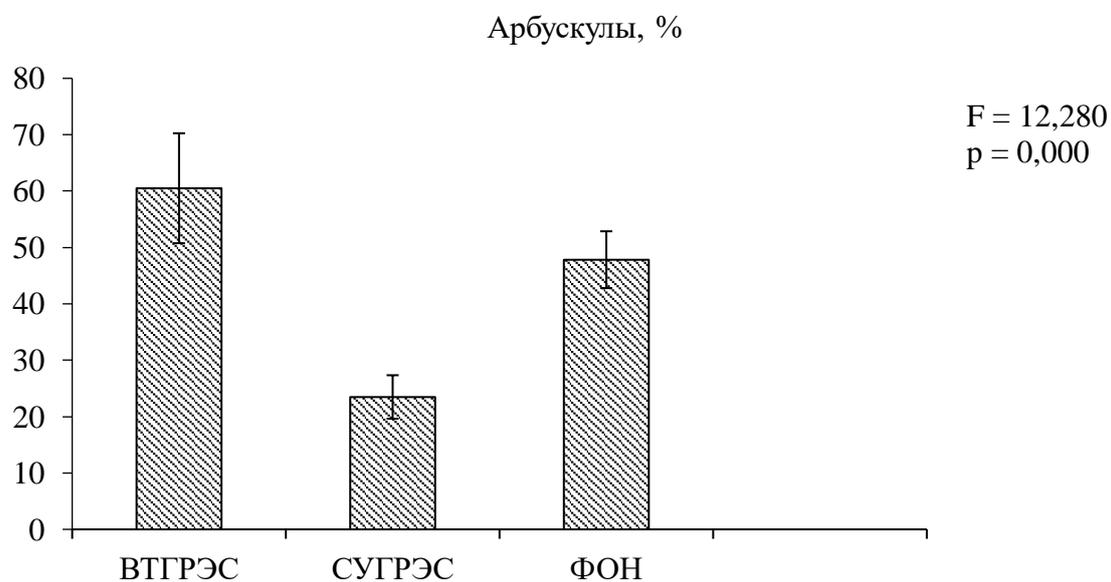


Рисунок 3.3 – Встречаемость арбускул в корнях травянистых на 3-х участках. Здесь и далее по тексту F – критерий Фишера, p – уровень значимости

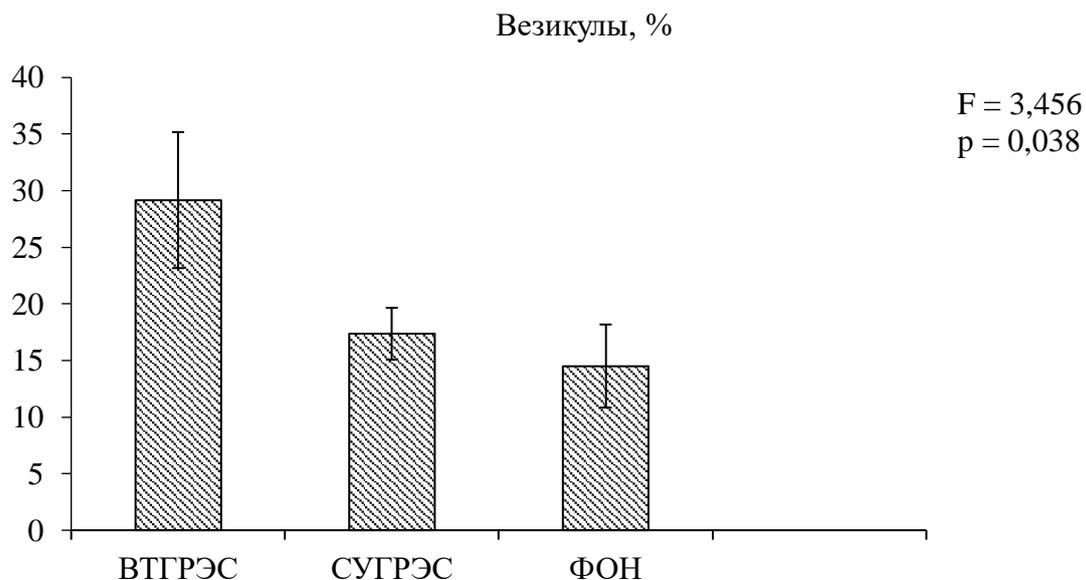


Рисунок 3.4 – Встречаемость везикул в корнях травянистых на 3-х участках

Сравнение интенсивности микоризации у однодольных и двудольных видов растений показало отсутствие различий по этому показателю на всех территориях (см. рисунок 3.5).

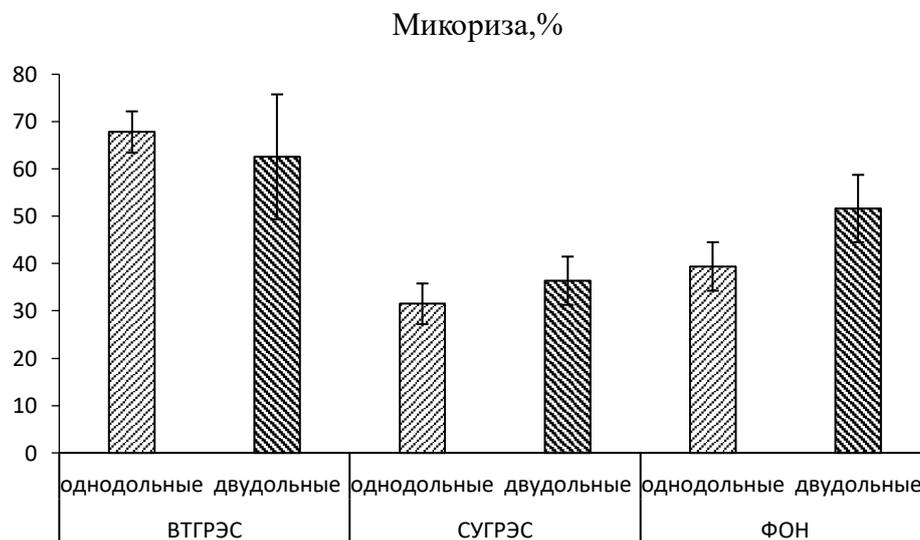


Рисунок 3.5 – Встречаемость арбускулярной микоризы у однодольных и двудольных растений на разных территориях

Сравнение микоризации растений разных фитоценозов (луг/лес) проводилось только на двух территориях: СУГРЭС и ФОН. На ВТГРЭС лесные растения не были отобраны вследствие их малого обилия. Интенсивность микоризации луговых растений

варьировала следующим образом: ВТГРЭС ($63,99 \pm 9,49$), СУГРЭС ($40,61 \pm 3,81$), ФОН ($49,86 \pm 6,68$). У лесных она была заметно ниже на СУГРЭС ($15,60 \pm 7,06$) и сопоставима в естественных сообществах ($45,84 \pm 9,54$) (см. рисунок 3.6).

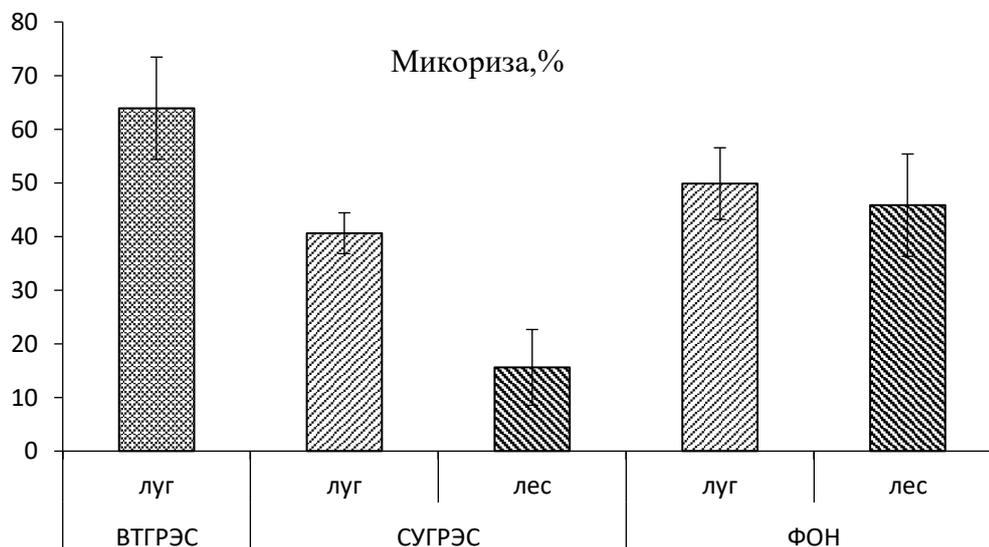


Рисунок 3.6 – Встречаемость арбускулярной микоризы у луговых и лесных растений на разных территориях

3.2.2 Встречаемость корневых волосков и ТСЭ

Встречаемость корневых волосков была максимальна у растений на золоотвале СУГРЭС и минимальна на золоотвале ВТГРЭС, а на фоновых участках занимала промежуточное положение (см. рисунок 3.7). На золоотвале СУГРЭС наибольший процент встречаемости волосков был отмечен у представителей семейства Fabaceae: *Trifolium repens* ($78,2 \pm 7,5$), *T. pretense* ($95,0 \pm 1,5$), и *T. medium* ($92,5 \pm 4,5$). На золоотвале ВТГРЭС у *Poa pratensis* ($72,0 \pm 8,7$), а на фоновых участках у *P. pratensis* ($89,6 \pm 29,0$) и *Deschampsia cespitosa* ($64,5 \pm 20,4$). При сравнении средних значений встречаемости корневых волосков на разных территориях нами установлена повышенная встречаемость корневых волосков у растений золоотвалов (с максимумом на СУГРЭС) в сравнении с растениями фоновых территорий.

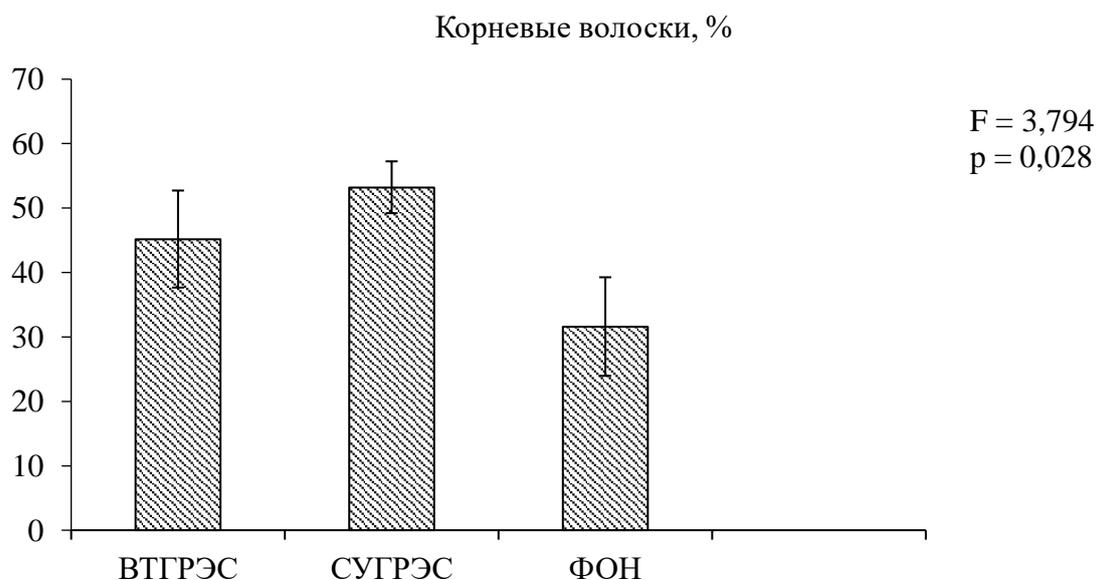


Рисунок 3.7 – Встречаемость корневых волосков на 3-х участках

Встречаемость темного септированного эндофита (ТСЭ) в разных местообитаниях сильно варьировало (см. рисунок 3.8). Чаще всего ТСЭ встречался у видов фонового участка, где наибольший процент был отмечен у *Alchemilla vulgaris* (19,7±5,4 %) и *Aegopodium podagraria* (41,7±5,1 %). На золоотвале СУГРЭС разброс значений был выше: от 9,7 % у *Poa pratensis* до 52,0–67,7 % у *T. pratense* и *T. medium*.

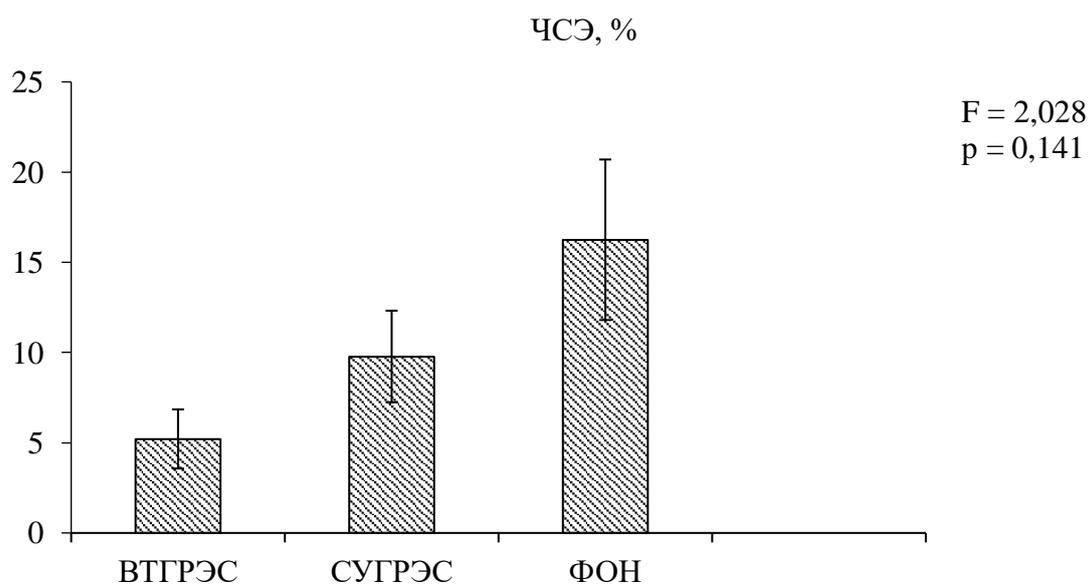


Рисунок 3.8 – Встречаемость ЧСЭ на 3-х участках

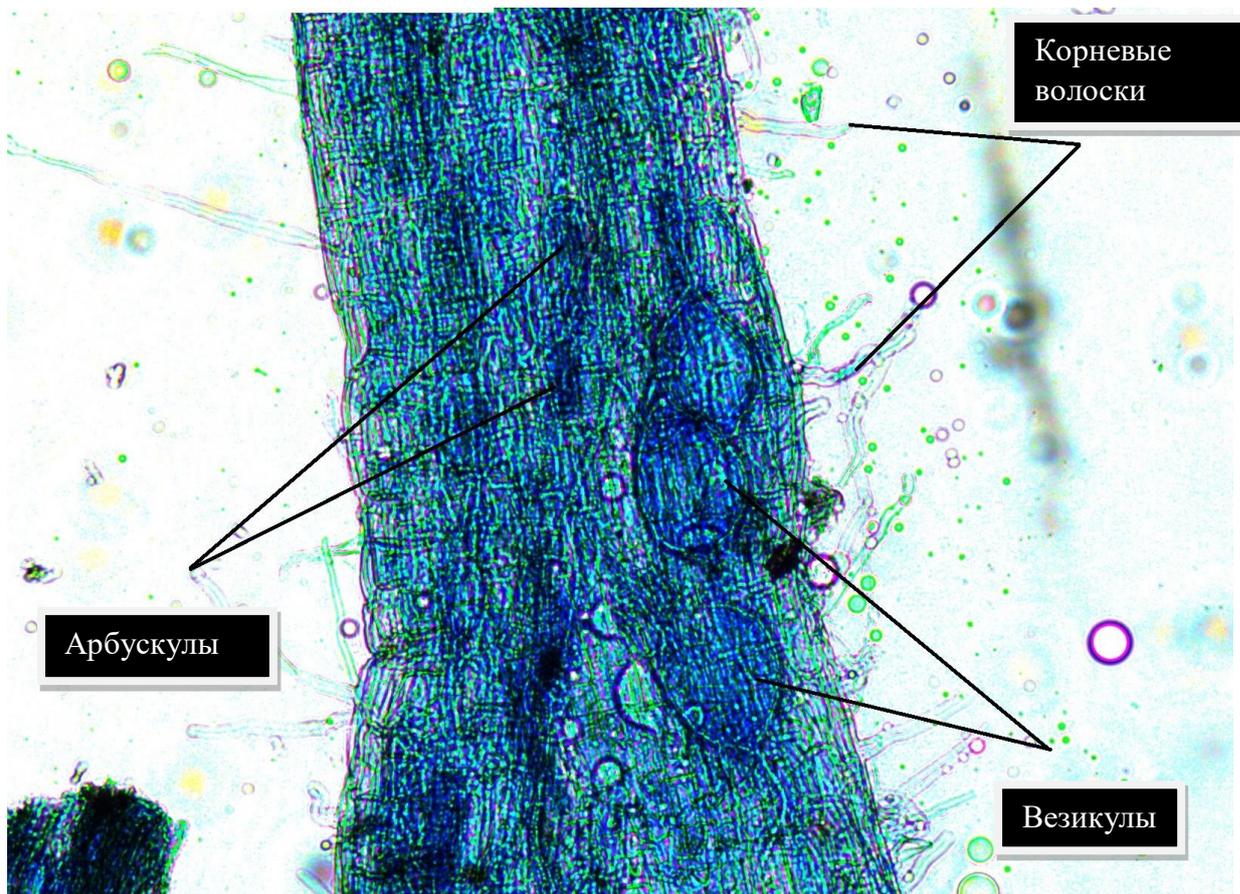


Рисунок 3.9 – Микроскопический снимок фрагмента корня *Tanacetum vulgare* L. на котором видны везикулы, арбускулы и корневые волоски

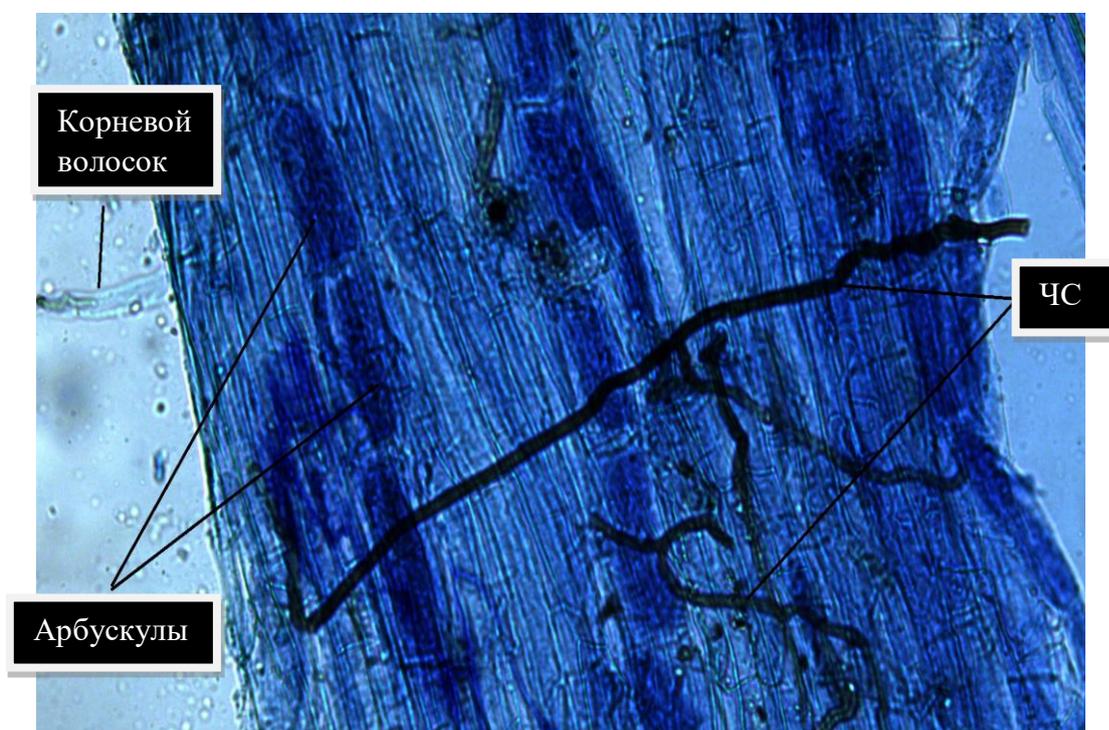


Рисунок 3.10 – Микроскопический снимок фрагмента корня *Trifolium medium* L. на котором видны арбускулы, корневой волосок и темный септированный эндофит

3.2.3 Содержание азота и углерода в тонких корнях растений

У всех собранных видов травянистых растений было определено содержание С и N в тонких корнях.

Среди изученных травянистых растений самое высокое содержание азота 2,76–3,87 % было отмечено у представителей семейства Fabaceae. У остальных двудольных травянистых растений содержание N в тонких корнях изменялось от 0,83 до 2,05 %. У однодольных растений, которые в нашем исследовании представлены исключительно сем. Poaceae, содержание N в среднем составило $1,08 \pm 0,03$ (см. рисунок 3.11). Один вид (*Equisetum arvense*) относился к споровым растениям и значительно выделялся по содержанию углерода и азота по сравнению с другими видами: содержание N у него изменялось в пределах 1,25–1,66 %, а содержание С было сравнительно низким (29,73–37,79 %), следовательно - это отразилось на соотношении C/N.

При сравнении содержания углерода в тонких корнях растений разного таксономического положения различий не выявлено.

Поскольку бобовые растения отличаются уникальным механизмом азотного питания (формируют клубеньковые бактерии, которые фиксируют атмосферный азот), они были исключены из массива данных при сравнительном анализе растений разных фитоценозов и территорий.

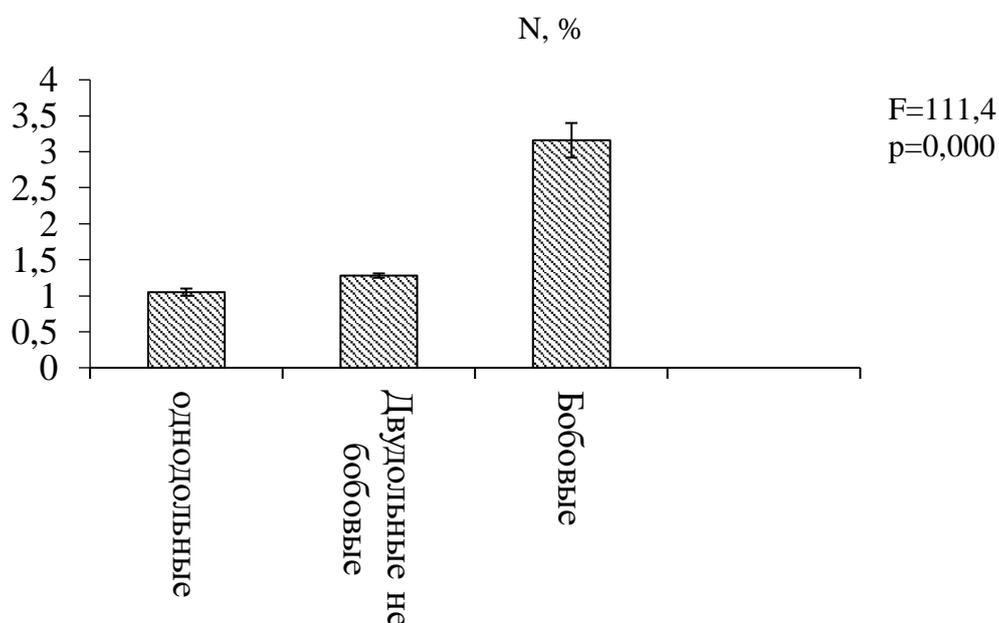


Рисунок 3.11 – Содержание N в корнях травянистых по таксономическому признаку

При сравнении содержания С и N в тонких корнях луговых и лесных сообществ нами выявлено, что у лесных видов содержание N в тонких корнях выше, чем у луговых видов (см. рисунок 3.12), а содержание С сопоставимо.

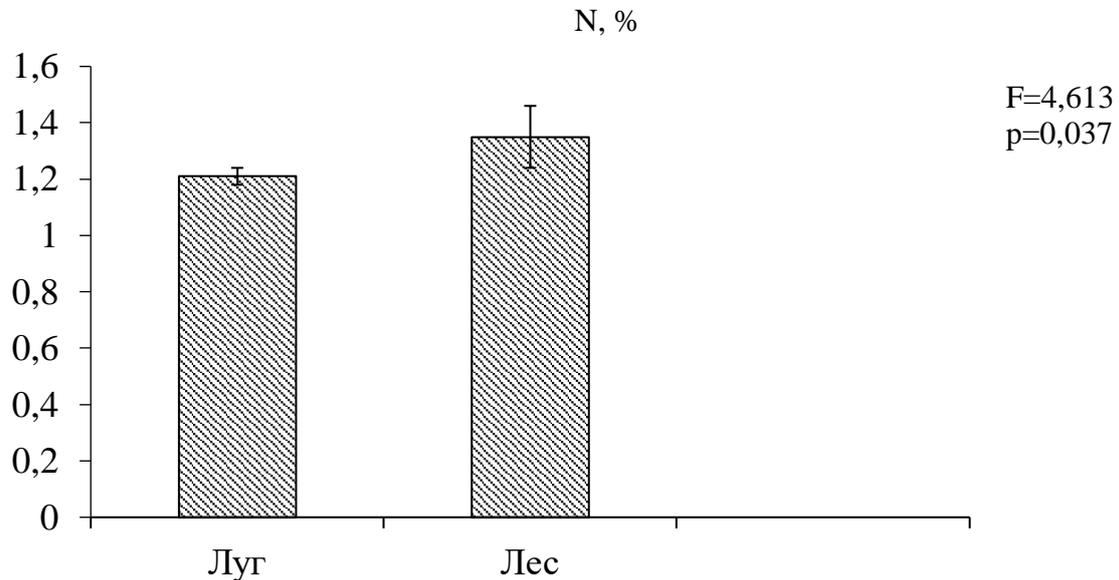


Рисунок 3.12 – Содержание N в корнях травянистых по ценозическому признаку

Содержание N в корнях было сопоставимо на разных участках (см. рисунок 3.14), однако, содержание С было значимо ниже на золоотвале СУГРЭС по сравнению с другими участками (см. рисунок 3.13). Возможно, высокое содержание углерода в корнях связано с увеличением доли полифенольных соединений, которые повышают адаптационные способности в агрессивной среде.

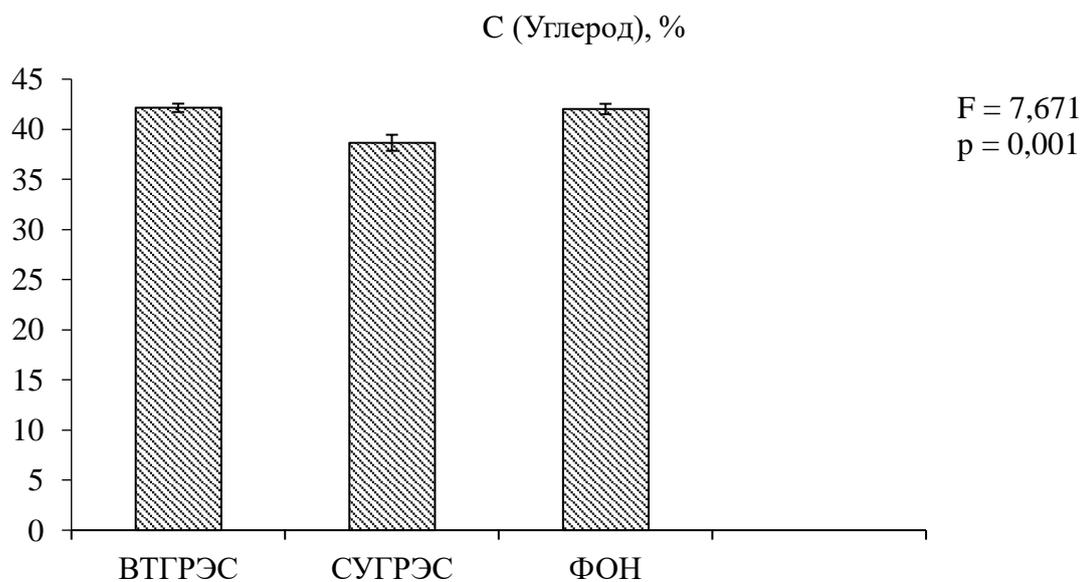


Рисунок 3.13 – Содержание углерода в корнях травянистых в % на разных участках

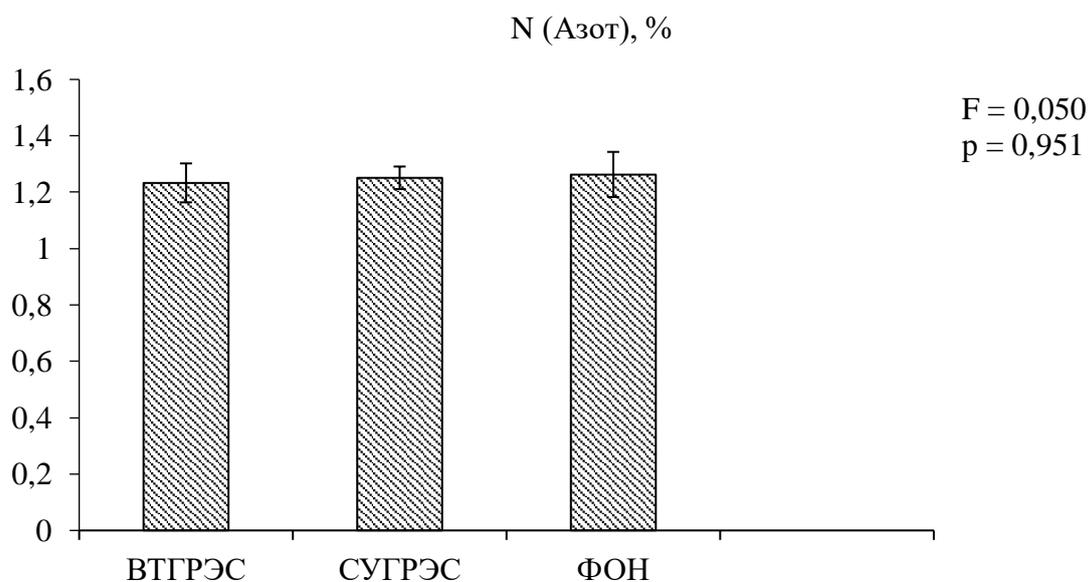


Рисунок 3.14 – Содержание азота в корнях травянистых в % на разных участках

ВЫВОДЫ

На Среднем Урале в трех местообитаниях с контрастными эдафическими условиями изучено микоризообразование, содержание С и N в тонких корнях травянистых растений луговых и лесных сообществ.

1) Установлено, что в условиях золоотвала и фоновых сообществах все изученные травянистые растения формируют арбускулярную микоризу АМ. АМ обнаружена у представителей семейств гвоздичные, хвощевые и гречишные, которые обычно не образуют микоризу. Развитие микоризы зависело от местообитания: на золоотвале ВТГРЭС виды более активно формировали микоризу, чем на золоотвале СУГРЭС и фоновых участках.

2) Встречаемость корневых волосков и темного септированного эндофита ТСЭ зависело от территории: корневые волоски чаще встречались у видов золоотвала СУГРЭС, а ТСЭ на фоновых территориях.

3) Содержание N в тонких корнях зависело от таксономической и ценотической принадлежности растения. Концентрация N возрастала в ряду однодольные – небобовые двудольные – бобовые растения. Тонкие корни лесных трав содержали больше N, чем луговые травы. Растения разных территорий золоотвалы ВТГРЭС, СУГРЭС, фон не различались по содержанию N в корнях.

4) Содержание С в тонких корнях было связано с типом местообитания. Повышенная концентрация С в корнях нами установлена у растений золоотвала ВТГРЭС и фоновых сообществ. Минимальные концентрации типичны для видов СУГРЭС.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Азотфиксация в лесных биогеоценозах / Отв. ред. Вомперский С.Э. – М. : Наука, 1987. – 150 с.
- 2 Андроханов В. А., Куляпина Е. Д., Курачев В. М. Почвы техногенных ландшафтов : генезис и эволюция. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. – 151 с.
- 3 Базилевич Н. И., Титлянова А. А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных экосистемах. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2008. – 66 с.
- 4 Барбер С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве : Механический подход. – М. : Агропромиздат, 1988. – 376 с.
- 5 Битюцкий Н. П. Минеральное питание растений : учебник. – СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2014. – 548 с.
- 6 Веселкин Д. В., Лукина Н. В., Чибрик Т. С. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях // Экология. – 2015. – № 5. – С. 417–424.
- 7 Внуков А. А. Экологические аспекты лесовосстановления на нарушенных землях (на примере золоотвалов Верхнетагильской и Рефтинской ГРЭС) // Биологическая рекультивация нарушенных земель : Тез. докл. междунар. совещ., Екатеринбург, 26–29 августа 1996 г. – Екатеринбург : УрО РАН, 1996. – С. 19–20.
- 8 Воронина Е. Ю. Микоризы и их роль в формировании сообществ // Вестник Московского университета. Биология. – 2006. – Т. 16, № 4. – С. 17–26.
- 9 Гинзбург К. Е. Фосфор основных типов почв СССР. – М. : Наука, 1981. – 244 с.
- 10 Глазынина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Огорокова Е. С. *Potentilla bifurca* L. На золоотвалах Урала в разных зонально-климатических условиях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 8 (161). – С. 27–35.
- 11 Гриффит Э., Битон А., Спенсер Дж., Митчелл Д. Фосфор в окружающей среде. – М. : Мир, 1977. – 218 с.
- 12 Гуляев Б. И., Патыкова В. Ф. Фосфор как энергетическая основа процессов фотосинтеза, роста и развития растений // Агроекол. журн. – 2004. – № 2. – С. 3–9.
- 13 Делицын Л. М., Ежова Н. Н., Власов А. С., Сударева С. В. Золоотвалы твердотопливных тепловых электростанций как угроза экологической безопасности // Экология промышленного производства. – 2012. – № 4. – С. 15–25.

14 Колесников Б. П., Пикалова Г. М., Пасынкова М. В. Консервация поверхности золошлакоотвалов путем посева многолетних злаково-бобовых трав // Эксплуатация золошлакоотвалов тепловых электростанций : Тез. докл. семинара, Челябинск, 6-10 сент. 1970 г. ; Киев, 1-4 окт. 1970 г. - М., 1970. – С. 34–36.

15 Крюгер Л. В., Селиванов И. А. К биологии и экологии эндотрофных микориз (на примере бобовых и других травянистых растений) // Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та, 1968. – С. 196–202.

16 Лаврёнов Н. Г., Зернов А. С., Кипкеев А. М., Текеев Д. К., Семёнова Р. Б., Ахметжанова А. А., Переведенцева Н.Г., Судзиловская Н. А., Корнеечева М. Ю., Онипченко В. Г. Микориза растений в экстремальных условиях : Альпийские ковры Армении // Журнал общей биологии. – 2017. – Т. 78, № 4. – С. 80–85.

17 Лукина Н. В. Формирование фитоценозов на золоотвалах Южноуральской ГРЭС // Аридные экосистемы. – 2010. – Т. 16, № 4 (44). – С. 62–69.

18 Лукина Н. В., Глазырина М. А. Некоторые особенности структурной организации и микоризных стратегий ценопопуляций *Erigeron acris* L. на техногенных субстратах // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15, №3 (5). – С. 1354–1358.

19 Лукина Н. В., Глазырина М. А., Важенина О. А. Микоризообразование *Plantago media* L. в ходе онтогенеза на разных субстратах // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. – 2014а. – № 3(3). – С. 63–66.

20 Лукина Н. В., Чибрик Т. С., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Микоризообразование травянистых видов в условиях техногенных эдафотопов // Вест. Баш. ун-та. – 2014б. – Т. 19, № 3. – С. 871–874.

21 Лукина Н. В., Рязанова С. В. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Т. 7, № 26. – С. 261–269.

22 Макаров М. И. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. 2019. – № 2. – С. 220–233.

23 Махонина Г. И., Тихомирова Е. Б. Азот в почвах техногенных экосистем Урала // Растения и промышленная среда. – Свердловск. – 1990. – Вып. 13. – С. 34–44.

24 Минеральное питание растений : учебник – СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2014. – 540 с.

25 Нозадзе Л. М. Микотрофность некоторых компонентов высокогорной травянистой растительности Казбегского района в связи с вертикальной зональностью // Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. – Пермь, 1968. – Т. 64. – С. 313–317.

- 26 Нозадзе Л. М. Микотрофность травянистых растений в некоторых растительных сообществах Казбегского района // Высокогорная экосистема Казбеги. – М. : Тбилиси, 1977. – С. 53–58.
- 27 Нозадзе Л. М. Микосимбиотрофизм травянистых растений в некоторых фитоценозах бассейна реки Ингури в связи с вертикальной поясностью // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. – Пермь : Пермь. ГПИ, 1981. – С. 50–52.
- 28 Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. – М. : Красанд, 2013. – 576 с.
- 29 Пасынкова М. В. Зола углей как субстрат для выращивания растений // Растения и промышленная среда. – Свердловск : УрГУ, 1974. – С. 26–44.
- 30 Петербургский А. В. Агрохимия и физиология питания растений. – М. : Россельхозиздат, 1981. – 198 с.
- 31 Пикалова Г. М. Некоторые особенности биологии костра безостого, регнерии волокнистой и люцерны синегибридной при выращивании на каменно-угольной золе : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Том. Ун-т. – Томск, 1968. – 20 с.
- 32 Прянишников Д. Н. Агрохимия. – М. : Сельхозгиз, 1936. – 404 с.
- 33 Пальцев Л. А., Телятникова Н. В. Микориза и микоризные способы питания растений // Молодежь и наука. – 2017. – № 2. – С. 1–4
- 34 Раков Е. А. Комплексный подход к оценке состояния фитоценозов, формирующихся на начальных этапах существования золоотвалов тепловых электростанций // Известия Оренбург. гос. аграр. ун-та. – 2013. – № 39. – С. 177–179.
- 35 Раков Е. А., Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Трансформация растительного покрова на рекультивационном золоотвале Нижнетуринской ГРЭС // Экология и география растений и растительных сообществ. – материалы IV Междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апр. 2018). – Екатеринбург, 2018. – С. 777–781.
- 36 Салпагарова Ф. С., Р. ван Логтестайн, Онипченко В. Г., Ахметжанова А. А., Агафонов В. А. Содержание азота в тонких корнях и структурно функциональные адаптации высокогорных растений // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74, № 3. – С. 190–200.
- 37 Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М. : Наука, 1981. – 232 с.
- 38 Сигалов Б. Я. Закрепление золы каменноугольных отвалов многолетними травами // Бот. Журнал. – 1958. – № 3. – С. 56–71.

- 39 Смит С. Э., Рид Д. Дж. Микоризный симбиоз / Пер. с 3-го англ. издания Е. Ю. Ворониной. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 776 с.
- 40 Стрелкова О. С. Микоризы растений тундры и лесотундры на Таймыре // Ботан. журн. – 1956. – Т. 41, № 8. – С. 1161–1168.
- 41 Хамидулина М. В. Особенности роста и развития многолетних растений на плотных золоотвалах // Растения и промышленная среда. – Свердловск, 1964. – С. 134–145.
- 42 Хамидулина М. В. Консервация поверхности золоотвала Южно-Кузбасской ГРЭС // Растительность и промышленные загрязнения. Охрана природы на Урале. – Свердловск, 1970. – С. 132–135.
- 43 Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А., Раков Е. А. Формирование фитоценозов на золоотвалах Нижнетуринской ГРЭС // Проблемы региональной экологии. – 2018. – № 6. – С. 27–29.
- 44 Чибрик Т. С., Лукина Н. В. Микоризообразование травянистых видов Коркинского угольного разреза // Экосистемы. – 2016. – Вып. 5. – С. 60–65.
- 45 Швартау В. В., Гуляев Б. И., Карлова А. Б. Особенности реакции растений на дефицит фосфора // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – № 3. – С. 208–212.
- 46 Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале / А. К. Махнёв, Т. С. Чибрик, М. Р. Трубина, Н. В. Лукина, Н. Э. Гебель, А. А. Терин, Еловигов Ю. И., Н. В. Топорков. – Екатеринбург : УрО РАН, 2002. – 356 с.
- 47 Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т. С. Чибрик, Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2011. – 268 с.
- 48 Adriano D. C., Page A. L., Elsewí A. A., Chadg A. C., Straugan I. Utilization and disposal of fly ash and other coal residues in terrestrial ecosystems: a review // J. Environ. Qual. – 1980. – V. 9, № 3. – P. 333–344.
- 49 Allen M. F. The ecology of mycorrhizae. – Cambridge : Cambridge Univ. Press. 1991. – 184 p.
- 50 Angel R., Conrad R., Dvorsky M., Kopecky M., Kotilinek M., Hiiesalu I., Schweingruber F., Dolezal J. The root-associated microbial community of the World's highest growing vascular plants // Microbial Ecology. – 2016. – V. 72, № 2. – P. 394–406.

- 51 Azcón R., Ruiz-Lozano J. M., Rodríguez R. Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (^{15}N) under increasing N supply to the soil // *Can. J. Bot.* – 2001. – V. 79, № 10. – P. 1175–1180.
- 52 Bielecky R. I. Phosphate pools transport, and availability // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1973. – V. 24. – P. 225–252.
- 53 Brundrett M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // *Plant Soil.* – 2009. – V. 320, № 1–2. – P. 37–77.
- 54 Correa A., Cruz C., Ferrol N. Nitrogen and carbon/nitrogen dynamics in arbuscular mycorrhiza: the great unknown // *Mycorrhiza.* – 2015. – V. 25. – P. 499–515.
- 55 Coruzzi, G., Bush, D. R. Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signaling in plants // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 125. – P. 61–64.
- 56 Craine J. M., Lee W. G., Bond W. J., Williams R. J., Johnson L. C. Environmental constraints on a global relationships among leaf and root traits of grasses // *Ecology.* – 2005. – V. 86, № 1. – P. 12–19.
- 57 Cripps C. L., Eddington L. H. Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, U.S.A., in reference to largescale patterns in arctic-alpine habitats // *Arct., Antarct., Alp. Res.* – 2005. – V. 37, № 2. – P. 177–188.
- 58 Cruz C., Egsgaard H., Trujillo C., Ambus P., Requena N., Martins-Loução M. A., Jakobsen I. Enzymatic evidence for the key role of arginine in nitrogen translocation by arbuscular mycorrhizal fungi // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 144. – P. 782–792.
- 59 Climate-Data.org. Среднеуральск [Электронный ресурс] // URL: <https://ru.climate-data.org/> (дата обращения: 20.04.2020).
- 60 Frank A. B. Neue Mittheilungen über die Mykorrhiza der Bäume u. der *Monotropa hypopitys* // *Ber Dtsch Bot Ges.* – 1885. – V. 3. – P. 23–27.
- 61 Gajić, G., Djurdjević, L., Kostić, O., Jarić, S., Mitrović, M., Stevanović, B., et al. Assessment of the phytoremediation potential and an adaptive response of *Festuca rubra* L. Sown on fly ash deposits: native grass has a pivotal role in ecorestoration management // *Ecol. Eng.* – 2016. – V. 93. – P. 250–261.
- 62 Gajić G., Pavlović P. The role of vascular plants in the phytoremediation of fly ash deposits“, in *Phytoremediation: Methods, Management and Assessment* / Ed. by V. Matichenkov. – New York, NY : Nova Science Publishers, Inc, 2018. – P. 151–236.
- 63 Galloway J. N., Dentener F. J., Capone D. G, Boyer E. W., Howarth R. W., Seitzinger S. P., Asner G. P., Cleveland C. C., Green P. A., Holland E. A., Karl D. M., Michaels

A. F., Porter J. H., Townsend A. R., Vöösmary C. J. Nitrogen cycles: past, present, and future // *Biogeochemistry*. – 2004. – V. 70. – P. 153–226.

64 Gordon W. S., Jackson R. B. Nutrient concentrations in fine roots // *Ecology*. – 2000. – V. 81, №1. – P. 275–280.

65 Govindarajulu M., Pfeffer P. E., Jin H., Abubaker J., Douds D. D., Allen J. W., Bücking H., Lammers P. J., Shachar-Hill Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis // *Nature*. – 2005. – V. 435. – P. 819–823.

66 Harrison M. J. Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2012. – V. 15, № 6. – P. 187–200.

67 Haynes R. J. Reclamation and revegetation of fly ash disposal sites – Challenges and research needs // *J. Environ. Manage.* – 2009. V. 90, № 1. – P. 43–53.

68 Heidrich, C., Feueborn, H. J., Weir, A. Coal combustion products: a global perspective // *Proceedings World of Coal Ash (WOCA) Conference, Lexington, KY, 2013*. – P. 22–25.

69 Hodge A., Fitter A. H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2010. – V. 107, № 31. – P. 13754–13759.

70 Hodge A., Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems // *Plant and Soil*. – 2015. – V. 386, № 1. – P. 1–19.

71 Jackson R. B., Mooney H. A., Schulze E. D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1997. – V. 94, № 14. – P. 7362–7366.

72 Korner C. Coldest places on earth with angiosperm plant life // *Alpine Botany*. – 2011. – V. 121, № 1. – P. 11–22.

73 Kothamasi, D., Kuhad, R. C., Babu C. R. Arbuscular mycorrhizae in Aplant survival strategies // *International Society for Tropical Ecology*. – 2001. – V. 42, № 1. – P. 1–13.

74 Kusano M., Fukushima A., Redestig H., Saito K. 2011. Metabolomic approaches toward understanding nitrogen metabolism in plants // *J. Exp. Bot.* – 2011. – V. 62. – P. 1439–1453.

75 Leigh J., Hodge A., Fitter A. H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material // *New Phytol.* – 2009. – V. 181. – P. 199–207.

76 Maiti S. K. *Ecorestoration of the coalmine degraded lands*. – New Delhi : Springer India, 2013. – V.1 – P. 21–37.

- 77 McNeill A., Unkovich M. The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems // Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems / Ed. by P. Marschner, Z. Rengel (eds.). – Berlin : Springer-Verlag, 2006. – P. 37–64.
- 78 Mitrović M., Pavlović P., Lakusić D., Stevanović B., Djurdjević L., Kostić O., et al. The potential of *Festuca rubra* and *Calamagrostis epigejos* for the revegetation on fly ash deposits // Sci. Tot. Environ. – 2008. – V. 72. – P. 1090–1101.
- 79 Oehl F., Korner C. Multiple mycorrhization at the coldest place known for Angiosperm plant life // Alpine Botany. – 2014. – V. 124, № 2. P. 193–198.
- 80 Pandey V. C. Suitability of *Ricinus communis* L. cultivation for phytoremediation of fly ash disposal sites // Ecological Engineering. – 2013. – V. 57. – P. 336–341.
- 81 Pandey V. C., Singh N. Fast green capping on coal fly ash basins through ecological engineering // Ecological Engineering. – 2014. – V. 73. – P. 671–675.
- 82 Ragothama K. G. Phosphorus acquisition // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – V. 50. – P. 665–693.
- 83 Ragothama K. G. Phosphate transport and signaling // Curr. Opin. Plant Biol. – 2000. – V. 3, № 3. – P. 182–187.
- 84 Read D. J., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // New Phytologist. – 2003. – V. 157, № 3. – P. 475–492.
- 85 Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // Canadian Journal of Botany. – 2004. – V. 82, № 8. – P. 1243–1263.
- 86 Remy W., Taylor T., Hass H., Kerp H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1994. – V. 91. – P. 11841–11843.
- 87 Reynolds H. L., Hartley A. E., Vogelsang K. M., James D., Bever J. D., Schultz P. A. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture // New Phytol. – 2005. – V. 167. – P. 869–880.
- 88 Richardson A., Simpson R. Soil Microorganisms Mediating Phosphorus Availability // Plant Physiology. – 2011. – № 156. – P. 989–99.
- 89 Roumet C., Birouste M., Picon-Cochard C., Ghestem M., Osman N., Vrignon-Brenas S., Cao K.-f., Stokes A. Root structure–function relationships in 74 species : evidence of a root economics spectrum related to carbon economy // New Phytologist. – 2016. – V. 210, № 3. – P. 815–826.

- 90 Shen Y., Gilbert G. S., Li W., Fang M., Lu H., Yu S. Linking Aboveground Traits to Root Traits and Local Environment: Implications of the Plant Economics Spectrum // *Frontiers in plant science*. – 2019. – V. 10. – P. 1412–1412.
- 91 Shi M., Fisher J. B., Brzostek E. R., Phillips R. P. Carbon cost of plant nitrogen acquisition: global carbon cycle impact from an improved plant nitrogen cycle in the Community Land Model // *Global Change Biology*. – 2016. – V. 22, № 3. – P. 1299–1314.
- 92 Smith S. E., Smith F. A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2011. – V. 62. – P. 227–250.
- 93 Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis* – London, UK : Academic Press, 2008. – 800 p.
- 94 Soudzilovskaia N. A., Douma J. C., Akhmetzhanova A. A., van Bodegom P. M., Cornwell W. C., Moens E. G., Treseder K. K., Tibbett M., Wang Y., Johannes H., Cornelissen C. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry // *Global Ecology Biogeography*. – 2015. – V. 24, № 3. – P. 371–382.
- 95 Spatafora J. W., Chang Y, Benny G. L., et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data // *Mycologia*. – 2017. – V. 108, № 5. – P. 1028–46.
- 96 Tanaka Y., Yano K. Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied // *Plant Cell Environ.* – 2005. – V. 28. – P. 1247–1254.
- 97 Theodorou M. E., Flaxton W. C. Metabolic adaptation of plant respiration to nutritional phosphate deprivation // *Plant Physiol.* – 1993. – V. 101. – P. 339–344.
- 98 Tinker P. B., Nye P. H. *Solute Movement in the Rhizosphere*. – Oxford, UK. : Oxford University Press, 2000. – 464 p.
- 99 Van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure // *Ecology*. – 1998. – V. 79, № 6. – P. 2082–2091.
- 100 Vitousek P. M., Farrington H. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory // *Biogeochemistry*. – 1997. – V. 37. – P. 63–75.
- 101 Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. – 2006. – V. 16, № 5. – P. 299–363.
- 102 Whitesid M. D., Treseder K. K., Atsatt P. R. The brighter side of soils: Quantum dots track organic nitrogen through fungi and plants // *Ecology*. – 2009. – V. 90, № 1. – P. 100–108.

103 Whiteside M. D., Digman M. A., Gratton E., Treseder K. K. Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest // *Soil Biology & Biochemistry*. – 2012. – V. 55. – P. 7–13.

104 Wittkuhn R. S., Lamont B. B., He T. Combustion temperatures and nutrient transfers when grasses burn // *Forest Ecology and Management*. – 2017. – V. 399. – P. 179–187.

105 Yao Z. T., Ji X. S., Sarker P. K., Tang J. H., Ge L. Q., Xia M. S., Xi Y. Q. A comprehensive review on the applications of coal fly ash // *Earth Sci. Rev.* – 2015. – V. 141. – P. 105–121.