

УДК 581.52:582.998.4+504.73.05

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОДУВАНЧИКА И СПЕЦИФИКА НАКОПЛЕНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

© 1998 г. В. С. Безель, Т. В. Жуйкова, В. Н. Позолотина

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 25.02.1998 г.

Изучены уровни накопления Pb, Cd, Cu и Zn двумя формами одуванчика *Taraxacum dahlstedtii* Lindb.fil и *T. pectinatiforme* Lindb.fil. Показано, что первый вид (более многочисленный) в условиях низкого загрязнения почв накапливает токсиканты в меньшем количестве, чем второй. При высоких уровнях загрязнения наблюдали обратный эффект. Установлены пороговые уровни содержания тяжелых металлов в почвах, при которых нарушается корневой барьер. Коэффициенты перехода Pb и Cd в надземные органы в наиболее загрязненной зоне выше у *T. pectinatiforme*, а на фоновых участках у *T. dahlstedtii*. Растения последнего в импактной зоне прочно удерживают токсиканты в корнях, обеспечивая защиту вегетативных и генеративных органов. Для биофильных элементов достоверной разницы между видами по коэффициентам перехода в надземную массу не установлено.

В условиях химического загрязнения природной среды ряд видов растений проявляет повышенную устойчивость по отношению к влиянию токсических факторов. Адаптационные процессы протекают на всех уровнях организации живого – от цитогенетического до экосистемного. Важнейшими механизмами являются изменения популяционной структуры вида, в результате которых большее представительство в популяции приобретают особи, обладающие наибольшей резистентностью к действию конкретного токсического фактора (Алексеева-Попова, 1990; Безель и др., 1994; Mc Neilly, 1968; Wu *et al.*, 1968). Подобная перестройка может быть обусловлена рядом популяционных механизмов, к числу которых прежде всего следует отнести различные уровни корневого поступления токсических веществ.

С этих позиций нами рассмотрены ценопопуляции одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l., произрастающие на участках, в различной степени загрязненных тяжелыми металлами. Особенностью этого вида является наличие нескольких хорошо идентифицируемых морфологических форм. На исследованных участках произрастают *T. dahlstedtii* Lindb.fil. и *T. pectinatiforme* Lindb.fil. Можно ожидать, что при повышенных концентрациях токсикантов в почвах содержание тяжелых металлов у них будет различным.

Целью работы являлось изучение уровней накопления свинца, цинка, меди и кадмия разными видами одуванчика в зависимости от содержания токсикантов в почвах и установление связи внутривидовой структуры популяции с особенностями накопления тяжелых металлов растениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в течение 1995–1997 гг. в районе крупного промышленного центра (г. Нижний Тагил, Свердловская область). На различном удалении от основного источника азрогенных выбросов (Нижнетагильский металлургический комбинат) было заложено семь пробных площадей, в разной степени подверженных химическому загрязнению. Участки площадью около 1200 м² каждый располагались на значительном удалении (не менее 100 м) от крупных транспортных магистралей, чтобы избежать влияния выхлопных газов автотранспорта.

Объектом исследования были ценопопуляции одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.). Это многолетний стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой вегетативных побегов (Ермакова, 1990). Вид полиморфный. Единого взгляда на его структуру и систематическое положение у специалистов нет. В его пределах различают большое количество форм, иногда называемых подвидами, биотипами или выделенных рядом авторов в ранге видов (Nilsson, 1947; “Определитель...”, 1994). Апомиктический тип размножения позволяет им существовать в одном и том же месте. Мы придерживаемся понимания вида в широком смысле слова, считая выделенные разновидности формами одного сложного вида (Вавилов, 1931), сохранив однако предложенные “видовые” названия. На исследованных участках произрастают *T. dahlstedtii* и *T. pectinatiforme*, которые в генеративном состоянии четко различаются по рассеченности листовой пластинки: у первой формы боковые доли листа дельтовидные, а у второй они сильно рассечены и из широкого основания переходят

Таблица 1. Общая характеристика почв изучаемых участков

Участок	Содержание металлов в почвах, мкг/г				Суммарная токсическая нагрузка, отн. ед.
	Cu	Zn	Pb	Cd	
Покровка	12.26 ± 1.80	19.35 ± 3.46	7.94 ± 2.33	0.047 ± 0.042	1.0
НТМК	39.91 ± 5.11	119.02 ± 19.77	18.98 ± 6.08	0.14 ± 0.10	3.65
Сухоложский	31.73 ± 5.22	115.13 ± 27.75	23.96 ± 4.98	0.22 ± 0.04	4.03
К. Камень	92.17 ± 21.37	153.67 ± 29.02	37.84 ± 4.41	0.28 ± 0.17	6.46
Окунево	80.41 ± 15.92	118.11 ± 30.95	40.49 ± 9.08	0.53 ± 0.23	7.09
Бондино	151.45 ± 30.05	152.70 ± 17.52	49.60 ± 14.38	0.35 ± 0.05	8.38
Рудник	113.23 ± 44.81	901.66 ± 109.73	193.85 ± 180.34	2.65 ± 1.10	33.0

в длинный придаток. В ювенильном и сенильном состоянии различить формы очень сложно.

На всех участках тип почв среднеподзолистый (средний суглинок), рН варьирует в нейтральной и щелочной области – 6.6 до 8.4. В этих условиях наблюдаются слабая растворимость и низкая подвижность катионов. Различия почвенных условий можно считать незначительными. Геоботанические условия на площадках сходны. Отбор проб проводили в июне в период массового цветения и наибольшей биологической продуктивности растений, когда формы наиболее четко отличаются друг от друга. На каждом участке было заложено по три трансекты шириной 1 м и расстоянием между ними 5 м. Случайным методом на пробных площадках, включающих три трансекты, определяли принадлежность к форме у 150 растений в первый год и у 300 – во второй. Растения метили, из них отбирали по 10 образцов растительного материала каждой формы и почвы в непосредственной близости от корневой системы растений.

Для определения содержания тяжелых металлов пробы почвы взяты из горизонта А1 (глубина до 10 см). Подготовка почвенных образцов включала их высушивание до воздушно-сухого веса, растирание и последующее озоление 5%-ной азотной кислотой в течение 24 ч. Подобная экстракция кислоторастворимых форм металлов позволяет выделить их подвижные фракции, максимально доступные корневому всасыванию (Алексеев, 1987). Растительный материал после тщательного отмывания и доведения до воздушно-сухого веса подвергали озолению 70%-ной азотной кислотой в течение 80 ч и подогреву до температуры кипения. Содержание цинка, меди, свинца и кадмия в образцах почвы и растений определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе Perkin Elmer.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среди изученных нами поллютантов медь и цинк в малых концентрациях являются жизненно важными элементами для организмов. Они входят в состав ферментов, регулирующих процессы

окисления и фотосинтеза и влияющих на метаболизм углеводов и белков (Алексеев, 1987; Барсукова и др., 1995). Свинец и кадмий являются характерными фитотоксикантами, проявляющими признаки токсичности даже при низком содержании их в растениях (Удрис, 1981). Связь между уровнем накопления последних корневыми системами и загрязненностью почв подчеркивали многие авторы (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Алексеев, 1987). На изученных нами площадках средние концентрации подвижных форм металлов изменялись в следующих пределах (мкг/г): по цинку – от 19 до 901; по меди – от 12 до 113; по свинцу – 8 до 193; по кадмию – от 0.05 до 2.65 (табл. 1). Уровни загрязненности участков характеризуются высокой вариабельностью, что свидетельствует о пространственной неоднородности поверхностного загрязнения почв. Учитывая это, мы оперировали содержанием металлов в почвах в непосредственной близости к корневым системам растений, что позволило избежать влияния возможной пространственной неравномерности загрязнения почвенно-растительного покрова в рамках отдельных, выделяемых нами участков. Градиент общего химического загрязнения почв может быть выражен через суммарную токсическую нагрузку:

$$C_{\Sigma} = (1/n) \sum_{i=1}^n C_i / C_{\text{фон}}$$

где C – концентрация металла в почвах на каждом участке, $C_{\text{фон}}$ – концентрация соответствующего элемента на фоновом участке ("Покровка").

Таблица 2. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между содержанием металлов в корнях двух форм одуванчика и их концентрацией в почвах

Формы	Cu	Zn	Pb	Cd
<i>T. dahlstedtii</i> (n = 78)	0.26*	0.65***	0.49***	0.51***
<i>T. pectinatiforme</i> (n = 54)	0.29*	0.55***	0.26*	0.11

Примечание: * – $P < 0.025$, *** – $P < 0.001$.

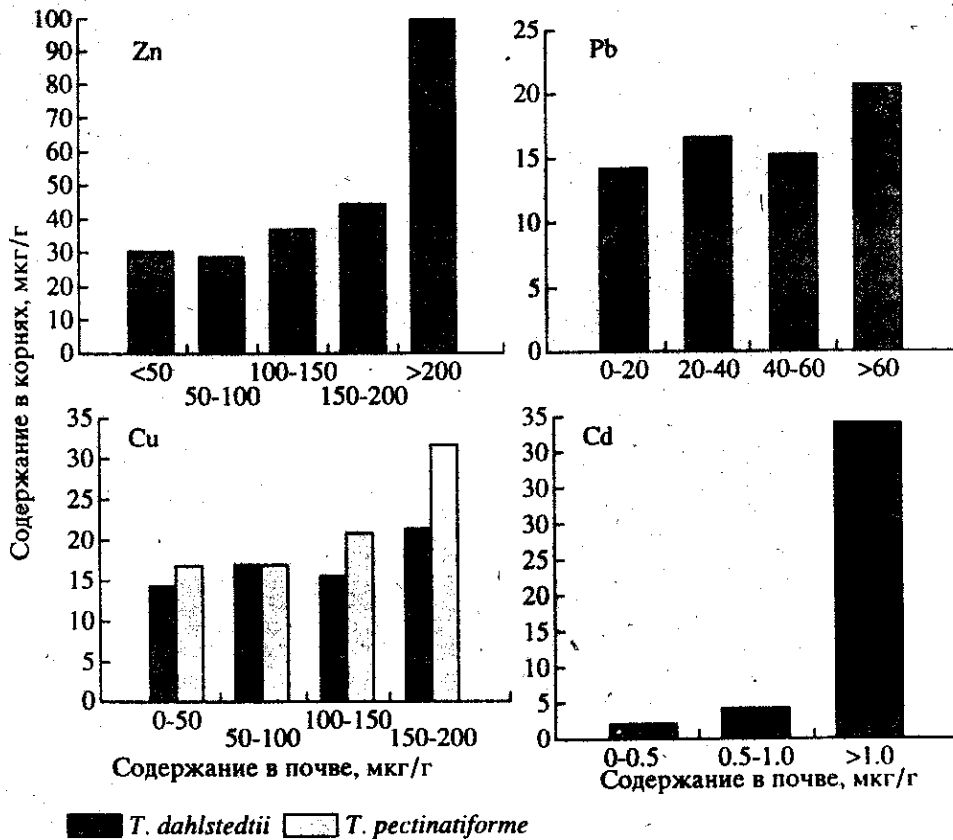


Рис. 1. Зависимость концентраций тяжелых металлов в корнях одуванчика от содержания соответствующих загрязнителей в почве.

Из табл. 1 следует, что уровень общей токсической нагрузки на рассмотренных нами участках изменялся более чем в 30 раз. Средние содержания тяжелых металлов в корнях исследуемых форм при различных концентрациях загрязнителей в почве приведены на рис. 1. При анализе свя-

зи между накоплением металлов корневыми системами и уровнем загрязненности почв рассмотрен массив данных, полученных на всех площадках. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, вычисленные для оценки этой связи, во всех случаях статистически значимы (табл. 2). Характер

Таблица 3. Результаты регрессионного анализа зависимости содержания в корнях *T. dahlstedtii* (1) и *T. pectinatiforme* (2) тяжелых металлов ($C_{корн}$) от их концентрации в почвах ($C_{почв}$) и значение коэффициента корреляции (R): $C_{корн} = a + b \times C_{почв}$

Элемент	$a \pm s_a$	$b \pm s_b$	$R \pm s_r$
Медь			
1	12.29 ± 1.28	$0.039 \pm 0.013^*$	$0.31 \pm 0.11^{**}$
2	14.38 ± 2.09	0.060 ± 0.025	$0.32 \pm 0.13^*$
Цинк			
1	29.96 ± 3.05	$0.061 \pm 0.005^{**}$	$0.81 \pm 0.07^{***}$
2	43.00 ± 4.19	0.023 ± 0.011	$0.27 \pm 0.13^{***}$
Свинец			
1	1.88 ± 0.19	$0.015 \pm 0.002^{**}$	0.71 ± 0.08
2	2.31 ± 0.32	0.003 ± 0.004	0.11 ± 0.13
Кадмий			
1	0.047 ± 0.023	$0.353 \pm 0.019^{***}$	$0.90 \pm 0.097^{***}$
2	0.025 ± 0.029	0.227 ± 0.031	$0.7 \pm 0.050^{***}$

Примечание: * - $P < 0.05$; ** - $P < 0.01$; *** - $P < 0.001$.

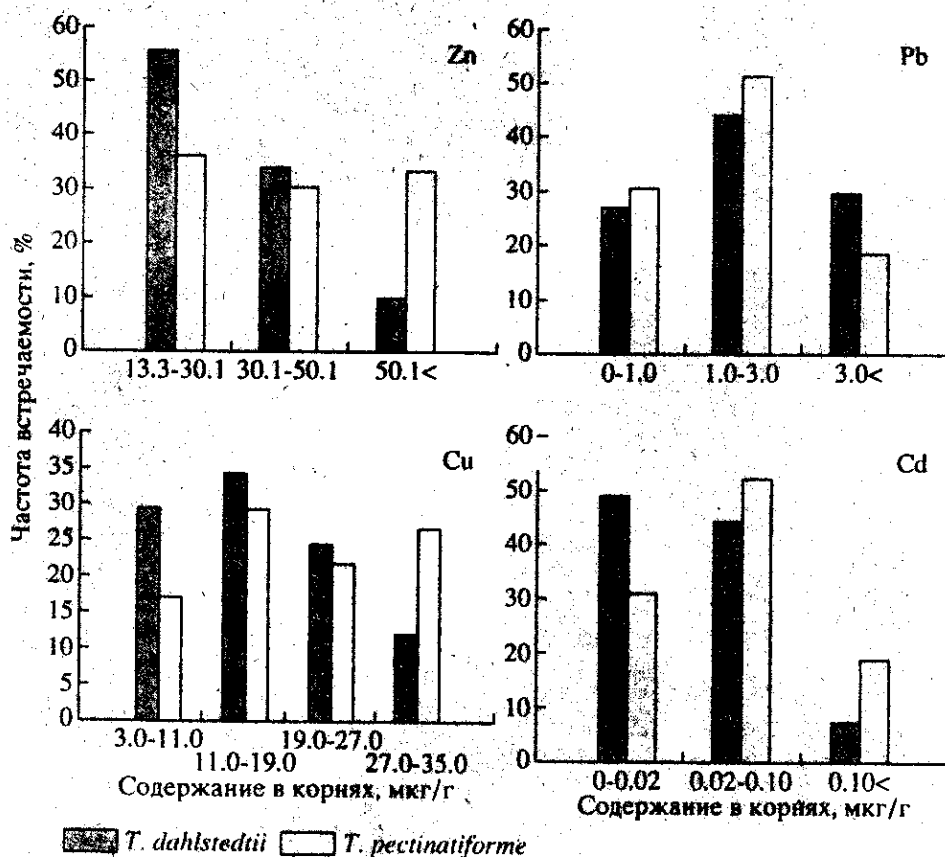


Рис. 2. Частота встречаемости растений с различными уровнями металлов в корнях.

зависимости $C_{\text{корн}} = f(C_{\text{почв}})$ рассмотрен в рамках линейной регрессии (табл. 3). Следует отметить, что во всех вариантах коэффициенты корреляции статистически значимы. Исключение составляет *T. pectinatiforme*, накопление свинца которым слабо зависит от его содержания в почвах.

Отметим также, что наклон линии регрессии у растений *T. dahlstedtii* при корневом накоплении кадмия, цинка, свинца достоверно выше, чем у *T. pectinatiforme*. Обратная зависимость наблюдается только при накоплении растениями меди. Результаты анализа статистических распределений концентраций изученных металлов в равных по объему выборках корней растений со всех участков представлены на рис. 2. Доля корней с максимальными содержаниями меди и цинка у *T. pectinatiforme* выше, и наоборот, выборки корней *T. dahlstedtii* более представлены растениями с низким содержанием этих элементов. Аналогичная картина отмечена при накоплении кадмия в корнях *T. dahlstedtii* и *T. pectinatiforme*. Обратная зависимость показана для свинца.

Имея в виду возможное влияние химического загрязнения на структуру этих ценопопуляций (долю в них различных форм), следует говорить о возможной специфичной реакции корневых сис-

тем на возрастающую концентрацию металлов в почвах. Сравнение наклона линий регрессии для двух форм показывает, что во всех вариантах различия эти статистически значимы.

В области высоких концентраций наиболее резко на увеличение содержания в почвах свинца, кадмия, цинка реагирует корневая система *T. dahlstedtii*. Соответствующий угол наклона для этих элементов в 1.5–3.0 раза больше, чем у *T. pectinatiforme*. Максимальная реакция у обеих форм обнаружена на повышение концентрации кадмия. Обратный характер накопления отмечен при загрязнении почв медью – регрессионная зависимость *T. pectinatiforme* имеет наклон почти в два раза больший.

Одинаковый характер накопления в корнях типичных фитотоксикантов (кадмий и свинец), а также физиологически необходимого растениям цинка и обратная зависимость для меди кажутся неожиданными. Однако если учесть, что в градиенте токсической нагрузки концентрация цинка возрастает почти в 50 раз (см. табл. 1), то при таких высоких уровнях загрязнения этот физиологически необходимый растениям элемент выступает в качестве токсиканта. Концентрации меди,

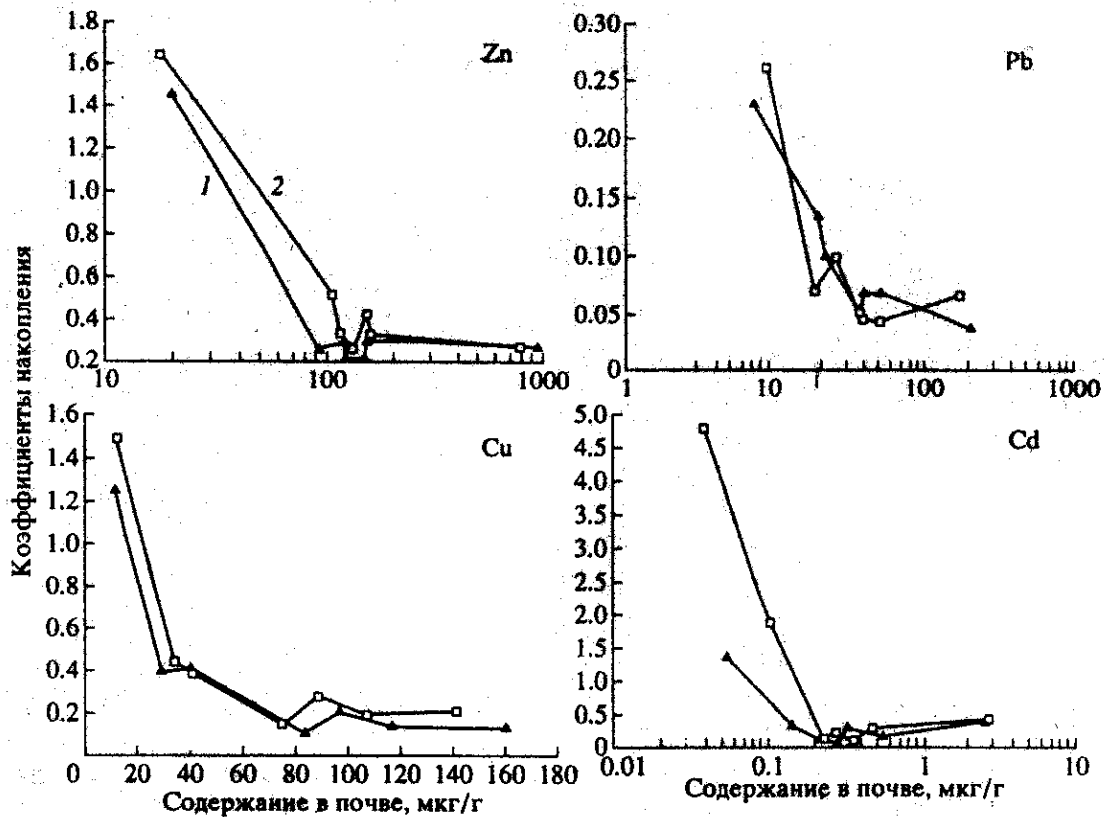


Рис. 3. Коэффициенты накопления металлов *T. dahlsstedii* (1) и *T. pectinatiforme* (2) в зависимости от их содержания в почвах.

также необходимой растениям, на тех же участках изменяются не более чем в 9 раз.

Растения обладают несколькими эндогенными механизмами защиты от токсикантов: селективное поглощение ионов, пониженная проницаемость мембран, полное или частичное отделение флоэмного тока от ксилемного и др. Многие авторы особое значение придают корневым системам (корневой барьер), которые способны задерживать тяжелые металлы в большом количестве. Первым препятствием на пути проникновения металлов в корень по апопласту служит эндодерма, состоящая из пропускных клеток и клеток, содержащих водонепроницаемый материал – суберин, которые регулируют поступление микроэлементов с током воды в центр корня. Одним из проявлений токсического действия избытка тяжелых металлов является нарушение этого барьера. В результате токсиканты проникают в систему симпласта, где значительная часть их прочно фиксируется за счет образования слаборастворимых органических соединений. Это ведет к повышению концентрации в корнях, но препятствует их передвижению в другие части растений (Ильин и др., 1980; Барсукова и др., 1995).

Для характеристики процессов накопления химических элементов растениями предложен по-

казатель – коэффициент накопления, равный отношению содержания элемента в корнях к таковому в почвах ($KH = C_{\text{корн}}/C_{\text{почв}}$). Принято считать, что подобный коэффициент накопления отражает корневое поступление элементов из почвы. В рамках рассматриваемой нами линейной регрессии в этом случае $KH = a/C_{\text{почв}} + b$, где “a” и “b” – параметры регрессионной зависимости (см. табл. 3). Это значит, что в диапазоне низких концентраций металлов в почвах по мере их возрастания коэффициент накопления уменьшается, т.е. все меньшая доля содержащегося в почвах токсиканта переходит в корневые системы. Последнее свидетельствует о наличии некоторого корневого барьера, ограничивающего свободное поступление металлов в растения (Ильин и др., 1980).

С другой стороны, при $a/C_{\text{почв}} < b$, т.е. при достаточно высоких концентрациях металлов, КН стабилизируется. В этом случае барьерная функция нарушается, и любое повышение концентрации металлов в почвах ведет к пропорциональному накоплению их корнями растений. Естественно предположить, что такое нарушение барьерной функции может зависеть от роли конкретного элемента и его концентрации в почвах. Для всех изученных металлов при низких концентрациях элементов в почвах отмечено снижение

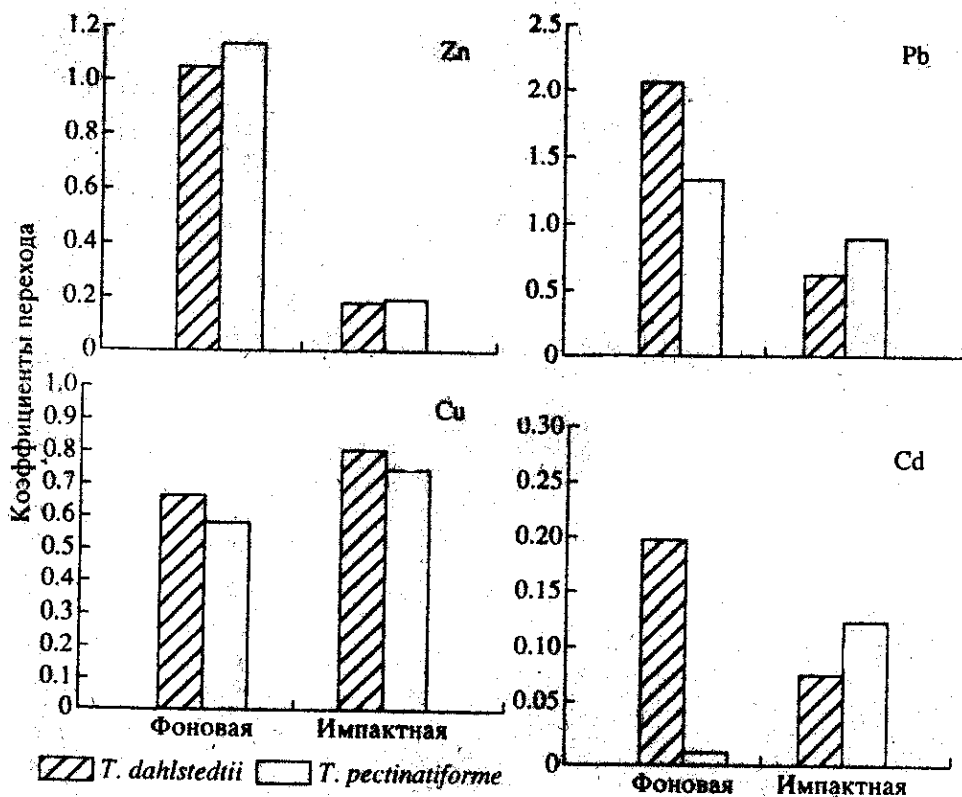


Рис. 4. Коэффициенты перехода металлов из корней в надземную часть для растений фоновой и импактной зон.

коэффициентов накопления, что свидетельствует о наличии корневого барьера (рис. 3). Когда концентрации тяжелых металлов в почвах достигают критических пороговых уровней, корневой барьер нарушается, и токсиканты активно накапливаются в корнях. Пороговые концентрации металлов в почвах, по нашим оценкам, составили, мкг/г: для свинца – 70, кадмия – 0.3, меди – 40, цинка – 100. В литературе приводятся отличающиеся значения пороговых концентраций (Ковда и др., 1979), что естественно, поскольку отдельные виды обладают разными защитными механизмами и условия накопления металлов у них также различаются.

Сравнение процессов накопления тяжелых металлов у двух форм одуванчика показало существенную разницу между ними. Основываясь на закономерностях накопления тяжелых металлов корневыми системами, можно ожидать, что *T. pectinatiforme*, накапливающая в корнях меньшие количества поллютантов, т.е. более адаптированная по этому показателю к токсической нагрузке, должна быть представлена большим количеством экземпляров на участках, максимально загрязненных металлами.

В изученных нами выборках доля *T. dahlstedtii* на всех участках составляла от 80 до 90%, *T. pectinatiforme* был представлен меньшим количеством

экземпляров. Примененный нами метод множественных сравнений Шеффе (*S*-метод) (Гласс, Стэнли, 1976) позволил оценить достоверность различий доли форм в выборках растений на всех участках. Установлено ($P < 0.01$), что доля *T. pectinatiforme* на наиболее загрязненном участке "Рудник" (суммарная нагрузка 33 отн. ед.) достоверно ниже, чем на остальных участках, где такая нагрузка не превышает 8.5 отн. ед. Доля этой формы одуванчика снижается с 16 до 10%. Отметим, что в пределах каждого участка обе формы растений произрастают в равных условиях загрязнения почв.

Таким образом, вопреки повышенному накоплению металлов в корнях, *T. dahlstedtii* в этой ситуации больше приспособлена и, следовательно, представлена большим количеством экземпляров.

Повышенная адаптированность *T. dahlstedtii* связана, вероятно, с иными механизмами популяционной устойчивости. Одним из них является способность этой формы прочно удерживать в корнях тяжелые металлы, препятствуя их поступлению в другие органы. Данные по коэффициентам перехода (отношение концентраций металлов в листьях к таковым в корнях) свидетельствуют о том, что существенной разницы по накоплению биофильных элементов (цинк и медь) в листьях между формами не обнаружено

(рис. 4). Однако типичные токсиканты (свинец и кадмий) в наиболее загрязненных зонах поступают в листья *T. dahlstedtii* в меньшем количестве, чем у *T. pectinatiforme*. Обратный эффект отмечен при низких уровнях загрязнения почв. Корневой барьер *T. dahlstedtii* обеспечивает более надежную защиту растений при поступлении токсикантов в центральную часть корня и в процессе их распределения по органам.

Таким образом, способность *T. dahlstedtii* прочно удерживать накопленные в корневой системе тяжелые металлы обеспечивает достаточную защиту надземных органов (вегетативной и генеративной сферы), что обуславливает ее большую представительность в популяциях, особенно на загрязненных участках.

ВЫВОДЫ

1. Анализ уровней накопления тяжелых металлов корневыми системами одуванчика показал, что в условиях низкого загрязнения почв одна из форм, именно *Taraxacum dahlstedtii*, накапливает токсиканты в меньшем количестве, чем *T. pectinatiforme*. При высоких уровнях загрязнения картина обратная.

2. Установлены пороговые уровни содержания металлов в почвах, при которых у одуванчика нарушается корневой барьер, ограничивающий накопление тяжелых металлов тканями растений. Пороговые уровни составили, мкг/г: для свинца – 70, для кадмия – 0,3, для меди – 40, для цинка – 100. Накопление элементов в корнях в случае превышения пороговых концентраций пропорционально их содержанию в почвах.

3. Показано, что коэффициенты перехода фитотоксикантов (свинец и кадмия) из корней в надземные органы в наиболее загрязненной зоне выше у *T. pectinatiforme*, а на менее загрязненных участках – у *T. dahlstedtii*, что свидетельствует о более эффективной защите у последней. Для биофильных элементов (цинк и медь) достоверных различий между формами по коэффициентам перехода не установлено.

4. Изучение внутривидовой структуры ценопопуляций *Taraxacum officinale* показало преобладание на всех участках *T. dahlstedtii*. С увеличением загрязнения ее доля возрастает, что, вероятно,

обусловлено особенностями корневого поступления тяжелых металлов и их распределением по органам растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.
- Алексеева-Попова Н. В. Внутривидовая дифференциация дикорастущих видов под влиянием избытка тяжелых металлов в среде // Тр. Биохимической лаборатории. М., 1990. Вып. 21. С. 62–71.
- Барсукова В. С., Гамзикова О. И., Децин Ван. Реакция пшеницы на присутствие кадмия // Сиб. экологич. журн. 1995. № 6. С. 515–521.
- Безель В. С., Большаков В. Н., Воробейчик Е. Л. Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 80 с.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Гласс Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии // М.: Прогресс, 1976. 495 с.
- Ермакова И. М. Одуванчик лекарственный. Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области. Под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова. М., 1990. Т. 8. С. 210–269.
- Ильин В. Б., Степанова М. Д., Гармаш Г. А. Некоторые аспекты загрязнения среды тяжелыми металлами в системе почва–растение // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 3. 1980. № 15. С. 89–94.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Ковда В. А., Золотарева Б. Н., Скрипниченко И. И. О биологической реакции растений на тяжелые металлы в среде // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247. № 3. С. 766–768.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. С. 451–454.
- Удрис В. Г., Нейланд Я. А. Биологическая роль цинка. Рига.: Зинатне, 1981. 174 с.
- Mc Heily T. Evolution in closely adjacent plant populations. 3. *Agrostis tenuis* on a small copper mine // Heredity. 1968. V. 23. P. 99–108.
- Nilsson H. Totale Invertierung der mikrotypen eines minimiareals von *Taraxacum officinale* // Hereditas. 1947. V. 33. № 1–2.
- Wu L., Bradshaw A. D., Thurman S. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants /3/ The rapid evolution of copper tolerance in *Agrostis stolonifera* // Heredity. 1968. V. 34. P. 165–187.