

ВЕСТНИК

КУРГАНСКОГО

№ 2 (21)

ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА

СЕРИЯ

«ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ»

Выпуск 4

Редакционная коллегия:

д-р хим. наук, проф., заслуженный работник высшей школы **О.И. Бухтояров**,

д-р биол. наук, **О.В. Козлов**,

д-р техн. наук, проф. **Б.С. Воронцов**,

канд. геогр. наук **В.С. Христолюбский**,

канд. хим. наук **О.В. Филистев**,

д-р психол. наук, проф. **Р.В. Овчарова**

Бухтояров О.И.

Козлов О.В.

Воронцов Б.С.

Христолюбский В.С.

Филистев О.В.

Овчарова Р.В.

Бухтояров О.И.

Козлов О.В.

Воронцов Б.С.

Христолюбский В.С.

Филистев О.В.

Овчарова Р.В.

гизированной образовательной деятельности студентов является усвоение экологических знаний, ценностей, приобретение комплекса умений, в том числе умения анализировать, проектировать, прогнозировать состояние окружающей природной среды. При этом под умениями анализировать мы понимаем умение всестороннего рассмотрения состояния окружающей среды, под умениями проектировать – умение разработать экологические проекты, под умениями прогнозировать – умение предвидеть экологическую опасность и предусмотреть ее последствия. Освоенные умения являются базовым содержанием операционально-деятельностного компонента экологической культуры.

Самооценка результатов практикума проявляется в выражении чувств, вызываемых общением с природой, осознании общественного отношения к ней, оценке собственного отношения к познанию природы, удовлетворении результатами выполненной работы. Проявление признаков нравственности в отношениях к природе осуществляется через сопреживание окружающему миру, ощущение личной ответственности за сохранение природных сообществ (в бережном отношении к почвенному покрову, растительности, отказе от сбора букетов, коллекций насекомых, лова земноводных и пресмыкающихся). Стремление принимать активное участие в творческих делах по сохранению и восстановлению нарушенной среды, оценка собственного отношения к деятельности в ней, уровень удовлетворенности разработанными экологическими проектами, стремление организовывать экологические акции, эстетическое восприятие природы отражено в желании показать красоту природы в творческих продуктах деятельности - показателях рефлексии практико-ориентированной экологизированной образовательной деятельности.

Уровень сформированности компонентов экологической культуры студентов нами определяется по следующим критериям: в рамках когнитивного компонента это полнота познания, научность, системность знаний, осознанность; в аксиологическом компоненте: потребности в экодеятельности (их преобладающий характер), мотивы (познавательные, эстетические, гуманистические, гражданские, гигиенические, утилитарные, имеющие экологическую направленность), ценности (нравственно-экологические, обусловленные категориальным императивом). Операционально-деятельностный компонент должен быть наполнен умениями переносить знания экологического характера в плоскость практико-ориентированной экодеятельности, умением анализировать экодеятельность и прогнозировать ее последствия, умением проектировать различные виды экодеятельности. Реализация разработанной нами технологии позволяет повысить уровень сформированности экологической культуры студентов, добиться гармоничного сочетания в ней всех компонентов.

Список литературы

1. Несговорова Н.П., Савельев В.Г. Мотивационно-ценственный компонент в экологической культуре студентов вуза// Омский научный вестник. - 2008. - №3 (78). - С. 143–146.
2. Несговорова Н.П., Савельев В.Г. Формирование когнитивного компонента экологической культуры студентов вуза в процессе практико-ориентированной образовательной деятельности// Вестник Читинского государственного университета. - 2010. - №1 (51). - С.39–44.
3. Несговорова Н.П., Савельев В.Г. Практико-ориентированная образовательная деятельность студентов естественнонаучных специальностей // Идеи и идеалы. - 2011. - №3(9). - Т.2. - С.120–126.
4. Тодорина Д.Л. Модел за практическа подготовка на студентите педагози за работа с надарените деца и подрастващи// Сб.: Моделирование учебно-воспитательного процесса в вузе и школе. Раздел 1. Моделирование учебно-воспитательного процесса в Болгарии. - Елец, 2009. - С. 56-68.

УДК 581.55

Д.В. Веселкин

Институт экологии растений и животных
УрО РАН

ЗАКОНОМЕРНОСТИ УЧАСТИЯ РАСТЕНИЙ РАЗНОГО МИКОТРОФНОГО СТАТУСА В АНТРОПОГЕННО ИНДУЦИРОВАННЫХ СУКЦЕССИЯХ В СТЕПЯХ

Аннотация

Охарактеризовано участие растений разного микотрофного статуса в нескольких антропогенно индуцированных сукцессиях степной зоны. Анализ выполнен на основании совмещения опубликованных данных (1) об особенностях протекания сукцессий и (2) о микотрофности видов растений. В ходе техногенной дигрессии соотношение видов растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, не изменяется. Первые этапы восстановительных сукцессий характеризуются преобладанием немикотрофных (первичные сукцессии) или факультативно микотрофных (вторичные сукцессии) видов растений.

Ключевые слова: сукцессия, дигрессия, восстановление, демутация, травянистые растения, степная зона, микотрофность, арbusкулярная микориза.

D. V. Veselkin
Institute of plant and animal ecology UD RAS
**PATTERNS OF PARTICIPATION OF
PLANT WITH DIFFERENT
MYCOTROPHIC STATUS IN
ANTHROPOGENIC INDUCED
SUCCESIONS IN THE STEPPES**

Annotation

Characterized by the participation of plants of

different mycotrophic status in different anthropogenic induced successions in the steppe zone. The analysis is performed on the basis of combining the published data (1) about the characteristics of successions and (2) on mycotrophic status of the plant species. When the technogenic degradation ratio of plant species in different mycotrophic status, is not affected. The first stages of restoration successions are characterized by a predominance of facultative (primary successions) mycotrophic or non mycotrophic (secondary successions) species.

Keywords: succession, digression, restoration, reestablishment, herbaceous plants, steppe zone, mycotrophy, arbuscular mycorrhiza.

ВВЕДЕНИЕ

Симбиотические взаимодействия растений и мицелий почвенных грибов – одна из важнейших биотических связей в биосфере Земли, во многом обуславливающая структуру, разнообразие, динамику и устойчивость наземных экосистем. Признание важности микориз в жизни растений требует, в частности, изменения некоторых представлений и подходов к исследованию экологии растений и их сообществ [7]. Значительный интерес к изучению симбиотических взаимодействий растений с микоризными грибами в ходе динамики фитоценозов обусловлен тем, что с особенностями микоризных отношений связывают некоторые механизмы сукцессий [17–18, 20, 23–24]. К настоящему времени микоризообразование у растений охарактеризовано преимущественно в первичных эндоэкогенетических сукцессиях – поступланических [12, 15], постледниковых [13, 19], прибрежных [24] и в меньшей степени – во вторичных [21, 23]. Обычно в ходе спонтанного развития фитоценозов теснота и важность микоризных связей возрастают. В то же время безмикоризная или автономная стратегия почвенного питания рассматривается иногда как специализированная адаптация к существованию в экологически неблагоприятных местообитаниях [22], в том числе в позднесукционных фитоценозах [20].

По нашему мнению, представляет несомненный фундаментальный и практический интерес сопоставить закономерности протекания естественных сукцессий с аналогичными закономерностями, проявляющимися при разного рода антропогенно индуцированных сменах растительности, например, при техногенных дигрессиях, при зарастании техногенных субстратов с неблагоприятными физико-химическими свойствами или при целенаправленном ускорении сукцессионных смен. Проблематика исследования микориз в техногенных местообитаниях не нова и в рамках этого направления выполнено немало работ [3–5, 9–10, 14], но мне не известны примеры специального анализа динамики взаимодействия растений с микоризными грибами в ходе динамики растительности в техногенных местообитаниях.

Цель работы состоит в выявлении общих закономерностей участия видов растений разного микотрофного статуса в нескольких антропогенно индуцированных сукцессиях в степных сообществах.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена как совмещение нескольких независимых массивов опубликованных данных. К настоящему времени опубликовано достаточное количество подробных описаний разных сукцессий. Эти описания не только можно, но и оправдано использовать для получения дополнительной информации, исходя из этих описаний отсутствующей. Для характеристики встречаемости растений разного микотрофного статуса в ходе сукцессионных изменений фитоценозов проанализированы описания: 1) дигрессионных и восстановительных сукцессий степной растительности возле Медногорского медно-серного комбината (Оренбургская область), опубликованные И.И. Шиловой и А.И. Лукьянцем [11]; 2) целенаправленной сукцессии восстановления степи методом создания «агростепи» в Башкирском степном Зауралье, описанной М.Р. Абдуллиным и Б.М. Миркиным [1]. В обоих случаях использованы сведения только о присутствии/отсутствии видов в сообществах разной нарушенности, но не сведения об их обилии/покрытии.

Указанным в цитированных работах видам растений давали характеристику микотрофности или микотрофного статуса. Это возможно благодаря усилиям большого круга исследователей, которые изучили на микотрофность большое количество видов растений степной и лесостепной зон Предуралья, Урала, Зауралья и Северного Казахстана. Основные работы, на которые мы опирались при характеристике микотрофного статуса растений в настоящей работе, это [6, 8, 10]. Также использованы зарубежные сводки [16, 25]. Общее количество использованных источников – порядка 40. Для каждого вида стремились использовать максимально возможное количество сведений. Виды растений разделили на немикотрофные («НМ»), не образующие микориз в соответствии со всеми источниками; факультативно микотрофные («ФМ»), образующие микоризы по одним оценкам и не образующие по другим; облигатно микотрофные («М»), формирующие микоризы, как правило, арbusкулярные, в соответствии со всеми источниками.

Для сравнения соотношения видов разной микотрофности использовали критерий χ^2 для таблиц 2×2 с оценкой значимости различий (P) по двустороннему критерию Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе закономерностей сукцессий растительности в окрестностях Медногорского медно-серного комбината [11] для обозначения территорий с разными уровнями загрязнения использованы современные термины: фоновая, буферная и импактная зоны. Помимо полных списков видов данных зон, дополнительно анализировали списки видов: 1) «дымоустойчивых растений, последних в дигрессионном ряду»; 2) «пионерных растений восстановительных демутационных [вторичных] сукцессий»; 3) «пионерных растений восстановительных сингенетических [первичных] сукцессий». Таким образом, материалы статьи [11] позволили с разной степенью детальности проанализировать ход нескольких сукцессий. Первая

– аллогенная регрессивная сукцессия упрощения и разрушения степного фитоценоза под влиянием загрязнения – техногенная дигрессия. Вторая – сукцессия восстановления растительности на нарушенных территориях при сохранении почвенного профиля; это демутация, т.е. автогенная прогрессивная вторичная сукцессия. Третья – автогенная прогрессивная первичная восстановительная сукцессия на участках с полностью разрушенными верхними почвенными горизонтами. В статье [11] из стадий демутационных и первичных восстановительных сукцессий флористически охарактеризованы только первые, но можно считать, что финальными стадиями этих сукцессий должны быть сообщества, близкие к зональным. Всего в статье [11] упомянуты 205 видов растений, из которых микотрофный статус установлен у 169 видов. Из этого числа 17 видов немикотрофны, 35 – факультативно микотрофны, 111 образуют арбускулярные микоризы. Расчеты и рассуждения выполнены для массива из 163 преимущественно травянистых видов с известным микотрофным статусом (древесные растения с эктомикоризами исключены).

В ходе техногенной дигрессии (рис. 1, а) соотношение видов разных групп микотрофности не изменяется. В парциальных флорах всех зон нагрузки преобладают облигатные микотрофы (66–83%). При сопоставлении списков фоновых степей и сообществ дымоустойчивых видов импактной зоны соотношения между разными группами видов также не изменяются.

Первая стадия восстановительной демутационной сукцессии (рис. 1, б) характеризуется отсутствием немикотрофных видов и преобладанием факультативных микотрофов. Различие соотношения «М / остальные виды» между первой стадией демутации и совокупностью видов фоновых степей значимо ($\chi^2=6,38$;

$P=0,0319$). Это означает, что на первых этапах зарастания загрязненных субстратов по типу вторичной сукцессии преимущество имеют факультативные микотрофы. Способность этих видов произрастать в симбиозе с микоризными грибами или без них отражает их в целом низкую специализацию к почвенно-климатическим условиям, коррелирующую со способностью быстро осваивать свободные местообитания.

Первая стадия восстановительной первичной сукцессии на сильно механически нарушенных субстратах характеризуется высоким относительным обилием немикотрофных и факультативно микотрофных видов (рис. 1, в). Другими словами, как и в случае с первой стадией демутации, доля облигатных микотрофов на первых этапах первичной сукцессии по сравнению с заключительными стадиями оказывается пониженной, что подтверждается статистически значимым различием соотношения «М / остальные виды» ($\chi^2=9,72$; $P=0,0037$). В отличие от демутации, в зарастании впервые заселяемого субстрата активно участвуют немикотрофные виды и соотношение «НМ / остальные виды» значимо отличается между пионерными сообществами первичной сукцессии и фоновыми степями ($\chi^2=10,27$; $P=0,0102$).

В статье [1] охарактеризована сукцессия при восстановлении степного фитоценоза в Башкирском степном Зауралье с использованием метода создания «агростепей» по Д.С. Дзыбову. Проанализировали 5-летний хроноклин изменения видового состава фитоценозов в одном из вариантов экспериментальной сукцессии и сведения о составе эталонного участка степи. Всего из 106 зарегистрированных на двух участках видов микотрофный статус установлен у 101 вида, 89% из которых в той или иной степени микотрофны.

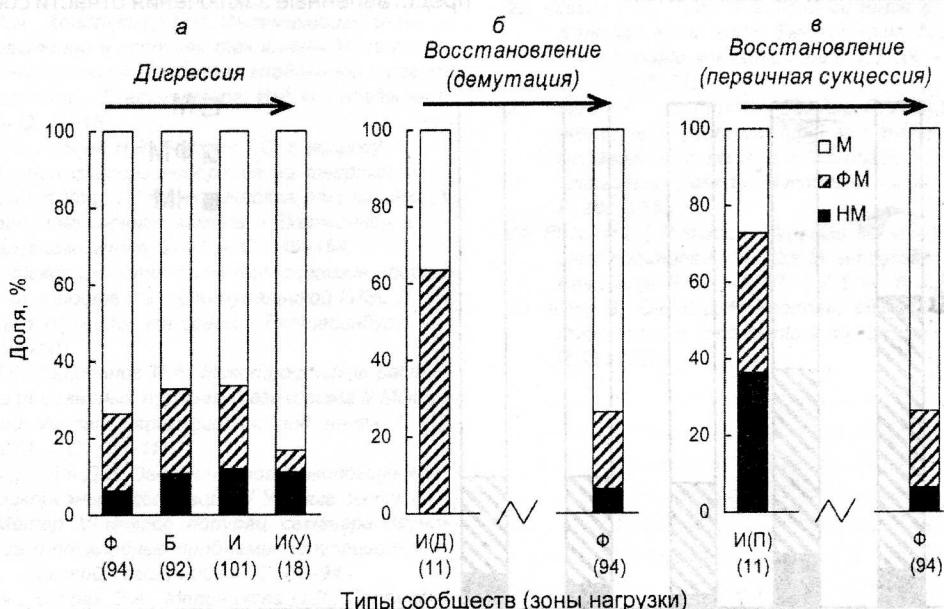


Рис. 1. Изменение доли видов разного микотрофного статуса (здесь и на рис. 2: НМ – немикотрофные, ФМ – факультативно микотрофные, М – микотрофные) в ходе дигрессионной (а), демутационной (б), первичной восстановительной (в) сукцессий в местообитаниях, испытывающих влияние выбросов Медногорского медно-серного комбината. Типы сообществ: Ф – фоновая, Б – буферная, И – импактная зоны; И(У), И(Д), И(П) – сообщества импактной зоны, соответственно, устойчивых растений И(У), пионерных стадий демутационной И(Д) и первичной И(П) сукцессий

рофны. Общее количество видов в ходе сукцессии относительно монотонно возрастает, достигая 69 видов к пятому году, в то время как на эталонном участке зарегистрировано 79 видов.

В первый год формирования в «агростепи» преобладают факультативно микотрофные виды, доля которых составляет 54% (рис. 2). Соотношение «ФМ / остальные виды» значительно снижается от первого года к пятому ($\chi^2=7,08; P=0,0137$) и от первого года сукцессии к эталонному участку ($\chi^2=8,22; P=0,0089$). В ходе зарастания закономерно возрастает доля облигатно микотрофных видов. Доминирование (по количеству видов) переходит к этой группе, начиная со второго года, и к третьему году стабилизируется на уровне 74–75%, что близко к ее представленности на эталонном участке степи – 72%. Соотношение «М / остальные виды» значительно изменяется от первого года к пятому ($\chi^2=6,16; P=0,0216$) и от первого года сукцессии к эталонному участку ($\chi^2=5,47; P=0,0271$). В целом соотношение групп разного микотрофного статуса после второго года сукцессии остается практически неизменным несмотря на то, что наблюдаются увеличение общего количества видов и перестройки в составе групп, т.е. смены видов.

Представленные данные позволяют наметить несколько заслуживающих внимания моментов, общность которых, безусловно, требует дальнейшей проверки.

Во-первых, соотношение видов растений разного микотрофного статуса изменяется в ходе прогрессивных сукцессий, ведущих к развитию и усложнению степных фитоценозов, но остается достаточно константным при регressiveйной техногенной дигрессии. Последнее свидетельствует, что разные стратегии взаимодействия степных растений с микоризными грибами прямо не со пряжены с различием их устойчивости к повышенным концентрациям тяжелых металлов в почвах.

Во-вторых, возможно, что одним из атрибутов прогрессивных сукцессий является возрастание доли облигатно микотрофных видов растений при соответствующем снижении суммарной доли немикотрофных и факультативно микотрофных видов. Это позволяет считать, что общим направлением прогрессивных сукцессий является увеличение тесноты связи растений с микоризными грибами, контролирующими почвенный пул элементов минерального питания растений.

В-третьих, необходима тщательная верификация предположения о различии микотрофных стратегий видов растений, начинающих сукцессии на «стерильном» субстрате, т.е. первичные сукцессии, с одной стороны, и видов, преимущественно участвующих в начальных этапах вторичных сукцессий. Проанализированные данные позволяют предполагать, что на первых этапах первичных сукцессий преимущественно преобладают немикотрофные виды, в то время как на первых этапах вторичных сукцессий – факультативные микотрофы.

Уместно подчеркнуть, что обсуждаемые данные не следует интерпретировать как прямое свидетельство изменения уровня микоризообразования у растений в ходе сукцессий. Обосновано лишь заключение, что при рассмотренных формах динамики степей закономерно изменяется соотношение видов растений, специфически взаимодействующих с микоризными грибами. Описанные сукцессионные изменения в соотношении видов разного микотрофного статуса и сделанные на их основании предположения, безусловно, не являются абсолютно неожиданными. В той или иной степени похожие закономерности или описаны ранее, или прогнозируются на основании накопленной информации о взаимоотношениях с микоризными грибами растений разных таксономических, биоморфологических и экологических групп. В частности, представленные заключения отчасти соответствуют

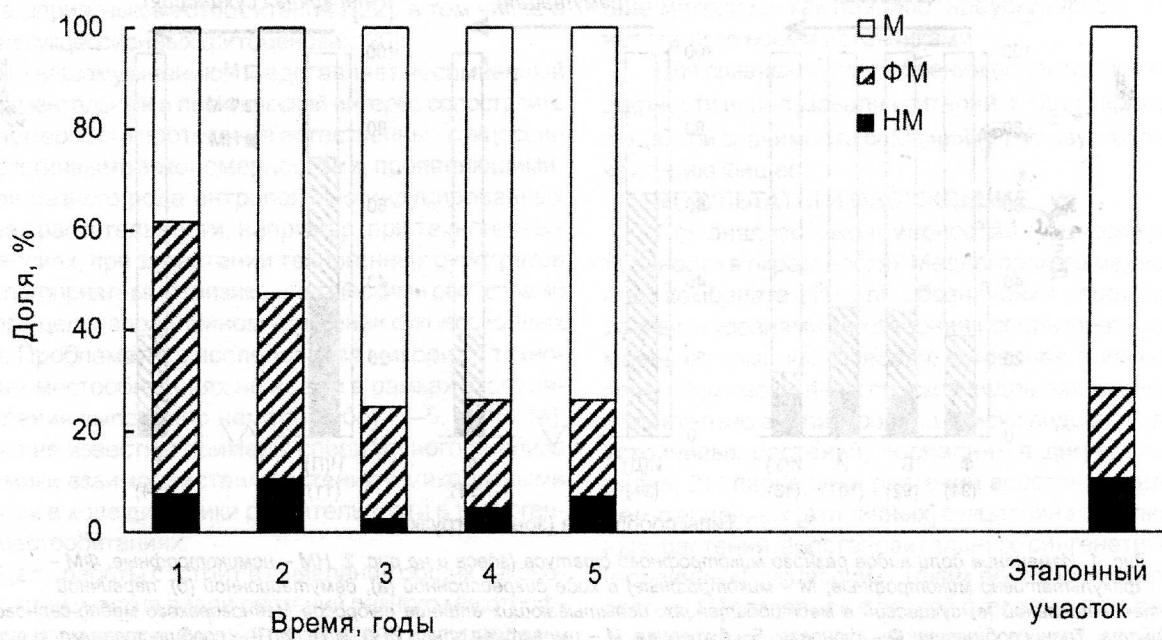


Рис. 2. Изменение доли видов разного микотрофного статуса в ходе вторичной сукцессии формирования «агростепи»

заключению о повышенной встречаемости немикотрофных видов среди видов рудеральной стратегии (по CSR-системе стратегий Грайма—Раменского), а микотрофных — среди видов с конкурентной и смешанными стратегиями [2].

Причины наблюдаемых сукцессионных изменений соотношения видов разной микотрофности можно, по-видимому, обсуждать с нескольких позиций. Преобладание на первых этапах сукцессии немикотрофных и факультативно микотрофных видов и снижение их значения в дальнейшем можно считать прямым следствием конкурентных преимуществ разных групп в отсутствие или присутствие микоризных грибов. Подобная позиция обосновывается в части экспериментальных работ [18–19] и иногда принимается при объяснении механизмов сукцессий в естественных сообществах [23–24]. Однако также возможно, что соотношение видов разной микотрофности определяется разной скоростью их поселения на вновь осваиваемых местообитаниях, т.е. их разной эксплерентностью или реактивностью. В пользу последнего предположения свидетельствуют, например, упоминавшиеся различия тесноты связи с микоризными грибами растений разных стратегий. Очевидно, что аргументированное обсуждение справедливости этих объяснений, во-первых, требует новых, специально спланированных наблюдений или экспериментов и, во-вторых, вполне может привести к компромиссу между двумя точками зрения.

Список литературы

- Абдуллин М.Р., Миркин Б.М. Опыт создания «газростепей» в Башкирском степном Зауралье // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1995. — Т. 100. — № 5. — С. 77–84.
- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. — 2011. — № 3. — С. 176–182.
- Бетехтина А.А., Кондратков П.В. Эндомикоризы сегментальных растений в условиях техногенного загрязнения различных типов // Проблемы глобальной и региональной экологии. — Екатеринбург: Изд-во «Академкинига», 2003. — С. 15–18.
- Глазырина М.А., Лукина Н.В., Чибrik T.C. К вопросу восстановления фиторазнообразия на терриконах угольных шахт Урала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. — Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2007. — С. 149–168.
- Глебова О.В. Микосимбиотрофизм фитоценозов, формирующихся на золоотвалах Южноуральской ГРЭС // Растения и промышленная среда. — Екатеринбург, 1992. — С. 95–101.
- Елеусенова Н.Г., Селиванов И.А. Микотрофность растений во флоре северных пустынь Казахстана // Микориза растений. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 112. — Пермь, 1973. — С. 100–111.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В. Эволюционное и экологическое значение микоризных ассоциаций // Ученые записки НТГСПА. Матер. VI Всерос. популяц. семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». — Нижний Тагил, 2004. — С. 86–94.
- Селиванов И.А., Байрак Э.А., Мельникова С.Л., Саламатова Н.Г. К инвентаризации микотрофных растений лесостепного Зауралья // Уч. зап. Пермского госуниверситета. Т. 114. Биология. — Пермь, 1964. — С. 63–78.
- Чибrik T.C., Нагибина Т.И., Рябкоева Т.Е. О микотрофности растений на отвалах угольных разработок Урала // Растения и промышленная среда. — Свердловск, 1980. — С. 33–79.
- Чибrik T.C., Саламатова Н.А. Микосимбиотрофизм культурфитоценозов Коркинского угольного разреза // Растения и промышленная среда. — Свердловск, 1985. — С. 54–69.
- Шипова И.И., Лукьянец А.И. Сукцессии степной растительности на территориях, подвергнутых аэротехногенному воздействию предприятий цветной металлургии // Растительность в условиях техногенных ландшафтов Урала. — Свердловск: УрО АН СССР, 1989. — С. 56–79.
- Ahulu E.M., Nakata M., Nonaka M. Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizas in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan // Mycorrhiza. — 2005. — V. 15. — № 2. — P. 129–136..
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie C.L., Sharman L.C. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // Ecological Monographs. — 1994. — V. 64. — № 2. — P. 149–175.
- Daft J., Nicolson T.N. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal wastes in Scotland // New Phytol. — 1974. — V. 73. — P. 1129–1138.
- Gemma J.N., Koske R.E. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii // Amer. J. Bot. — 1990. — V. 77. — № 9. — P. 1193–1200.
- Harley J.L., Harley E.L. A check-list of mycorrhiza in the British flora // New Phytol. — 1987. — V. 105 (Suppl.) — P. 1–102.
- Heijden van der M.G.A., Kliironomos J.N., Ursic M. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // Nature. — 1998. — V. 396. — P. 69–72.
- Heijden van der M.G.A., Wiemken A., Sanders I.R. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between cooccurring plant // New Phytol. — 2003. — V. 157. — 13. P. — 569–578.
- Jumpponen A., Trappe J.M., Cazares E. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation // Mycorrhiza. — 2002. — V. 12. — P. 43–49.
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // Trends Ecol. Evol. — 2008. — V. 23. — 12. — P. 95–103.
- Miller R.M. Some occurrences of vesicular–arbuscular mycorrhiza in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert // Can. J. Bot. — 1979. — V. 57. — 16. — P. 619–623.
- Olsson P.A., Tyler G. 2004. Occurrence of non-mycorrhizal plant species in south Swedish rocky habitats is related to exchangeable soil phosphate // J. Ecol. — 2004. — V. 92. — 5. — P. 808–815.
- Pezzani F., Montana C., Guevara R. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert // Mycorrhiza. — 2006. — V. 16. — 4. — P. 285–295.
- Püschel D., Rydlova J., Vosatka M. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks // Basic Appl. Ecol. — 2007. — V. 8. — 16. — P. 510–520.
- Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. — 2006. — V. 16. — P. 299–363.