

УДК 581.52:504.53.054–034

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ РАСТЕНИЙ В ГРАДИЕНТЕ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

© 2002 г. Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, В. Н. Позолотина, О. А. Северюхина

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 05.03.2002 г.

Исследованы репродуктивные возможности *Taraxacum officinale* s.l. (две морфологические формы *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.) в условиях химического загрязнения среды в различные по погодным условиям годы. Показано, что в градиенте токсической нагрузки у растений возрастает число генеративных побегов, что ведет к увеличению общего количества семян, а также массы выполненных семян. Определена относительная энергетическая ценность семян по запасу пластического вещества в них. Рост количества семян значительно опережает рост энергетических затрат на формирование каждого семени. Установлена общая закономерность, определяющая энергетические затраты на формирование полноценного семени у обеих форм одуванчика в разных погодных условиях и при химическом загрязнении среды.

Ключевые слова: репродуктивная структура, токсическая нагрузка, погодные условия, энергетические затраты.

Поддержание стабильности природных ценопопуляций в условиях химического загрязнения среды обеспечивается не только адаптационными возможностями отдельных организмов, но и в значительной степени популяционными механизмами (Алексеева-Попова и др., 1983, 1984; Безель и др., 1994; Wong, 1982). Ранее нами обсуждались разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами на примере одуванчика лекарственного. Жизнеспособность ценопопуляций этого вида определялась особенностями накопления тяжелых металлов растениями, качественной гетерогенностью семенного потомства, его металлоустойчивостью и некоторыми другими факторами (Безель и др., 1998; Жуйкова и др., 1999; Позолотина и др., 2000). Для обсуждаемой проблемы особенно важны показатели семенной продуктивности, определяющие стабильность численности популяций и их возрастную структуру. Репродуктивные возможности ценопопуляций при наличии химического стресса зависят от многих факторов, в числе которых следует выделить следующие: 1) влияние окружающей среды (комплекс биотических и абиотических условий), 2) плотность и возрастная структура ценопопуляции, 3) репродуктивные возможности растений.

Целью данного исследования было изучение репродуктивной сферы ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.), произрастающих в условиях антропогенного загрязнения среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования были ценопопуляции *Taraxacum officinale* s.l. – многолетнего, стержнекорневого поликарпика (“Определитель...”, 1994). По типу полового размножения – это факкультативный апомикт, триплоид, полиморфный вид. Ранее нами было установлено, что в структуре исследуемых ценопопуляций представлены две формы – *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil., которые в генеративном состоянии четко различаются морфологически. Партеногенетический тип размножения позволяет им сосуществовать на одних и тех же участках. Доля первой формы на всех изученных участках составляла от 56 до 90% от общей численности (Безель и др., 1998).

В полевые сезоны 2000–2001 гг. исследованы семь ценопопуляций *T. officinale* s.l., произрастающих на участках с различным техногенным воздействием. Участки площадью около 1200 м² каждый располагались на значительном удалении друг от друга и в отдалении от крупных транспортных магистралей. Суммарная токсическая нагрузка, учитывающая вклад тяжелых металлов (Zn, Cu, Pb, Cd) в почвах, была выражена в относительных единицах и варьировала от 1 до 33. В соответствии с уровнем токсической нагрузки все исследованные ценопопуляции были разделены на фоновую (1 отн. ед), буферные (3.65–4.0 и 6.50–8.38 отн. ед.) и импактную (33 отн. ед.). Геоботанические и почвенные условия на всех изученных участках были примерно идентичными, уровень рекреаци-

ойной нагрузки незначителен (Безель и др., 1998; Жуйкова и др., 1999).

Сбор материала проводили в июне в период созревания семян. На каждом участке случайным образом было выбрано по 10 растений каждой формы. Такой объем выборки считается достаточным для репрезентативной оценки локальных ценопопуляций (Wright, Freeland, 1960). Репродуктивную сферу растений изучали по следующим показателям: количество цветоносов, общее количество семян в корзинке, количество полноценных и неполноценных семян на растение и массу 1000 шт. семян.

Статистическую обработку полученных данных проводили по общепринятым методикам с использованием методов дисперсионного и регрессионного анализов (Гласс, Стенли, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая плотность популяции может значительно изменять семенное размножение растений. С одной стороны, она отражает абсолютное число возможных участников воспроизводства, с другой – репродукция и сама является плотностнозависимым процессом (Zimmerman, Weis, 1984; Watkinson, 1986). В течение нескольких сезонов было зарегистрировано примерно равное обилие вида, независимо от уровня химического стресса (Жуйкова и др., 2001), что позволяет считать влияние этого фактора на семенную продуктивность растений сходным на всех исследованных нами участках.

Репродуктивные возможности популяций зависят также от возрастной структуры, а именно от доли особей, находящихся в генеративном состоянии. По нашим наблюдениям, изменения возрастного спектра на всех участках связаны с резкими колебаниями численности подроста и молодых генеративных растений. При этом численность наиболее значимых с точки зрения воспроизводства возрастных групп (средневозрастные и старые генеративные растения) варьировала незначительно и поддерживалась в годы наблюдений на постоянном и достаточно высоком уровне (Жуйкова и др., 2001).

Ведущим фактором среды, определяющим в нашем исследовании репродуктивную способность ценопопуляций, может выступать уровень химического загрязнения почв. Известно также, что семенное воспроизводство у растений существенно зависит от погодных условий сезона (Мамаев, 1972). При анализе результатов двух лет наблюдений принимали во внимание различие погодных условий в вегетационные сезоны 2000 и 2001 гг. Средняя дневная температура июня в 2000 г. составляла 24.6°C в отличие от 19.4°C в 2001 г. Эти данные, а также морфологические по-

казатели *T. officinale* s.l. обеих форм позволяют рассматривать сезон 2000 г. по погодным условиям более благоприятным, а сезон 2001 г. – менее благоприятным для роста растений и формирования семенного потомства. Таким образом, полученный нами материал характеризует влияние химического загрязнения среды на репродуктивную сферу одуванчика при различающихся погодных условиях.

Количество генеративных побегов на растении. Установлено, что количество цветоносов у отдельных средневозрастных растений *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих в градиенте токсической нагрузки, варьирует от 3 до 47 шт. У первой формы наиболее часто встречаются растения с количеством цветоносов от 1 до 7 шт., у второй – от 8 до 14 шт. Примененный нами метод множественных сравнений Шеффе (*S*-метод) для данных 2000 г. показал, что количество генеративных побегов в градиенте токсической нагрузки достоверно возрастает у обеих форм ($P < 0.05$) (табл. 1). В 2001 г. влияние токсической нагрузки на исследуемый показатель менее выражено у обеих форм, однако отмеченная тенденция сохраняется. Увеличение числа цветоносов у растений отражает характерную для них реакцию на пессимизацию условий среды. Наличие на загрязненных участках высокопродуктивных растений вряд ли можно объяснить прямым влиянием загрязнения почв. Скорее, отмеченный факт свидетельствует об исходной гетерогенности ценопопуляций *T. officinale* s.l., при которой на всех участках присутствуют особи, обладающие металлорезистентностью и высокой продуктивностью. При этом на загрязненных участках сохраняется их большее количество за счет повышенной элиминации иных вариантов. Подобное наличие на импактных территориях высокопродуктивных особей следует рассматривать в качестве одного из механизмов популяционной адаптации. Аналогичное увеличение доли растений с большим количеством генеративных побегов показано в условиях техногенной нагрузки (Савинов, 1998; Трубина, Махнев, 1999).

Число семян в корзинке. Важным показателем семенной продуктивности является общее число семян в корзинке, которое варьировало в диапазоне от 100 до 280 шт. Анализ продуктивности отдельных генеративных побегов в 2000 г. показал, что независимо от формы растений и уровня загрязнения почв достоверных различий по средним значениям количества семян в корзинке не установлено. Особенностью урожая 2001 г. можно считать более низкие показатели на фоновом участке у *T. off. f. dahlstedtii* (см. табл. 1). Следует отметить, что количество семян в корзинке еще не дает полной оценки семенного воспроизводства, потому что не все семена в ней качественны.

Таблица 1. Характеристика семенной продуктивности двух форм *T. officinale* s.l.

Токсическая нагрузка, отн. ед.	Число генеративных побегов, шт.		Общее число семян, шт./корзинку		Число выполненных семян, шт./корзинку		Масса 1000 шт. выполненных семян, мг		Масса 1000 шт. невыполненных семян, мг	
	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.
<i>T. off. f. dahlstedtii</i>										
1.00	7.0 ± 2.2	4.1 ± 2.0	214 ± 5.9	108.2 ± 6.4	189.0 ± 7.1	55.9 ± 20.4	280 ± 40	390 ± 21	200 ± 30	200 ± 10
3.65–4.03	6.0 ± 2.4	5.9 ± 2.2	179.7 ± 3.2	166.6 ± 4.2	163.3 ± 3.6	90.6 ± 32.5	400 ± 7	470 ± 40	200 ± 50	200 ± 7
6.46–8.38	10.9 ± 2.0	7.6 ± 3.3	167.0 ± 3.2	169.7 ± 4.1	161.3 ± 3.0	98.5 ± 24.3	380 ± 4	500 ± 11	180 ± 40	250 ± 8
33.00	10.5 ± 6.1	5.4 ± 2.6	216.6 ± 45.0	147.7 ± 7.3	177.8 ± 6.9	54.7 ± 16.9	430 ± 6	360 ± 13	210 ± 70	240 ± 20
<i>T. off. f. pectinatiforme</i>										
1.00	6.9 ± 2.4	7.6 ± 2.4	206.7 ± 5.8	171.7 ± 4.8	182 ± 3.4	76.3 ± 26.9	270 ± 4	370 ± 12	160 ± 50	200 ± 7
3.65–4.03	6.5 ± 2.0	8.1 ± 2.7	227.3 ± 5.9	194.3 ± 7.8	208 ± 6.7	86.8 ± 28.5	350 ± 7	430 ± 5	150 ± 40	230 ± 9
6.46–8.38	11.5 ± 4.7	7.2 ± 2.1	182.9 ± 4.1	170.1 ± 3.2	172.9 ± 4.1	94.6 ± 25.1	420 ± 6	460 ± 9	190 ± 40	220 ± 8
33.00	13.7 ± 7.9	8.8 ± 3.0	185.6 ± 5.5	158.9 ± 7.0	126.3 ± 4.7	67.1 ± 25.8	420 ± 6	340 ± 8	240 ± 90	240 ± 12

Доля полноценных семян в корзинке в 2000 г. во всех вариантах у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* варьировала от 67 до 98%, в 2001 г. при неблагоприятных погодных условиях она была существенно ниже – диапазон изменчивости составил 37–58%. Значимой разницы между формами не проявилось.

Масса семян. Для более подробной характеристики полноценной части урожая определяли массу 1000 шт. выполненных семян. В 2000 г. этот показатель у обеих форм варьирует: диапазон его изменчивости для фоновой ценопопуляции составил 0.10–0.51 г, а для импактной – 0.27–0.66 г. По средним значениям масса 1000 шт. семян у обеих

форм из фоновой ценопопуляции была наименьшей. В 2001 г. достоверной разницы по этому показателю между выборками с фонового и импактного участков не обнаружено, отмечена только тенденция повышения массы семян на буферных участках. Для оценки общих затрат на семенное воспроизводство учитывали также массу пустых семян (см. табл. 1).

Количество семян на растение. Нами установлено, что в исследуемых ценопопуляциях встречаются растения с количеством семян от 325 до 9300 шт. Этот показатель зависит главным образом от числа цветочесов. В градиенте токсической нагрузки эта величина возрастает почти в два раза для обеих форм одуванчика (рис. 1). Методом множественных сравнений установлена достоверность этих различий ($P < 0.001$).

Отмеченное повышение среднего значения общего количества семян на растение в градиенте токсической нагрузки может быть обеспечено за счет увеличения доли высокопродуктивных растений в ценопопуляциях. Анализ частоты встречаемости растений с различной семенной продуктивностью на фоновых и импактных участках показал, что в условиях химического загрязнения в ценопопуляциях обеих форм выявлена дифференциация выборки по средней семенной продуктивности, четко просматриваются два пика (рис. 2). Можно предположить, что в фоновой ценопопуляции представлен весь спектр растений, различающихся по этому показателю. Стрессовые воздействия, связанные с химическим загрязнением, вероятно, привели к элиминации низкопродуктивных растений, увеличивая долю высокопродуктивных.

Оценка затрат ценопопуляции на семенное воспроизводство. Реальная семенная продуктивность

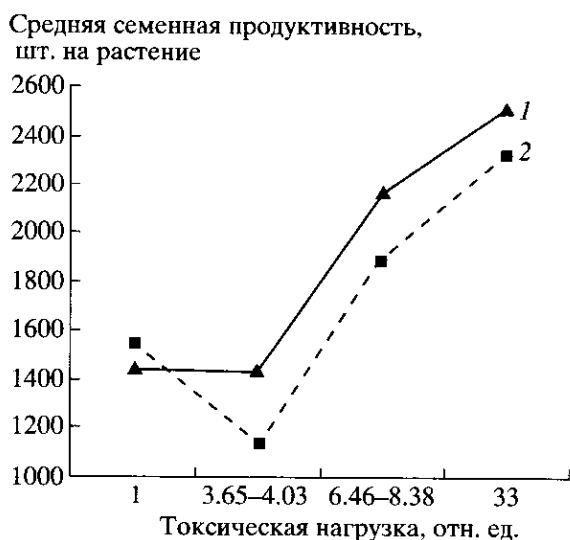


Рис. 1. Характеристика семенной продуктивности двух морфологических форм одуванчика (1 – *T. officinale* f. *dahlstedtii*, 2 – *T. officinale* f. *pectinatiforme*) в градиенте токсической нагрузки.

определяется количеством полноценных семян, продуцируемых отдельным растением. В табл. 2 приведены оценки общего количества и массы выполненных и невыполненных семян у растений обеих форм в градиенте токсической нагрузки (усредненные данные). Известно, что общие энергетические затраты растений, включающие дыхание, прирост биомассы, производство семенного потомства и др., зависят от условий произрастания (Вернадский, 1994). Мы попытались оценить затраты только на семенное воспроизводство в изменяющихся погодных условиях и в зависимости от уровня загрязнения, т.е. лишь ту часть энергии, которая содержится в пластическом веществе семян. Переход к энергетическим единицам возможен при учете калорийности семян одувачника, равной 5.71 ккал/г (Дольник, Постников, 1990).

Количество выполненных семян у растений обеих форм в благоприятный по погодным условиям год примерно одинаково и в равной степени увеличивается в градиенте токсической нагрузки. В неблагоприятный 2001 г. этот показатель на фоновом и импактном участках был одинаковым и низким по сравнению с предыдущим годом (см. табл. 2). Следует отметить возрастание количества выполненных семян у обеих форм на буферных участках.

Количество неполноценных семян в 2000 г. возрастает в градиенте нагрузки у обеих форм, в неблагоприятный год подобная тенденция отмечена только у *T. off. f. dahlstedtii*. Масса семян, как выполненных, так и пустых, в расчете на одно растение в благоприятный год возрастала с увеличением токсической нагрузки, а в следующем году эти показатели были очень низкими и практически одинаковыми на фоновом и импактном участках. Исключение составляют выборки пустых семян *T. off. f. dahlstedtii* в 2001 г.

Выше было отмечено, что энергетическая ценность семян отражает лишь часть энергетических затрат, необходимых для формирования отдельного семени. Тем не менее при некоторых допущениях можно считать, что этот показатель пропорционален общим затратам, необходимым растению для формирования семенного потомства. Используя данные по количеству и массе выполненных и невыполненных семян, мы рассчитали энергетические затраты растения на семенное воспроизводство и долю потерь на пустые семена (см. табл. 2). Очевидно, что в благоприятный год энергетические потери на пустые семена у обеих форм составляют 2–9%, достигая 21% у импактных растений *T. off. f. pectinatiforme*. В 2001 г. этот показатель варьировал от 26 до 53%. В неблагоприятный год эти затраты у обеих форм выше, чем в благоприятный. При этом в разных погодных условиях под влиянием токсической нагрузки у *T. off. f. dahlstedtii* энергетические затраты

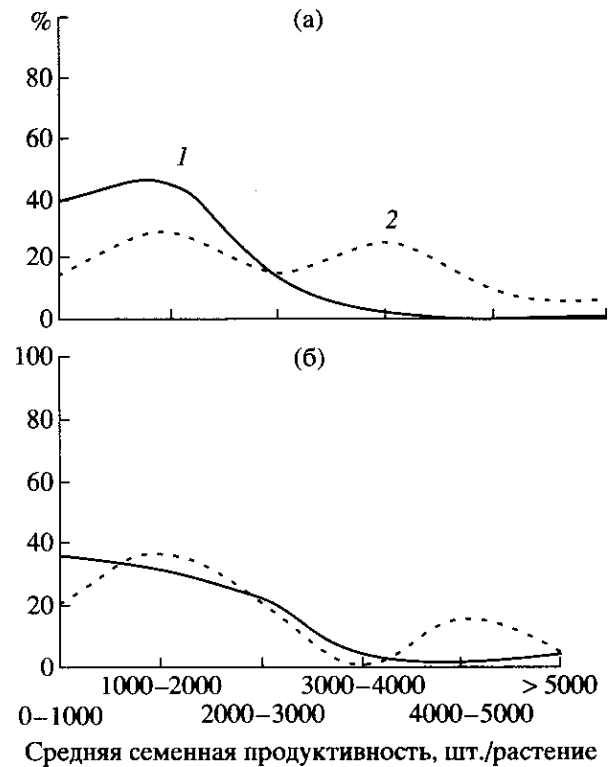


Рис. 2. Распределение средней семенной продуктивности растений *T. off. f. dahlstedtii* (а) и *T. off. f. pectinatiforme* (б) из фоновой (1) и импактной (2) ценопопуляций.

возрастают. В отличие от нее у *T. off. f. pectinatiforme* влияние токсической нагрузки проявляется только в благоприятный год, а в 2001 г. этот показатель остается неизменным.

Влияние токсической нагрузки и погодных условий на величину энергетических затрат было проанализировано методом двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 3), который показал достоверное влияние токсической нагрузки на общие энергетические затраты, а также на затраты на одно выполненное семя у обеих форм одувачника. Роль погодных условий достоверна для обеих форм при расчете общих энергетических затрат. Различия между формами проявилось в том, что погодные условия не оказали влияния на энергетические затраты в расчете на одно семя у *T. off. f. pectinatiforme*. Следует отметить также достоверное взаимодействие факторов при формировании выполненных семян.

Выше мы отмечали, что количество выполненных семян на особь увеличивается с ростом токсической нагрузки. Энергетические затраты на формирование отдельного полноценного семени при этом возрастают непропорционально: рост количества семян значительно опережает рост энергетических затрат на формирование каждого семени. Принципиально важное значе-

Таблица 2. Оценки энергетических затрат ценопопуляций *T. officinale* s.l.

Токсическая нагрузка, отн. ед.	Количество семян на растение, шт.			Масса семян на растение, мг			Энергетические затраты, ккал/растение			Доля потерь (невыполненные семена)	Энергетические затраты на выполненное семя, ккал/семя
	общее	выполненных	невыполненных	выполненных	невыполненных	общая	выполненных	невыполненных	общие		
2000 г.	<i>T. off. f. dahlstedtii</i>										
1.00	1498.0	1323.0	175.0	370.44	35.00	405.44	2.112	0.199	2.315	0.09	0.0018
3.65–4.03	1080.0	978.0	102.0	391.20	20.40	411.60	2.230	0.116	2.350	0.05	0.0024
6.46–8.38	1820.3	1754.0	65.4	666.86	11.77	678.63	3.801	0.067	3.875	0.02	0.0022
33.00	2278.5	1869.0	409.5	803.67	886.00	889.67	4.581	0.491	5.080	0.09	0.0027
2001 г.	<i>T. off. f. dahlstedtii</i>										
1.00	422.8	229.6	213.2	89.54	42.64	132.18	0.511	0.243	0.755	0.323	0.0034
3.65–4.03	985.3	536.9	448.4	252.34	89.68	324.02	1.441	0.512	1.953	0.262	0.0036
6.46–8.38	1292.0	752.4	539.6	376.20	134.90	511.10	2.148	0.770	2.918	0.264	0.0039
33.00	799.2	297.0	502.2	106.92	120.53	227.45	0.611	0.688	1.300	0.530	0.0044
2000 г.	<i>T. off. f. pectinatiforme</i>										
1.00	1428.3	1255.8	172.5	339.07	27.60	366.67	1.936	0.158	2.094	0.075	0.0017
3.65–4.03	1475.5	1352.0	123.5	473.20	17.91	491.11	2.702	0.102	2.804	0.036	0.0021
6.46–8.38	2104.5	1989.5	115.0	835.59	21.85	875.44	4.771	0.125	4.896	0.025	0.0025
33.00	2548.2	1726.2	822.0	725.00	197.28	922.28	4.140	1.126	5.266	0.214	0.0031
2001 г.	<i>T. off. f. pectinatiforme</i>										
1.00	1307.2	577.6	729.6	213.71	145.92	359.63	1.221	0.822	2.053	0.406	0.0036
3.65–4.03	1571.4	704.7	866.7	303.02	199.34	502.36	1.730	1.138	2.868	0.397	0.0041
6.46–8.38	1224.0	684.0	540.0	314.64	118.80	433.44	1.800	0.678	2.475	0.274	0.0036
33.00	1399.2	589.6	809.6	200.46	194.30	394.77	1.145	1.109	2.254	0.492	0.0038

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа энергетических затрат растений *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) в зависимости от погодных условий и уровня токсической нагрузки на исследуемых участках

Источник изменчивости	Форма одуванчика	Число степеней свободы	Энергетические затраты, ккал/семя		
			общие	на выполненное семя	на невыполненное семя
Токсическая нагрузка	1	3; 79	7.89***	7.63***	0.92
	2		7.16***	11.24***	2.89*
Погодные условия	1	1; 79	170.34***	15.29***	4.34*
	2		81.26***	2.93	2.56
Взаимодействие факторов	1	3; 79	4.47**	6.79***	1.42
	2		2.39	4.28**	1.68

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

ние в процессе семенного воспроизводства имеют погодные условия. На рис. 3 представлены объединенные данные по взаимосвязи общего количества выполненных семян и энергетических затрат растений на формирование одного семени для

всех исследованных ценопопуляций за два сезона. Как в 2000, так и в 2001 г. в условиях химического загрязнения с ростом числа полноценных семян выявляется достоверное снижение энергетических затрат.



Рис. 3. Энергетические затраты одуванчика на формирование одного полноценного семени в зависимости от условий среды, определяющих количество выполненных семян.

Подводя итог вышеизложенному, можно предположить, что в ценопопуляциях растений в период вегетации создается некоторый энергетический ресурс, предназначенный для воспроизводства семенного потомства. Величина этого ресурса зависит от погодных условий вегетационного сезона. В неблагоприятных погодных условиях затраты на формирование выполненного семени возрастают, и упомянутый ресурс может обеспечить лишь низкую семенную продуктивность.

Вместе с тем мы отмечали, что в качестве адаптационной реакции на химическое загрязнение среды в ценопопуляциях одуванчика можно рассматривать присутствие значительной доли высокопродуктивных растений. Это означает, что погодные условия определяют величину их энергетического ресурса, предназначенного для семенного воспроизводства, а токсическая нагрузка "диктует" тактику его использования. Однако остается открытым вопрос, почему на загрязненных территориях формируются ценопопуляции одуванчика, обладающие более высоким семенным потенциалом по сравнению с фоновым участком. Возможно, что такая избыточность семенного потомства необходима для компенсации последующих потерь на стадиях прорастания семян, формирования проростков и т.д. Необходимы дополнительные исследования, позволяющие оценить потери растений на последующих стадиях онтогенеза.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 01-04-96402, 02-05-96435).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева-Попова Н.В., Игошина Т.И., Косицин А.В., Ильинская Н.Л. Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчеданных рудопоявлений // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 22–42.
- Алексеева-Попова Н.В., Косицин А.В., Игошина Т.И., Ильинская Н.Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* (Asteraceae) на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 466–473.
- Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л. Экологическая токсикология. М.: Наука, 1994. 80 с.
- Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.
- Вернадский В.И. Живое вещество и биосфера. М.: Наука, 1994. 672 с.
- Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 495 с.
- Дольник В.Р., Постников С. Н. Калорийность объектов питания и пищевые потребности птиц // Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 131–140.
- Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* s.l.) // Экология. 1999. № 3. С. 189–196.
- Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н. Демографическая структура *Taraxacum officinale* s.l. в условиях химического загрязнения среды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 103–112.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 289 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Позолотина В.Н., Безель В.С., Жуйкова Т.В. Механизмы адаптации к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений (*Taraxacum officinale* s.l.) // Докл. РАН. 2000. Т. 371. № 4. С. 565–568.
- Савинов А.Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* (Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362–365.
- Трубина М.Р., Махнев А.К. Возрастная структура популяций травянистых растений в условиях стресса (на примере *Crepis tectorum* L.) // Экология. 1999. № 2. С. 116–120.
- Wright J.W., Freeland F.D. Plot size and experimental efficiency in forest genetic research // Tech. Bull. Mich. Agr. Exp. Studies. 1960. № 280. P.1–28.
- Wong M.N. Metal Co-tolerance to copper, lead and zinc in *Festuca rubra* // Environ. Res. 1982. V. 29. № 1. P. 42–47.
- Watkinson A.R. Plant population dynamics // Plant ecology. Oxford, 1986. P. 137–184.
- Zimmerman J.K., Weis J.M. Factors affecting survivorship, growth, and fruit production in a beach population of *Xanthium strumarium* // Can. J. Bot. 1984. V. 62. № 10. P. 2122–2127.