

ЗА 50 ЛЕТ ЗАРАСТАНИЯ ОТВАЛА ЗОЛЫ СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА ИЗМЕНИЛОСЬ В ЭМБРИОЗЕМЕ, НО НЕ ИЗМЕНИЛОСЬ В РАСТЕНИЯХ

© 2023 г. А. А. Бетехтина^а*, О. А. Некрасова^а, А. П. Учаев^а, П. С. Некрашевич^а, А. В. Малахеева^а, Т. А. Радченко^а, Д. И. Дубровин^а, Т. А. Петрова^а, Д. В. Веселкин^б

^аУральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620083 Екатеринбург, просп. Мира, 19

^бИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: A.A.Betekhtina@urfu.ru

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 17.03.2023 г.

Исследовали изменение содержания азота (N) и фосфора (P) в зольном субстрате и листьях растений в ходе первичной сукцессии зарастания разновозрастных отвалов золы. Работы проведены на молодом (длительность зарастания 5–8 лет) и старом (длительность зарастания 53–56 лет; два участка – с луговой и лесной растительностью) золоотвалах одной тепловой электростанции на Среднем Урале. В формирующейся почве и листьях модельных растений на каждом отвале определили содержание N и P. В молодых почвах установлена предсказуемая и объяснимая сукцессионная динамика N и P: за 53–56 лет содержание N возросло в 2.4–7.1 раза, а содержание P снизилось в 1.1–2.1 раза. В листьях растений содержание N и P на разных этапах зарастания было фактически константным: N – 1.6–2.1%, P – 2.2–2.9 мг/г. В целом установлено, что и в сукцессионно молодых местообитаниях, и в более продвинутых, с формирующейся лесной растительностью на фоне кратного увеличения содержания N в почве содержание N в растениях остается низким. С большой вероятностью на обоих отвалах доступность азота является ограничивающим развитие растений фактором. Об этом свидетельствуют результаты анализа соотношения N/P в листьях и сравнения нашего массива значений N в листьях с глобальными содержаниями N у этих же видов. Таким образом, результаты, полученные в отношении сукцессионной динамики содержания азота и фосфора в почвах и растениях разновозрастных отвалов, оказались неожиданно мало согласованными между собой.

Ключевые слова: первичная сукцессия, золоотвал, зольный субстрат, первичное почвообразование, содержание азота и фосфора в листьях, соотношение N/P, TRY Plant Trait Database

DOI: 10.31857/S0367059723040042, **EDN:** RQCRXX

Азот (N) и фосфор (P) – основные элементы минерального питания растений, доступность которых определяет продуктивность и структуру их сообществ [1, 2]. Содержание элементов в биомассе растения определяется стехиометрическими потребностями растений [3, 4]. Однако в глобальном и региональном масштабах содержание N в листьях положительно связано с доступностью N в почве [5, 6].

Для изучения связи между содержанием N и P в почвах и растениях используют эксперименты с внесением удобрений [7, 8] или наблюдения в разных градиентах: увлажнения [9], опустынивания [10], лесовосстановления [11]. В большинстве природных и экспериментальных ситуаций экстремально низкие содержания N и P в субстратах не моделируются, но чрезвычайно низкие содер-

жания N и P в почвах удается наблюдать при исследовании первичных сукцессий [12]. В ходе первичных сукцессий часто регистрируется накопление органического вещества и N с нулевых или околонулевых отметок при постепенном снижении pH субстрата и доступности P [13–16].

На бедных азотом субстратах его недостаток лимитирует развитие растений [17]. Однако даже при низкой доступности N и высокой доступности P сукцессия может протекать быстро, а N быстро накапливаться микроорганизмами и растениями [18]. Пионерные растения начальных этапов зарастания бедных азотом песчаных дюн, вулканогенных отложений и хвостохранилищ хорошо адаптированы к дефициту N [19, 20] и способны получать его или в результате симбиотиче-

ской азотфиксации, или за счет быстрого поглощения следов N из субстрата [21].

В умеренной зоне по мере продвижения сукцессий N накапливается в почве преимущественно в органической форме, в которой он становится доступным прежде всего для растений с экто- и эрикоидной микоризой [22]. Экосистемы с доминированием растений с такой микоризой также считаются лимитированными азотом [23]. Другими словами, недостаток азота – важный фактор состояния сообществ растений не только на начальных, но и на близких к заключительным стадиях сукцессий. Поэтому сложно судить о степени дефицита N в экосистеме только по его содержанию в почве, и для определения степени доступности N предложено использовать его содержание или соотношение N/P в листьях [24, 25].

Прямые наблюдения раннесукцессионных изменений молодых почв и растительности затруднены в связи с их большой длительностью. Один из методов изучения таких процессов – реконструкция сукцессии по последовательности разновозрастных объектов, из которых удобны отвалы золы. Зола – относительно однородный субстрат, практически не содержащий N, как правило, имеющий щелочную реакцию и разное содержание подвижных форм P [26, 27]. На Среднем Урале два разновозрастных золоотвала Верхнетагильской государственной электростанции – старый, давно сформированный, и молодой, сформированный недавно, – спонтанно заросли растительностью разной сукцессионной продвинуто-сти. Субстрат на этих отвалах, на котором формируется молодая почва, имеет следы N и щелочную реакцию среды. Различия между отвалами наблюдаются по содержанию подвижных фосфатов (P_2O_5), которых в субстрате молодого отвала относительно много (41.0 мг/100 г), а в старом относительно мало (23.5 мг/100 г). По мере увеличения возраста почв на техногенных и вулканогенных субстратах, схожих по свойствам с золой, содержание подвижных фосфатов, как правило, снижается [16, 19].

Нас интересовало, можно ли на основании содержания N и P в растениях сукцессионно молодых местообитаний установить ведущий фактор состояния растений. Цель работы: исследовать содержание азота и фосфора в формирующихся почвах и листьях растений в ходе первичной сукцессии зарастания 5–56-летних отвалов золы. Мы предполагаем, что изменение содержания азота и фосфора в почве по мере сукцессионных изменений соответствующим образом отражается на количестве этих элементов в растениях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район. Работы проведены на Среднем Урале (Россия, Свердловская обл., г. Верхний Тагил) в

пределах Белоярского южно-таежного ботанико-географического округа Свердловской области. Мезорельеф района холмисто-увалистый с преобладанием высот 300–350 м над ур. м. Климат умеренно континентальный с продолжительной (5–6 мес.) холодной зимой и коротким (около 3 мес.) теплым летом. Среднегодовая температура +1.7...+2.4°C, среднегодовое количество осадков 510–580 мм. Район типично лесной, с южно-таежными основными с лиственницей, сосново-еловыми и вторичными березовыми и смешанными лесами.

Местообитания и пробные площади. Работы проведены на двух разновозрастных отвалах золы (золоотвалах) Верхнетагильской государственной районной электростанции. Молодой золоотвал (57°40' с.ш., 59°90' в.д.) состоит из летучей золы бурых углей Экибастузского месторождения (Казахстан) и занимает площадь 358 га. Зарастание разных участков началось в 2014–2017 гг. На момент проведения полевого этапа работы (2020–2021 гг.) зарастание исследованных участков длилось 5–8 лет. Старый золоотвал (57°20' с.ш., 59°56' в.д.) состоит из летучей золы бурых углей Челябинского и Богословского месторождений (Урал, Россия) и занимает площадь 125 га. Зарастание разных участков началось в 1965–1968 гг. Ко времени наших исследований после начала зарастания прошло 53–56 лет и на отвале представлены разные сообщества. На каждом золоотвале существуют рекультивированные и нереккультивированные участки. Для исследования выбраны только нереккультивированные участки, на которых растительность развивалась спонтанно. Размер пробной площади 10 × 10 м в луговых местообитаниях, 20 × 20 м – в лесных.

На молодом золоотвале две пробные площади были расположены по одной на двух участках. Участок I расположен относительно близко к локальному понижению, заполненному водой; это простая растительная группировка однолетних и многолетних растений с преобладанием *Oxybasis glauca*, *Rorippa* sp., *Artemisia vulgaris*, *A. absinthium*, *Epilobium* sp., *Alopecurus aequalis*, *Persicaria maculosa*, *Ranunculus sceleratus*, *Calamagrostis epigejos*, *Tripleurospermum inodorum*, *Puccinellia distans*, *Salix* sp. и др.; среднее проективное покрытие надземных частей растений 0–5%. Участок II расположен относительно дальше от уреза воды, и растительность на нем представлена сложной группировкой многолетних растений: *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Tussilago farfara*, *Trifolium pratense*, *Puccinellia distans*, *Tripleurospermum inodorum*, *Agrostis gigantea*, *Bidens tripartita*, *Rorippa* sp., *Trifolium hybridum*, *Epilobium palustre*, *Juncus* sp. и др.; среднее проективное покрытие надземных частей растений 5–10%.

На старом золоотвале также две пробные площади были расположены по одной на двух участках — луговом и лесном. Луг — разнотравно-злаковое сообщество с доминированием *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Pimpinella saxifraga*, *Silene nutans*, *Achillea millefolium*, *Epilobium angustifolium*, *Erigeron acris*, *Plantago media* — всего 34 вида; среднее проективное покрытие надземных частей растений 50%. Лиственный лес — лесное сообщество с деревьями *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Populus tremula* возрастом 35–40 лет и высотой 8–14 м; в напочвенном покрове всего зарегистрировано 26 видов, из которых доминируют *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Poa pratensis*, *Ranunculus auricomus*, *Trifolium repens*, встречаются *Neottia ovata*, *Platanthera bifolia*; среднее покрытие крон 60–70%; среднее проективное покрытие надземных частей растений травяно-кустарничкового яруса 20–25%. Названия видов растений даны по [28].

Отбор и химический анализ образцов формирующихся почв. На каждой пробной площади в конце июня—начале июля 2020–2021 гг. описаны по 3 почвенных разреза. Образцы для аналитических исследований из верхней толщи золоотвалов отбирали подробно, послойно, с учетом видимых границ формирующихся почвенных горизонтов и подготавливали к анализу общепринятыми методами. Для установления физико-химических характеристик верхнего слоя зольного субстрата толщиной 10 см рассчитывали средневзвешенные значения показателей, учитывающие мощности слагающих этот слой горизонтов. Значения pH определяли с помощью потенциометра Анион 4100; содержание подвижного фосфора (P_2O_5) — по Чирикову спектрофотометрически (с использованием спектрофотометра UV Probe-1650) [29, 30]; содержание общего азота — методом мокрого сжигания по Кьельдалю (с использованием Heating Digestor DK 20 Velp и Distillation Unit UDK 12 Velp) и титриметрическим окончанием.

Отбор и химический анализ образцов растений. На каждой пробной площади в конце июня—начале июля 2020–2021 гг. собрали листья растений, имеющих наибольшее проективное покрытие надземных частей. Для анализа брали все перечисленные выше виды. Зрелые и неповрежденные листья отбирали только от взрослых особей, перед анализом листья не мыли. Из всех образцов каждого вида растения на каждой пробной площади были сформированы 2–3 пробы массой по 10 г листьев в свежем состоянии. Пробы сушили 48 ч при 70°C, затем тонко измельчали. Содержание N в растительном материале определяли в трехкратной повторности тем же методом, что и в образцах золы. Содержание общего фосфора измеряли спектрофотометрически после мокрого сжигания по Кьельдалю. Всего проанализировано 24 вида растений с молодого отвала, 8 — с луго-

вого участка старого отвала, 10 — с лесного участка старого отвала.

Данные из TRY Plant Trait Database. Опубликованные оценки содержания N и P в сухой массе листа получили из глобальной базы данных TRY Plant Trait Database [31]. Запрос формировали на сайте базы данных по искомым признакам (leaf nitrogen (N) content per leaf dry mass, TraitID — 14; leaf phosphorus (P) content per leaf dry mass, TraitID — 15). Оценки для содержания N получили для 31 вида исследованных нами растений (от 1 до 462 измерений у каждого вида), для P — для 18 видов растений (от 1 до 182 измерений у каждого вида). Полученные фрагменты электронных баз данных проверили на наличие ошибок и выбросов. Выбросом считали максимальное или минимальное значение, более чем в 2 раза отличающееся от ближайшего значения параметра. После исключения немногочисленных выбросов рассчитали средние значения признаков для каждого вида растения.

Функциональные группы растений формировали на основании учета способа их почвенного питания: 1) немикоризные; 2) с арбускулярными микоризмами; 3) с азотфиксирующим симбиозом; 4) эктомикоризные; 5) с арбутоидными микоризмами; 6) с микоризмами орхидных. Во многих случаях способ почвенного питания, свойственный виду растения, устанавливали, не проводя эмпирического исследования, на основе сведений из опубликованных сводок [32, 33] и предыдущих наших данных [34, 35]. При вероятности как немикоризного, так и арбускулярно микоризного статуса растения собирали образцы его тонких корней, фиксировали их в 70%-ном этиловом спирте и микроскопически ($\times 200$ – 400) регистрировали гифы, арбускулы и везикулы на давленных препаратах после мацерации в КОН на водяной бане и окрашивания корней анилиновым синим. Решение об отнесении вида к арбускулярно микоризным принимали при нахождении в корнях либо везикул, либо арбускул. При их отсутствии вид в данном исследовании считали немикоризным.

Статистический анализ. При сравнении данных использовали одновыборочный t -критерий, t -критерий для связанных совокупностей, коэффициент корреляции Пирсона, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Единицей наблюдения в статистическом анализе было значение признака у вида на пробной площади ($n = 43$). При некоторых сравнениях использовали дополнительные критерии формирования выборок, и число наблюдений было меньше. Чтобы определить оптимальный способ группировки эмпирических данных, использовали скорректированный информационный критерий Акаике (CAIC). Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007): SE — стан-

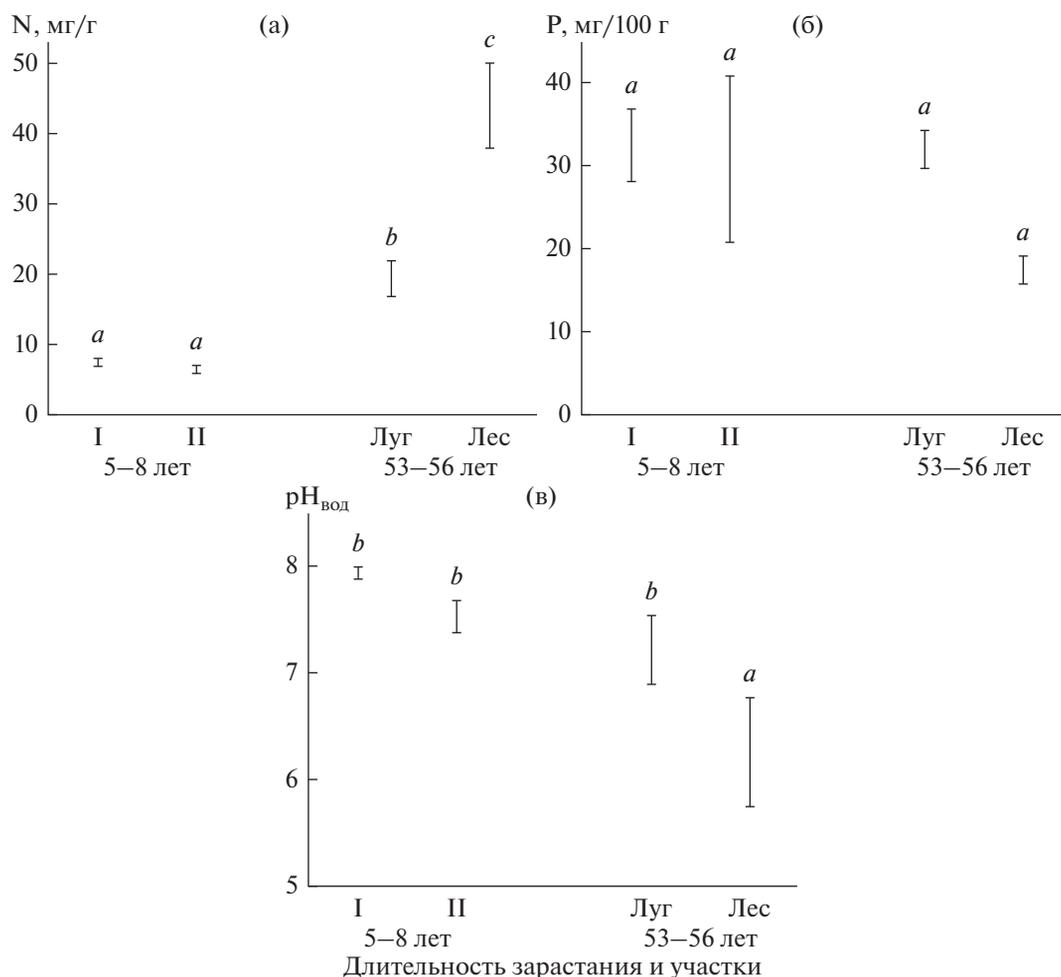


Рис. 1. Содержание N (а), P (б) и pH_{вод} (в) в верхнем 10-см слое почвы на двух отвалах, различающихся длительностью зарастания. На каждом отвале оценки показаны для двух участков, абсолютный размах – для трех значений на каждом участке. Одинаковыми буквенными индексами обозначены гомогенные ($P < 0.05$) по критерию Тьюки совокупности.

дартная ошибка; SD – стандартное отклонение; 95CI – 95%-ный доверительный интервал.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав золы. Самозарастание золоотвалов сопряжено с процессами почвообразования и формированием на поверхности золы молодых почв – эмбриоземов [36, 37]. За 53–56 лет, прошедших после окончания формирования отвала, химические свойства верхних 10 см субстрата заметно изменились: концентрация N в субстрате возросла в 2.4–7.1 раза, а концентрация P снизилась в 1.1–2.1 раза. Значения pH за это время уменьшились на 0.2–2.0 ед. Все изменения статистически значимы. В однофакторном ANOVA с вариантом “участок” (отдельно рассматривали все 4 участка: I и II – на молодом отвале, “луг” и “лес” – на старом) получены следующие оценки значимости: для N – $F_{(3;8)} = 84.57$, $P < 0.0001$; для P – $F_{(3;8)} =$

$= 4.55$, $P = 0.0384$; для pH – $F_{(3;8)} = 16.01$, $P = 0.0010$. При визуальном анализе (рис. 1) изменчивости средних значений химических свойств субстрата и на основании результатов попарных сравнений с помощью критерия Тьюки видно, что на молодом отвале на обоих участках (т.е. на участках I и II) концентрации N и P, а также значения pH были близки. На длительно зарастающем отвале содержание N и pH почвы между участками “луг” и “лес” различались.

Чтобы определить оптимальный способ группировки участков для лучшего объяснения изменчивости химических свойств почвы, использовали критерий SAIC. Сравнили четыре способа группировки участков: 1) два отвала (молодой отвал, т.е. объединение участков I + II, и старый отвал, т.е. объединение участков “луг” + “лес”); 2) 4 группы – все 4 участка отдельно: I, II, “луг”, “лес”; 3) 3 группы – молодой отвал (I + II), отдельно участки “луг” и “лес”; 4) 2 группы – группа “безлесные

Таблица 1. Значения критерия *САИС* для разных способов группировки участков при объяснении изменчивости химических свойств почвы на двух отвалах

Способ группировки участков	Концентрация N	Концентрация P	pH
1) 2 отвала: (I + II) – (“луг” + “лес”)	98.15	91.86	25.24
2) 4 группы: I – II – “луг” – “лес”	78.75	93.29	22.04
3) 3 группы: (I + II) – “луг” – “лес”	73.91	88.26	20.40
4) 2 группы: (I + II + “луг”) – “лес”	85.87	83.07	20.32

местообитания” (I + II + “луг”), отдельно участок “лес”. Наименьшие значения *САИС* наблюдались для двух последних способов группировки (табл. 1). Из двух оптимальных вариантов группировки выбрали способ, при котором растения, росшие на двух участках молодого отвала, рассматривали как одну совокупность, а растения с лугового и лесного участков на старом отвале – как разные совокупности. Такое подразделение трактовали как подразделение на этапы сукцессии зарастания отвала: на молодом отвале представлен ранний этап сукцессии – растительные группировки; на старом – относительно менее сукцессионно продвинутое луговое сообщество и относительно более сукцессионно продвинутое лесное.

Содержание N и P в растениях: сопоставление собственных и опубликованных данных. Так как некоторые виды растений были изучены более чем на одном отвале, общее число сопоставляемых пар оценок составило 33. Абсолютные размахи содержания N, установленные нами и извлеченные из TRY Plant Trait Database, близки, но не совпадали полностью. Коэффициент корреляции между двумя массивами оценок составил $r = 0.68$, $P < 0.0001$. Абсолютный размах в массиве наших из-

мерений составил 0.6–3.4%, в опубликованном – 1.4–4.7% (рис. 2а). В среднем на изученных отвалах содержание N в листьях было на 0.6% меньше, чем в TRY Plant Trait Database ($t = 5.65$; $dF = 32$; $P < 0.0001$; t -критерий использовали для связанных совокупностей). Установленные нами и опубликованные данные о содержании N совпадали только в узкой области низких концентраций. Большая часть наблюдавшихся значений содержания N была значимо ниже оценок, опубликованных для этих видов растений.

Общее число сопоставляемых пар оценок для P составило 25, коэффициент корреляции между массивами $r = 0.64$, $P = 0.0006$ (рис. 2б). Абсолютные размахи содержания P, установленных нами (1.0–4.3 мг/г) и извлеченных из TRY Plant Trait Database (1.1–3.5 мг/г), фактически совпадали. Средние содержания P в двух массивах также не различались ($t = 1.31$; $dF = 24$; $P = 0.2022$). Установленные нами и опубликованные значения совпадали во всем диапазоне наблюдавшихся уровней P.

Содержание N и P в листьях растений в зависимости от этапа сукцессии. Различия средних значений содержания N и P в листьях растений на

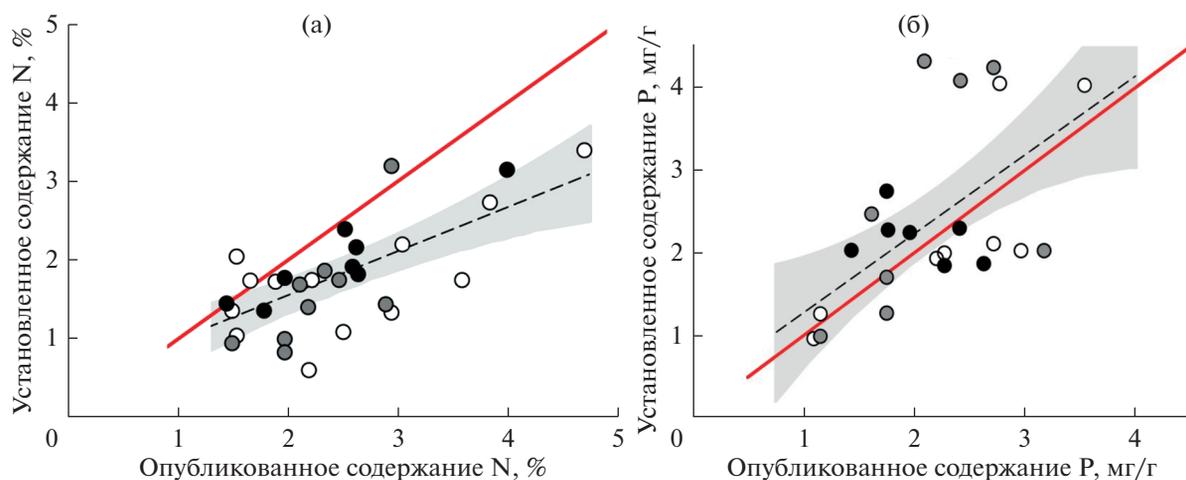


Рис. 2. Зависимость между опубликованными (TRY Plant Trait Database) и наблюдавшимися в нашей работе содержаниями N (а; $n = 33$) и P (б; $n = 25$) в листьях растений; незалитые точки – растения с молодого отвала, серые – с луга, черные – из леса. Красная сплошная линия – прямая с наклоном +1, черная штриховая линия – аппроксимация эмпирической зависимости, для которой серой заливкой показана область 95%-ного доверительного интервала.

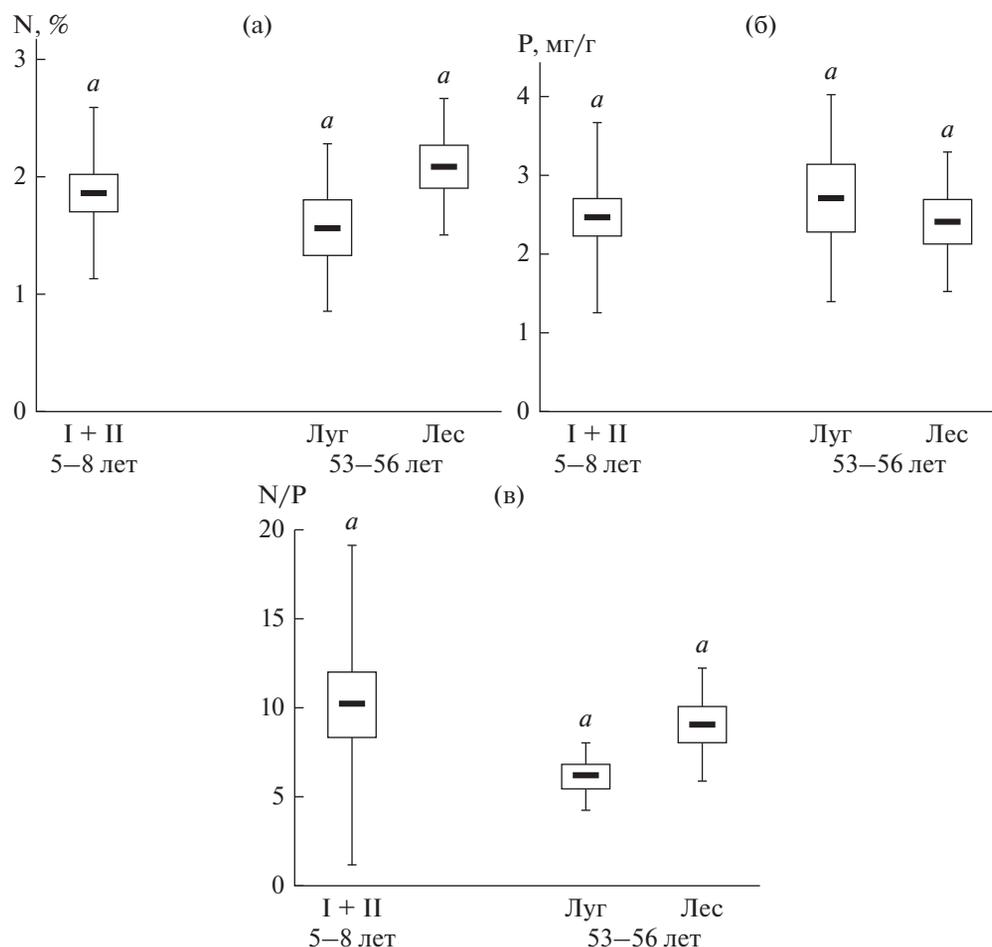


Рис. 3. Содержание азота (а), фосфора (б) и соотношение N/P (в) в листьях растений на молодом отвале и двух участках длительно зарастающего отвала. Центральная тенденция – среднее; “ящик” – \pm SE; линии – \pm SD. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные ($P < 0.05$) по критерию Тьюки совокупности.

разных этапах зарастания отвалов установить не удалось. Диапазон варьирования содержания N во всех пробах составил 1.6–2.5% (95CI; рис. 3а): на молодом отвале – 1.6–2.1%, на луговом участке старого отвала – 1.0–2.1%, на лесном участке – 1.7–2.5% (в однофакторном ANOVA $F_{(2;40)} = 1.41$, $P = 0.2570$). Диапазон варьирования содержания P во всех пробах составил 1.7–3.1 мг/г (95CI; рис. 3б): на молодом отвале – 2.0–3.0 мг/г, на луговом участке старого отвала – 1.7–3.7 мг/г, на лесном – 1.8–3.1 мг/г (в однофакторном ANOVA $F_{(2;40)} = 0.19$, $P = 0.8279$).

Известно, что содержание азота специфично у растений разных функциональных групп [38]. Поэтому мы проверили, не различалось ли содержание N и P в зависимости от этапа зарастания золы в какой-либо относительно гомогенной группе растений. Для этого выбрали многочисленную и представленную во всех местообитаниях группу видов с арбускулярными микоризами. Всего проанализировали 26 таких растений. В зависимо-

сти от этапа сукцессии они также не различались по содержанию N ($F_{(2;23)} = 0.14$, $P = 0.8672$) и P ($F_{(2;23)} = 0.14$, $P = 0.8685$). Содержание составило (95CI): N – 1.3–1.9%, P – 2.1–3.0 мг/г.

Содержание N и P в растениях разных функциональных групп. При анализе особенностей элементного состава листьев растений разных функциональных групп приуроченность к местообитаниям не учитывали. Растения различались по содержанию N ($F_{(5;37)} = 4.81$, $P = 0.0017$), но не различались по содержанию P ($F_{(5;37)} = 0.88$, $P = 0.5043$). Наименьшее содержание N было у растений с арбускулярными (0.8–2.0%; 95CI) и арбускулярными (1.3–1.9%) микоризами, наибольшее – у бобовых растений с азотфиксирующим симбиозом (2.6–3.3%). Немикоризные растения и растения с эктомикоризами занимали промежуточное положение.

Соотношение N/P. Между концентрациями N и P в листьях отмечена положительная связь, описываемая коэффициентом корреляции $r = 0.45$, $P = 0.0022$. Соотношение N/P варьировало в диапа-

зоне 7–11 (95СІ для 43 измерений) и не изменялось в зависимости от этапа сукцессии (рис. 3в; $F_{(2;40)} = 1.05$, $P = 0.3591$). Также соотношение N/P не изменялось у растений разных функциональных групп ($F_{(5;37)} = 1.38$, $P = 0.2548$). Только у бобовых это соотношение составило 12–23 (95СІ), а у всех остальных растений 6–10. Таким образом, в листьях бобовых для наблюдающегося уровня содержания P относительно много N.

С помощью одновыборочного *t*-критерия сравнили средние значения N/P в листьях растений на разных этапах зарастания отвала с константами 14 и 10 [24, 25]. Средние значения N/P в листьях ниже константы 14 во всех изученных сообществах на уровнях значимости $P = 0.0001$ – 0.0489 , а ниже константы 10 (на уровне значимости $P = 0.0003$) только в луговом сообществе старого отвала.

ОБСУЖДЕНИЕ

На начальных этапах зарастания зольный субстрат характеризовался низким содержанием N, высоким – подвижных фосфатов и щелочными условиями. При этом зафиксированное нами содержание N в формирующейся почве 5–8-летнего отвала оказалось выше, чем ранее опубликованные оценки содержания N в золе в момент начала почвообразования [26]. Это может объясняться накоплением N в почве вследствие жизнедеятельности азотфиксирующих организмов.

Установленное направление сукцессионной трансформации химических свойств субстрата за 53–56 лет в целом ожидаемо: кратный рост содержания N, снижение pH и содержания P. Эти преобразования соответствуют универсальной модели почвообразования [39]. Выраженность изменений свойств субстрата сопряжена не с абсолютным временем, прошедшим с момента формирования биотопа, а с уровнем сукцессионной продвинутости формирующегося на золоотвале сообщества. Под лесом трансформация зольного субстрата выражена сильнее, чем под лугом.

Увеличение содержания N под лесом можно связать с интенсивным накоплением органического вещества в подстилке и корнеобитаемом слое вследствие большого объема листового и корневого опада. Например, считается, что *Populus tremula*, доля которой в древостое лесного участка составляет 30%, оказывает на почвы улучшающее влияние, хотя экспериментальные свидетельства и подтверждают [40], и не подтверждают [41] этот тезис. Тонкие корни лесных растений по сравнению с корнями растений, растущих на лугах, обогащены N [42, 43]. Опад тонких корней может представлять важный путь накопления стабильного органического вещества почвы и азота в нем [44, 45]. Также в лесных почвах может

быть низкой скорость минерализации N [46, 47], что может приводить к его накоплению.

Снижение содержания подвижных фосфатов в эмбриоземах в ходе первичных сукцессий отмечается как на техногенных субстратах [48], так в поствулканогенных почвах [49, 50]. Как правило, уменьшение содержания подвижных фосфатов связывают с подкислением почв, переходом P в органические соединения, химическим связыванием с Al и Fe в кислых и Ca и Mg в щелочных условиях [50, 51]. Также ожидаемо и объяснимо подкисление почвы в ходе сукцессии, так как при разложении растительного опада образуются органические кислоты [52, 53]. Подкисление субстрата может быть связано и с формированием системы гумусовых кислот [54].

Средние количества N в листьях в отличие от почвы не зависели от сукцессионного этапа развития сообществ. Следовательно, в отношении азота наше основное предположение не подтвердилось, поскольку его содержание в листьях не было связано с уровнем N в почвах. В сравнениях иного масштаба показано [5, 6], что содержание N в листьях положительно связано с доступностью N в почве. В градиенте экологического масштаба на примере зарастания песчаных дюн достоверного возрастания уровня N в листьях при его увеличении в почве не показано [20]. Близость концентраций N в листьях растений разновозрастных отвалов можно объяснить по-разному. У растений начальных этапов сукцессии, вероятно, существуют какие-то приспособления для быстрого поглощения N, поступающего из осадков от свободноживущих [21, 55] или симбиотических азотфиксаторов. Например, в нашем случае большинство бобовых были выражены приурочены к сообществам молодого отвала: на нем бобовые составляли 23% от общего числа видов по сравнению с 4% видов от общего числа видов на поздних этапах зарастания. Отсутствие обогащения N растений при его накоплении в почве под лесом обусловлено, вероятно, возрастанием напряженности конкуренции между растениями или накоплением N в органической форме, в которой он доступен преимущественно для растений со специализированными эрикоидной и эктомикоризой [22].

Содержание P в растениях также было не связано с его уровнем в почвах. Это можно объяснить тем, что на изученных золоотвалах P не является ограничивающим фактором и, несмотря на снижение содержания в почве по ходу сукцессии, его достаточно для роста растений. Об этом же свидетельствует совпадение наших оценок с оценками из глобальной базы TRY Plant Trait Database.

Критерием доступности N и P в почве является соотношение N/P в растениях [24, 25]. Обзор 40

исследований по внесению удобрений показал, что соотношение $N/P > 16$ указывает на ограничение развития растительных сообществ доступностью фосфора, а соотношение $N/P < 14$ – на ограничение доступностью азота [24]. В работе [25] соответствующими порогами рекомендовано считать $N/P > 20$ и $N/P < 10$. При ориентире на константу $N/P = 14$ все изученные сообщества лимитированы низкой доступностью азота. При константе $N/P = 10$ только сообщество луга лимитировано N. Мы склонны считать, что ограничение доступностью азота наблюдается на всех изученных участках.

Растения с разными способами почвенного питания имеют доступ к разным источникам N и P [46], что может влиять на содержание и соотношение этих элементов. Как правило, виды с азотфиксирующим симбиозом имеют высокое содержание N в листьях [56] и корнях [43], а растения с экто- и эрикоидной микоризой обычно содержат меньше N в сравнении с растениями с арбускулярной микоризой [38]. Наши данные подтверждают эти закономерности только частично – только в отношении N и N/P у бобовых с ризобийным симбиозом. В настоящей работе с помощью привлечения сведений о способах почвенного питания растений не удалось улучшить понимание закономерностей аккумуляции N и P в листьях на разновозрастных отвалах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные в отношении сукцессионной динамики содержания азота и фосфора в зольном субстрате и растениях разновозрастных отвалов, оказались неожиданно мало согласованными между собой. В формирующихся почвах установлена предсказуемая и объяснимая сукцессионная динамика N и P. В растениях содержания N и P на разных этапах зарастания фактически константны, хотя видовой состав и структура сообществ за 50 лет сильно изменились. И в сукцессионно молодых местообитаниях, и в более продвинутых, с формирующейся лесной растительностью на фоне кратного увеличения содержания N в почве в растениях оно остается низким. Можно утверждать, что доступность азота – это фактор, ограничивающий развитие растений и их сообществ, что подтверждают результаты анализа значений соотношения N/P в листьях и сравнения нашего массива значений N в листьях с глобальным средним содержанием N у этих же видов. В целом результаты свидетельствуют об актуальности специального анализа экологических и физиологических механизмов перераспределения азота между видами растений и компонентами биомассы в сообществах, в частности механизмов, с помощью которых обеспечивается снабжение азотом раннесукцессионных расте-

ний. По-видимому, раннесукцессионные виды способны накапливать азот в листьях за счет разнообразных механизмов, один из наиболее вероятных – быстрое поглощение азота от свободноживущих азотфиксаторов, активная деятельность которых обеспечивается корневыми выделениями растений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках Программы развития Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина в соответствии с программой стратегического академического лидерства “Приоритет-2030”; геоботанические исследования и анализ растений проводились в рамках государственного задания (тема № FEUZ-2023-0023).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Elser J.J., Bracken M.E.S., Cleland E.E.* et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems // *Ecol Lett.* 2007. V. 10. № 12. P. 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
2. *Bui E.N., Henderson B.L.* C : N : P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors // *Plant and Soil.* 2013. V. 373. P. 553–568. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1823-9>
3. *Chapin F.S. III, Vitousek P.M., Van Cleve K.* The nature of nutrient limitation in plant communities // *American Naturalist.* 1986. V. 127. P. 48–58.
4. *Aerts R., Chapin F.S.* The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns // *Adv. Ecol. Res.* 2000. V. 30. P. 1–67. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60016-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60016-1)
5. *Wang G.* Leaf trait co-variation, response and effect in a chronosequence // *J. Vegetation Sci.* 2007. V. 18. № 4. P. 563–570. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02570.x>
6. *He M., Dijkstra F.A., Zhang K.* Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability // *Scientific Reports.* 2014. V. 4. P. 1–7.
7. *Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C.* et al. Biomass production, N : P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // *J. Vegetation Sci.* 2005. V. 16. P. 399–406. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02379.x>
8. *von Oheimb G., Power S.A., Falk K.* et al. N : P Ratio and the nature of nutrient limitation in *Calluna*-dominated heathlands // *Ecosystems.* 2010. V. 13. P. 317–327. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9320-y>
9. *Liu B., Han F., Ning P.* et al. Root traits and soil nutrient and carbon availability drive soil microbial diversity and composition in a northern temperate forest // *Plant and Soil.* 2022. V. 479. P. 281–299. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05516-z>

10. *Ning Z., Zhao X., Yulin L.* et al. Plant community C : N : P stoichiometry is mediated by soil nutrients and plant functional groups during grassland desertification // *Ecol Eng.* 2021. V. 162. № 1. P. 106–179. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106179>
11. *Yan T., Lu X.-T., Zhu J.-J.* et al. Changes in nitrogen and phosphorus cycling suggest a transition to phosphorus limitation with the stand development of larch plantations // *Plant and Soil.* 2018. V. 422. P. 385–396. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3473-9>
12. *Peltzer D.A., Wardle D.A., Allison V.J.* et al. Understanding ecosystem retrogression // *Ecol. Monogr.* 2010. V. 80. № 4. P. 509–529. <https://doi.org/10.1890/09-1552.1>
13. *Махонина Г.И.* Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 355 с.
14. *Vitousek P.M.* Nutrient cycling and limitation: Hawaii as a model system. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 2004. 232 p.
15. *Laliberte E., Turner B. L., Costes T.* et al. Experimental assessment of nutrient limitation along a 2-million year dune chronosequence in the south-western Australia biodiversity hotspot // *J. Ecol.* 2012. V. 100. P. 631–642. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01962.x>
16. *Coomes D.A., Bentley W.A., Tanentzap A.J.* et al. Soil drainage and phosphorus depletion contribute to retrogressive succession along a New Zealand chronosequence // *Plant Soil.* 2013. V. 367. P. 77–91. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1649-5>
17. *Olde Venterink H., Gusewell S.* Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation // *Funct Ecol.* 2010. V. 24. P. 877–886. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01692.x>
18. *Darcy J.L., Schmidt S.K., Knelman J.E.* Phosphorus, not nitrogen, limits plants and microbial primary producers following glacial retreat // *Science Advances.* 2018. V. 4. № 5. P. 1–7. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaq0942>
19. *Satti P., Mazzarino M.J., Roselli L.* Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina // *Geoderma.* 2007. V. 139. P. 229–240.
20. *Hayes P.E., Turner B.L., Lambers H.* et al. Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence // *J. Ecol.* 2014. V. 102. P. 396–410. <https://doi.org/10.13140/2.1.5050.4968>
21. *Zhong H., Zhou J., Wong W.-S.* et al. Exceptional nitrogen-resorption efficiency enables *Maireana* species (Chenopodiaceae) to function as pioneers at a mine-restoration site // *Sci. Tot. Environ.* 2021. V. 779. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146420>
22. *Read D.J., Perez-Moreno J.* Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? // *New Phytol.* 2003. V. 157. P. 475–492. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>
23. *Dickie I.A., Martinez-Garcia Laura B., Koele N.* et al. Mycorrhizal and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development // *Plant Soil.* 2013. V. 367. P. 11–39. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1609-0>
24. *Koerselman W., Meuleman A.F.M.* The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation // *J. Appl Ecol.* 1996. V. 33. № 6. P. 1441–1450. <http://www.jstor.org/stable/2404783>
25. *Güsewell S.* N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New Phytol.* 2004. V. 164. P. 243–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>
26. *Пасынкова М.В.* Зола как субстрат для выращивания растений // *Растения и промышленная среда.* Свердловск: УрГУ, 1974. С. 29–44.
27. *Gajic G., Djurdjevic L., Kostic O.* et al. Ecological potential of plants for phytoremediation and ecorestoration of Fly Ash Deposits and Mine Wastes // *Fron. Environ.* 2018. V. 6. 124 p. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00124>
28. The Plant List [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 21.11.2022).
29. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 478 с.
30. Теория и практика химического анализа почв. Под ред. Воробьева Л.А. Новосибирск: Изд-во “ГЕОС”, 2006. 400 с.
31. *Kattge J., Boenisch G., Diaz S.* et al. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access // *Global Change Biology.* 2020. № 26. P. 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
32. *Wang B., Qiu Y.L.* Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza.* 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.
33. *Akhmetzhanova, A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G.* et al. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // *Ecology.* 2012. V. 93. № 3. P. 689–690. <https://doi.org/10.1890/11-1749.1>
34. *Бетехтина А.А., Веселкин Д.В.* Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // *Экология.* 2011. № 3. С. 176–183. [*Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals // *Russ. J. Ecol.* 2011. V. 42. № 3. P. 192–198.] <https://doi.org/10.1134/S1067413611030040>
35. *Betekhtina A.A., Veselkin D.V.* Mycorrhizal and non-mycorrhizal dicotyledonous herbaceous plants differ in root anatomy: evidence from the Middle Urals, Russia. // *Symbiosis.* 2019. V. 77. № 2. P. 133–140. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0571-2>
36. *Гаджиев И.М., Курачев В.М.* Генетические и экологические аспекты исследования и классификация почв техногенных ландшафтов // *Экология и рекультивация техногенных ландшафтов.* Новосибирск: Наука, 1992. С. 6–15.
37. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. // International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria, 2022. 234 p.

38. *Cornelissen J.H.C., Aerts R., Cerabolini B.* et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // *Oecologia*. 2001. V. 129. № 4. P. 611–619.
39. *Walker T.W., Syers J.K.* The fate of phosphorus during pedogenesis // *Geoderma*. 1976. V. 15. P. 1–19.
40. *Назарюк В.М., Калимуллина Ф.Р.* Роль природных экосистем в восстановлении плодородия выпаханых почв Западной Сибири // *Проблемы агрохимии и экологии*. 2017. № 1. С. 43–50.
41. *Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С.* и др. Воздействие осинового плантация с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент // *Математическая биология и биоинформатика*. 2015. Т. 10. № 2. С. 398–415. [*Komarov A., Chertov O., Bykhovets S.S.* et al. Effects of the Aspen Short-Rotation Plantation on the C and N biological cycles in Boreal Forests: The Model Experiment // *Math. Biol. Bioinform.* 2015. V. 10. № 2. P. 398–415.] <https://doi.org/10.17537/2015.10.398>
42. *Бетехтина А.А., Некрасова О.А., Дергачева М.И.* и др. Разложение корней луговых и лесных растений в зольном субстрате отвалов электростанций: лабораторный эксперимент // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2020. № 3. С. 318–324. [*Betekhtina A.A., Nekrasova O.A., Dergacheva M.I.* et al. Decomposition of meadow and forest plant roots in the Ash substrate of power plant dumps: a laboratory experiment // *Biology Bulletin*. 2020. V. 47. № 3. P. 299–305.] <https://doi.org/10.1134/S1062359020010033>
43. *Бетехтина А.А., Ганем А., Некрасова О.А.* и др. Факторы содержания углерода и азота в тонких корнях растений Среднего Урала // *Экология*. 2021. № 2. С. 83–92. [*Betekhtina A.A., Ganem A., Nekrasova O.A.* et al. Factors of carbon and nitrogen contents in the fine roots of plants in the Middle Urals // *Rus. J. Ecol.* 2021. V. 52. № 2. P. 99–108.] <https://doi.org/10.1134/S106741362102003X>
44. *Ghafoor A., Poeplau C., Kätterer T.* Fate of straw- and root- derived carbon in a Swedish agricultural soil // *Biol. Fertility Soils*. 2017. V. 53. № 2. P. 257–267. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1168-7>
45. *Poirier V., Roumet C., Munson A.D.* The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes // *Soil Biol. Biochem.* 2018. V. 120. P. 246–259. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
46. *Макаров М.И.* Роль микоризообразования в трансформации соединений азота в почве и азотном питании растений (обзор) // *Почвоведение*. 2019. № 2. С. 220–233. [*Makarov M.I.* The role of mycorrhiza in transformation of nitrogen compounds in soil and nitrogen nutrition of plants: a review // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52. № 2. P. 193–205.] <https://doi.org/10.1134/S1064229319100077>
47. *Макаров М.И., Лавренов Н.Г., Онипченко В.Г.* Азотное питание растений альпийской лишайниковой пустоши в условиях обогащения почвы элементами минерального питания // *Экология*. 2020. № 2. С. 83–89. [*Makarov M.I., Lavrenov N.G., Onipchenko V.G.* Nitrogen nutrition of plants in an Alpine lichen heath under the conditions of soil enrichment with biogenic elements // *Russ. J. Ecol.* 2020. V. 51. № 2. P. 99–106.] <https://doi.org/10.1134/S1067413620020083>
48. *Cross A.T., Lambers H.* Young calcareous soil chronosequences as a model for ecological restoration on alkaline mine tailings // *Sci. Tot. Environ.* 2017. V. 607–608. P. 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.005>
49. *Crews T.E., Kitayama K., Fownes J.H.* et al. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii // *Ecology*. 1995. V. 76. P. 1407–1424. <https://doi.org/10.2307/1938144>
50. *Satti P., Mazzarino M. J., Roselli L.* et al. Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina // *Geoderma*. 2007. V. 139. № 1–2. P. 229–240. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.02.005>
51. *Макаров М.И.* Фосфор органического вещества почв : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2004. 49 с.
52. *Kraus T.E., Dahlgren R.A., Zasoski R.J.* Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // *Plant and Soil*. 2003. V. 256. № 1. P. 41–66. <https://doi.org/10.1023/A:1026206511084>
53. *Mallik A.U.* Conifer regeneration problems in boreal and temperate forest with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone change // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2003. V. 22. P. 341–366.
54. *Дергачева М.И.* Система гумусовых веществ почв. Новосибирск: Наука, 1989. 110 с.
55. *Brady N.C., Well R.R.* Elementos da natureza e propriedades dos solos. 3 ed. Porto Alegre: Bookman, 2013. 686 p.
56. *Vergutz L., Manzoni S., Porporato A.* et al. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants // *Ecological Monographs*. 2012. V. 82. P. 205–220.