

УДК 574.3:504.7.05:582.998

## ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СКЕРДЫ КРОВЕЛЬНОЙ (*CREPIS TECTORUM* L.) ПО СКОРОСТИ РОСТА РОЗЕТКИ И ТЕМПАМ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ. ЭФФЕКТ ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ ДЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА

© 2005 г. М. Р. Трубина

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

Поступила в редакцию 25.09.2003 г.

При помощи наблюдений за маркированными особями семенного потомства скерды кровельной, выращенных в условиях выровненного экофона, изучен эффект последствия длительного химического загрязнения среды соединениями фтора и серы на внутрипопуляционную дифференциацию особей скерды по скорости роста и темпам развития. Показано, что длительное стрессовое воздействие (поступление в окружающую среду токсичных газообразных веществ) приводит к существенным изменениям внутрипопуляционной структуры данного вида, которые направлены в сторону увеличения доли особей с низкими темпами развития, с низкой относительной скоростью роста линейных размеров метамеров (листьев), но с более высокой относительной скоростью их образования.

**Ключевые слова:** относительная скорость роста, темпы развития, малолетние растения, внутрипопуляционная дифференциация, адаптация, загрязнение, стресс.

В жизненном цикле большинства розеточных и полурозеточных малолетних растений розеточный рост выступает как вполне обособленная фаза роста и развития особей, в процессе которой формируется практически вся вегетативная ассимилирующая сфера растения (Марков, 1990). Размеры розетки, площадь ее листовой поверхности в значительной степени определяют выживаемость особей, вероятность перехода к цветению и величину репродуктивного вклада (Марков, 1990, 2001; Gross, 1981; Harper, 1977; Holderegger, 2000; Farris, Lechowicz, 1990; Maddox, Antonovics, 1983).

Существенное влияние на внутрипопуляционную дифференциацию особей по размерам, кроме факторов среды (абиотических и биотических), оказывают различия особей по относительной скорости роста, размеры диаспор и скорость прорастания семян (Марков, 1990; Hurper, 1977). В настоящее время имеется ряд работ (Arntz, Delph, 2001; Byers et al., 1997; Burdon, Hurper, 1980; Pigliucci et al., 1997; Schmid, Dolt, 1994), в которых на примере отдельных видов растений была показана генетическая детерминированность таких различий, что означает подверженность этих признаков действию естественного отбора.

Негативное воздействие на размеры живых организмов любых стрессирующих факторов, включая химическое загрязнение среды, хорошо известно. Существуют многочисленные примеры быстрого отбора экотипов, устойчивых к тяже-

лым металлам и сернистому газу (Алексеева-Попова, 1990; Meharg et al., 1993; Wilson, Bell, 1986; Wu et al., 1968). В то же время совершенно не изучены вопросы, связанные с эффектом экологического последствия длительного загрязнения на процессы роста и развития растений на популяционном уровне. Исследования природных популяций скерды кровельной (*Crepis tectorum* L., сем. Asteraceae), произрастающих в условиях хронического загрязнения соединениями фтора и серы, показали увеличение в составе стрессированных популяций доли особей с низкими темпами развития и значительное снижение биомассы особей в наиболее загрязненном местообитании (Трубина, 1996, 2001; Трубина, Махнев, 1999).

Выявленные изменения могут быть просто (1) реакцией на условия существования без значимого изменения соотношения быстро- и медленно растущих особей или (2) реакцией на стрессовое воздействие в сочетании с увеличением в составе стрессированных популяций доли особей с низкими темпами роста и развития. Кроме того, в стрессированных популяциях возможно (3) увеличение доли быстрорастущих особей, так как в них преобладают особи с небольшой массой семян (Трубина, 2001), а в ряде работ была показана негативная корреляция между размерами семян и относительной скоростью роста особей (Farris, Lechowicz, 1990; Meyer, Carlson, 2001; Shipley, Peters, 1990). В то же время имеются сведения как о положительной корреляции (Марков, 1990), так и

об отсутствии взаимосвязи между данными показателями (Choe et al., 1988; Vaughton, Ramsey, 1998).

Рост модулярных организмов представляет собой сочетание двух процессов – увеличения числа метамеров (модулей) и их размеров. Особи скерды кровельной из популяций загрязненных местообитаний в сравнении с особями из популяций незагрязненных местообитаний характеризуются несколько более высоким количеством метамеров главного побега при меньших их линейных размерах (Трубина, 1996; Трубина, Махнев, 1999). Значительная полимеризация гомологичных структур в условиях загрязнения отмечена также и для ряда многолетних видов (Трубина, 1991, 1996). Поэтому можно ожидать (4) увеличения в составе популяций из загрязненных местообитаний доли особей с высокой скоростью образования метамеров, но с низкой скоростью роста их линейных размеров.

Для проверки высказанных предположений в условиях выровненного экофона были проанализированы особенности розеточного роста особей семенного потомства скерды кровельной из популяций с разной степенью загрязнения местообитаний. Основная цель – оценить эффект воздействия длительного загрязнения среды соединениями фтора и серы на внутривидовую дифференциацию скерды кровельной по скорости роста и развития.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Скерда кровельная – широко распространенный одно-двулетний травянистый монокарпичный вид, приуроченный к открытым и нарушенным местообитаниям, с высокой способностью к автогамии (Andersson, 1989). Район исследований – окрестности Полевского криолитового завода, расположенного в подзоне южной тайги (Средний Урал). Завод функционирует с 1907 г. Основные компоненты выбросов – соединения фтора и двуокись серы. Подробная характеристика района исследования и особенностей трансформации сообществ в окрестностях завода приведены ранее (Махнев и др., 1990; Трубина, 1992). Сбор семенного материала проведен в местообитаниях, различающихся по уровню загрязнения, в которых ранее была изучена возрастная и морфологическая структура популяций данного вида (Трубина, 1996; Трубина, Махнев, 1999). Для исследований были выбраны популяции из разных зон загрязнения: импактной – популяция П-1, расстояние 100 м от завода, содержание кислоторастворимых форм фтора в надземной части травянистых растений сообществ превышает фоновое содержание в среднем в 1400 раз (Трубина, 1990); буферной – популяция П-2, расстояние от завода 4 км, содержание фтора превышено в 30 раз и фо-

новой – популяция П-3, расстояние от завода 60 км. Содержание фтора в собранных семенах скерды было крайне низким по сравнению с надземными частями растений: для популяций П-1 и П-2 превышало фоновое содержание фтора (3 мкг/г) лишь в 4.5 и 2 раза соответственно.

Семена для экспериментальных посевов были собраны с 20 растений в каждой популяции. Для эксперимента были взяты только проросшие в термостатированных условиях семена. Во второй половине мая 1999 г. 5-дневные проростки были высажены в теплицу. Растения росли в отдельных сосудах объемом 250 мл, наполненных смесью земли, торфа и песка в соотношении 2 : 1 : 1. Полив растений осуществлялся по мере высыхания почвы. Через 25 дней после посадки растения были подкормлены раствором Хогланда. Наблюдения были начаты в 11-дневном возрасте проростков и прекращены в 53-дневном возрасте, когда у большей части особей было зафиксировано отмирание нижних розеточных листьев. Для каждой особи через определенные промежутки времени (всего 10 интервалов) измеряли такие показатели, как длина наибольшего листа (радиус розетки, РР) и количество настоящих листьев (КЛ), по которым затем рассчитывался индекс площади листьев (ИПЛ = РР × КЛ). У 30 особей из каждой популяции на протяжении всего периода роста розетки дополнительно измеряли длину и ширину всех листьев. Общую площадь листьев этих особей рассчитывали как сумму произведений “длина × ширина листа × индекс пересчета” всех листьев. Индекс пересчета был определен на основании выборочного измерения у части особей из каждой популяции площади листьев весовой метод.

Проведенные исследования показали, что общая площадь листьев на протяжении всего периода роста во всех популяциях имеет высокую положительную корреляцию с показателем ИПЛ (0.87–0.96 при  $P < 0.001$ ). Это позволило в дальнейшем использовать при анализе площади ассимилирующей поверхности показатель ИПЛ и включить в анализ весь объем выборки. В целом объем выборки составил 472 особи. Для всех особей в рассматриваемых временных интервалах рассчитывали абсолютную (AGR) и относительную (RGR) скорость роста по следующим формулам:  $AGR = (S_2 - S_1)/(t_2 - t_1)$ , где  $S_1, S_2$  – значения параметра в моменты времени  $t_1, t_2$ ;  $RGR = AGR/S_1$ ; RGR отдельной особи за весь период роста ( $RGR_{cp}$ ) рассчитывали как среднее скоростей на отдельных временных интервалах. Использование данного способа вместо определения RGR по коэффициенту регрессии экспоненциального уравнения роста связано с наблюдаемым отклонением эмпирических данных от экспоненциальной кривой роста у значительной части особей. В конце периода роста розетки 30–35 особей из

**Таблица 1.** Результаты двухфакторного ковариационного анализа с повторными измерениями для отдельных признаков особей семенного потомства (среднеквадратичный эффект)

Источник варьирования (число степеней свободы)	Признаки					
	КЛ	РР	ИПЛ	RGR		
				КЛ	РР	ИПЛ
Популяция (2)	0.14	10.85***	10.74***	0.03**	0.08***	0.02**
Время (8)	368.40***	300.43***	1411.9***	1.52***	7.02***	6.71***
Взаимодействие "популяция- время" (16)	0.16***	0.12***	0.26***	0.16***	0.05***	0.03***
Остаточная дисперсия (3392)	0.02	0.03	0.04	0.02	0.01	0.01

Примечание. \*, \*\* и \*\*\* – уровни значимости влияния фактора ( $P < 0.05$ ; 0.01 и 0.001 соответственно).

каждой популяции были взяты для определения массы надземной и подземной частей, 129 особей были высажены в открытый грунт для определения доли однолетних незимующих особей. Для сравнения выборок и их распределений использовали тест Манн-Уитни, критерии Колмогорова-Смирнова и Краскела-Уоллеса. Так как в стрессированных популяциях из-за различий в массе семян (Трубина, 2001) исходные размеры особей были меньше, чем в контрольной популяции, значимость влияния среды материнских растений на ростовые процессы определяли с помощью ковариационного анализа с повторными измерениями. В качестве ковариаты использовался размер семядольного листа в 11-дневном возрасте проростков. Перед проведением анализа исходные данные были предварительно преобразованы с помощью логарифмирования и извлечения квадратного корня. При обработке данных использован пакет прикладных программ Statistica.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты ковариационного анализа с повторными измерениями приведены в табл. 1. Влияние среды материнских растений (фактор "популяция") на варьирование у семенного потомства всех рассматриваемых параметров, за исключением КЛ, прослеживается даже при существенном модифицирующем влиянии времени. Результаты анализа свидетельствуют также о наличии взаимодействия между факторами, т.е. о разном характере изменения параметров во времени в разных популяциях.

Средние значения РР, КЛ и ИПЛ особей из популяций П-1 и П-2 на начальных этапах роста розетки значимо не различались между собой, но существенно отличались от средних значений особей из популяции П-3 (табл. 2). Исходные различия сохранялись в течение всего периода роста розетки, и в конце наблюдений особи из стрессированных популяций характеризовались

не только меньшими значениями морфологических параметров розетки, но и меньшей биомассой в целом. При этом особи из разных популяций лишь незначительно различались по биомассе корней, а снижение общей биомассы особей из стрессированных популяций в основном было обусловлено снижением надземной биомассы. Особи из популяции П-1 характеризовались несколько более высоким отношением надземная/подземная масса. Различия были незначимы, но довольно близки к 5%-ному уровню ( $P < 0.08$ ). Несмотря на отсутствие значимых различий по морфометрическим параметрам розетки между стрессированными популяциями П-1 и П-2 на начальных этапах роста, в конце наблюдений особи из П-1 в сравнении с особями из П-2 имели меньшие значения ( $P < 0.05$ ) практически всех показателей, за исключением количества листьев.

На начальных этапах роста (включая период максимальной скорости) самые высокие значения RGR количества листьев были отмечены в П-2, самые низкие – в П-3 (см. табл. 2). В самом конце периода роста розетки в стрессированных популяциях RGR количества листьев была ниже, чем в П-3, из-за более интенсивного отмирания нижних листьев в розетке, особенно у особей из П-1. Средняя за весь период скорость образования листьев в обеих стрессированных популяциях была выше, чем в контрольной, хотя на отдельных этапах RGR в П-2 была довольно низкой.

Особи семенного потомства из популяции П-1 имели наиболее низкие значения RGR радиуса розетки на начальных этапах (включая период максимального роста) и самую низкую среднюю скорость роста листьев в длину за весь период наблюдений. На последних этапах роста розетки RGR радиуса розетки была значимо выше в стрессированных популяциях, особенно в П-2, но значения  $RGR_{cp}$  радиуса розетки за весь период роста были выше в популяции П-3.

Максимальная RGR индекса площади листьев особей в П-3 была выше, чем в стрессированных

Таблица 2. Характеристика особей семенного потомства скерды кровельной из популяций с различной степенью загрязнения местообитаний

Показатели	Популяция		
	П-1	П-2	П-3
Объем выборки, шт	144	163	165
Количество листьев, шт	$0.71 \pm 0.04^{***}$	$0.68 \pm 0.04^{***}$	$0.97 \pm 0.02$
	$24.19 \pm 0.25^*$	$24.47 \pm 0.37^*$	$25.44 \pm 0.46$
Радиус розетки, см	$0.69 \pm 0.01^{***}$	$0.72 \pm 0.02^{***}$	$0.86 \pm 0.01$
	$9.11 \pm 0.19^{***}$	$10.20 \pm 0.22^{***}$	$11.72 \pm 0.25$
Индекс площади листьев	$0.524 \pm 0.03^{***}$	$0.537 \pm 0.03^{***}$	$0.843 \pm 0.02$
	$220.4 \pm 5.9^{***}$	$252.0 \pm 7.3^{***}$	$299.0 \pm 8.6$
<i>RGR</i> :			
количества листьев, шт/шт в день	$0.100 \pm 0.001^*$	$0.144 \pm 0.002^{***}$	$0.063 \pm 0.001$
	$0.023 \pm 0.001^{***}$	$0.029 \pm 0.001^{***}$	$0.032 \pm 0.001$
радиуса розетки, см/см в день	$0.116 \pm 0.001^{***}$	$0.126 \pm 0.002^{***}$	$0.151 \pm 0.002$
	$0.014 \pm 0.001^{***}$	$0.020 \pm 0.001^{***}$	$0.009 \pm 0.001$
индекса площади листьев	$0.221 \pm 0.002$	$0.256 \pm 0.004^{***}$	$0.210 \pm 0.002$
	$0.082 \pm 0.001^{***}$	$0.065 \pm 0.001^{***}$	$0.057 \pm 0.001$
<i>RGR</i> <sub>ср</sub> за весь период:			
количества листьев, шт/шт в день	$0.089 \pm 0.001^{***}$	$0.085 \pm 0.002^{***}$	$0.076 \pm 0.001$
	$0.092 \pm 0.001^{**}$	$0.094 \pm 0.001^*$	$0.097 \pm 0.001$
радиуса розетки, см/см в день	$0.168 \pm 0.001^{**}$	$0.171 \pm 0.004^{***}$	$0.174 \pm 0.005$
	$0.089 \pm 0.001^{***}$	$0.085 \pm 0.002^{***}$	$0.076 \pm 0.001$
индекса площади листьев	$0.092 \pm 0.001^{**}$	$0.094 \pm 0.001^*$	$0.097 \pm 0.001$
	$0.168 \pm 0.001^{**}$	$0.171 \pm 0.004^{***}$	$0.174 \pm 0.005$
Общая биомасса особей, г	$0.38 \pm 0.01^{***}$	$0.44 \pm 0.01^*$	$0.51 \pm 0.02$
Биомасса надземной части, г	$0.18 \pm 0.01^{***}$	$0.22 \pm 0.01^*$	$0.25 \pm 0.01$
Биомасса подземной части, г	$0.20 \pm 0.02^*$	$0.23 \pm 0.02$	$0.25 \pm 0.02$
Подземная/надземная биомасса	$1.13 \pm 0.06$	$1.04 \pm 0.04$	$1.09 \pm 0.07$

Примечание. Для первых шести показателей в числителе – значения на начальном этапе роста, в знаменателе – на конечном, для последних 4-х – значения параметров на конечном этапе; \*, \*\* и \*\*\* – уровни значимости различий с популяцией П-3 ( $P < 0.05$ ; 0.01 и 0.001 соответственно).

популяциях, но различия были незначимы. На начальных и конечных этапах роста розетки *RGR* индекса площади листьев была более высокой в стрессированных популяциях, но средняя *RGR* данного показателя за весь период в целом была выше в П-3.

Распределения особей из разных популяций по КЛ в розетке в конце наблюдений и по *RGR*<sub>ср</sub> за весь период представлены<sup>1</sup> на рис. 1. Хотя распределения по КЛ значимо не отличаются, в стрессированных популяциях несколько повышена доля особей с небольшим количеством листьев и отсутствуют особи с большим количеством (рис. 1а). Все распределения, за исключением распределения в П-1 ( $A = 0.25$ ;  $E = 0.38$ ), характеризуются правосторонней асимметрией и хорошо вы-

раженным эксцессом ( $A = 1.02$  и  $0.89$ ;  $E = 2.72$  и  $3.22$  для П-2 и П-3 соответственно). Верхний лимит количества листьев у особей в популяциях П-1, П-2 и П-3 составлял 32, 38 и 41 лист соответственно. Модальные классы в распределениях по *RGR*<sub>ср</sub> количества листьев также совпадают (рис. 1б) и распределения имеют положительную асимметрию ( $A = 1.02$ ,  $0.77$  и  $2.09$  для П-1, П-2 и П-3 соответственно), но в стрессированных популяциях они явно бимодальны ( $E = -0.56$  и  $-0.64$  в П-1 и П-2 соответственно) из-за существенного увеличения в их составе особей с высокой скоростью роста КЛ, а в П-3 распределение имеет ярко выраженный ( $E = 7.27$ ) эксцесс (отличия между распределениями значимы при  $P < 0.001$  независимо от выбора критерия для сравнения).

Большая часть особей в обеих стрессированных популяциях, особенно в П-1 (рис. 2а), в конце наблюдений имела очень небольшие линейные размеры розетки (отличия распределений значи-

<sup>1</sup> В связи с тем, что распределения в ряде случаев не имели моды либо были полимодальны, а также для удобства число классов интервалов для всех распределений было сокращено до 9.

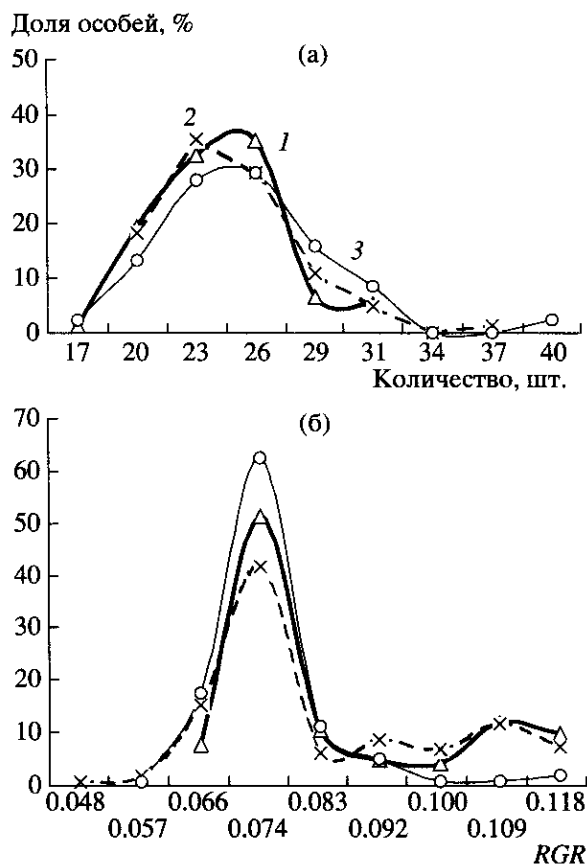


Рис. 1. Вариационные кривые распределений по признакам "количество листьев в конце периода роста розетки" (а) и "средняя за весь период  $RGR$  количества листьев" (б) для семенного потомства скерды кровельной из популяций П-1 (1), П-2 (2) и П-3 (3).

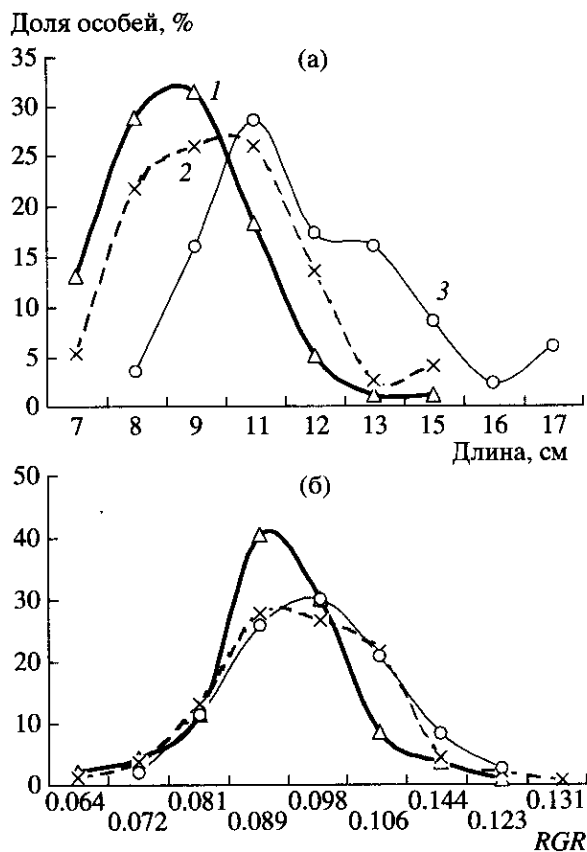


Рис. 2. Вариационные кривые распределений по признакам "радиус розетки в конце периода роста розетки" (а) и "средняя за весь период  $RGR$  радиуса розетки" (б) для семенного потомства скерды кровельной из популяций П-1 (1), П-2 (2) и П-3 (3).

мы,  $P < 0.001$ ). Стрессированные популяции отличались от контрольной и по лимитам. Нижний лимит в П-1, П-2 и П-3 составлял 6.0, 6.1 и 7.8 см, верхний – 14.1, 14.5 и 17.8 см соответственно. Смещение модального класса в сторону меньших значений параметра в стрессированных популяциях наблюдается в распределениях не только по размерам, но и по  $RGR_{cp}$  радиуса розетки особей (рис. 2б). Распределения в стрессированных популяциях значительно отличаются от распределения в популяции П-3 ( $P < 0.001$ ), а также между собой ( $P < 0.01$ ), что связано с довольно большой долей в популяции П-2 особей с высокой скоростью роста. В стрессированных популяциях отмечено также появление особей с очень низкой относительной скоростью роста – минимальные значения  $RGR_{cp}$  радиуса розетки составляют 0.06, 0.053 и 0.071 в П-1, П-2 и П-3 соответственно.

По показателю ИПЛ смещение модального класса влево в сравнении с его положением в популяции П-3 наблюдается только в распределении особей в популяции П-1 (рис. 3а), но в популяции П-2 доля особей с небольшой площадью лис-

товой поверхности также достаточно высока. Распределение особей в популяциях П-1 и П-2 по данному показателю, как и по общей биомассе особей значительно отличается от распределения в популяции П-3 ( $P < 0.001$ ), а также между собой ( $P < 0.05$ ). Распределение по ИПЛ в П-3 имеет явно выраженную бимодальность ( $E = -0.29$ ). В менее явном виде бимодальность прослеживается и в обеих стрессированных популяциях. Распределения особей из разных популяций по  $RGR_{cp}$  индекса площади листьев представлены на рис. 3б. В стрессированных популяциях они значительно отличаются от распределения в популяции П-3 ( $P < 0.001$ ), хотя смещения модального класса не происходит. В распределении особей из популяции П-1 по данному показателю, так же как и в распределении по скорости роста КЛ, частично прослеживается бимодальность из-за присутствия в П-1 части особей с очень высокой  $RGR_{cp}$  индекса площади листьев ( $E = -0.16$  и  $-0.24$  для П-1 и П-2 соответственно). В популяции П-2 бимодальность менее выражена, но доля особей с очень высокой скоростью роста также выше, чем

## ОБСУЖДЕНИЕ

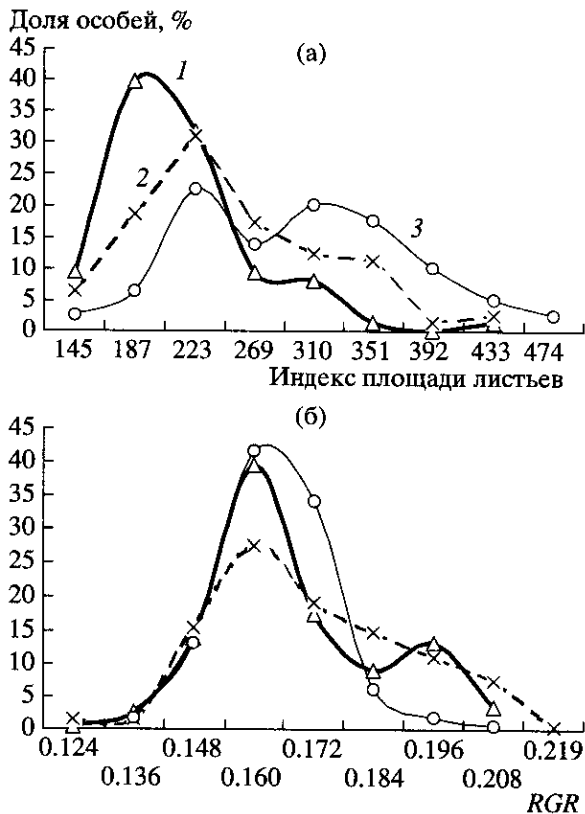


Рис. 3. Вариационные кривые распределений по признакам "индекс площади листьев в конце периода роста розетки" (а) и "средняя за весь период RGR индекса площади листьев" (б) для семенного потомства скерды кровельной из популяций П-1 (1), П-2 (2) и П-3 (3).

в популяции П-3. Для распределения особей в П-3 характерна эксцессивность ( $E = 1.76$ ), которая связана с тем, что основная часть особей в популяции имеет очень близкие значения и сосредоточена в двух классовых интервалах с довольно высокими значениями  $RGR$ , что и обусловило более высокие значения  $RGR_{cp}$  индекса площади листьев и, следовательно, самого ИПЛ в контрольной популяции в сравнении с популяциями из загрязненных местообитаний.

Наблюдения за особями, высаженными в открытый грунт, показали, что доля особей, перешедших в генеративное состояние в первый год жизни, т.е. доля однолетних незимующих особей, в семенном потомстве в П-1, П-2 и П-3 составляет 4.3, 7.5 и 28.9% соответственно. Доля данной возрастной группы в семенном потомстве из популяции П-3 значительно выше, чем в П-1 и П-2 ( $P < 0.004$  и  $0.008$  соответственно). Среди потомства П-2 доля однолетних незимующих особей несколько выше, чем в П-1, но различия незначимы. К сожалению, гибель всех растений в течение зимнего периода не позволила выявить соотношение однолетних зимующих и двулетних особей.

Проведенные исследования показали, что длительное поступление газообразных токсичных веществ в окружающую среду приводит к существенным изменениям внутривидовой структуры скерды кровельной, которые направлены в сторону увеличения доли особей с более пролонгированным периодом роста в прегенеративном периоде и, соответственно, с более низкими темпами развития, а также с более низкой относительной скоростью роста линейных размеров метамеров (листьев), но с более высокой относительной скоростью их образования. В семенном потомстве из стрессированных популяций преобладают (популяция П-1) или довольно высока (популяция П-2) доля мелких особей с низкой скоростью роста линейных размеров, а соотношение зимующих и незимующих форм среди семенного потомства, выращенного в контролируемых условиях, довольно близко к зафиксированному в отдельные годы соотношению этих форм в соответствующих природных популяциях (Трубина, 1996; Трубина, Махнев, 1999). В этой связи особый интерес представляют данные о бимодальном характере распределения особей из разных популяций по показателю ИПЛ, характеризующему общую площадь ассимилирующей поверхности растения. Если учесть, что размеры розетки и площадь ее листовой поверхности в значительной степени определяют вероятность перехода к цветению у розеточных и полурозеточных видов растений (Gross, 1981 и др.), то выявленные особенности распределения особей семенного потомства скерды по ИПЛ в определенной степени отражают будущую возрастную структуру рассматриваемых популяций: более высокую долю незимующих однолетних особей скерды в популяции из незагрязненного местообитания в сравнении с популяциями, подверженными длительному воздействию стрессующего фактора.

Небольшие размеры особей из стрессированных популяций в конце периода роста розетки могли быть обусловлены тем, что они с начала наблюдений были более мелкими, чем в контрольной популяции. Это в значительной степени могло быть связано с межпопуляционными различиями в массе семян (Трубина, 2001). Имеющиеся на данный момент сведения о влиянии массы семян или начальных размеров особей на их конечные размеры довольно противоречивы. В одних работах (Марков, 1990; Choe et al., 1988) отмечается положительная связь между начальными и конечными размерами особей, в других (Farris, Lechowicz, 1990) – отрицательная связь. В ряде работ (Meyer, Carlson, 2001; Schmid, Dolt, 1994) было показано, что положительная связь прослеживается только на начальных этапах онтогенеза и со-

храняется при низкой доступности питательных веществ (Milberg et al., 1998; Vaughton, Ramsey, 1998). Также противоречивы данные о зависимости между размерами семян и относительной скоростью роста (см. выше). Изучение и обсуждение довольно сложного характера взаимозависимостей между данными показателями не входило в задачи этой работы, поэтому отметим лишь, что в течение данного эксперимента положительная связь между начальными и последующими размерами особей внутри каждой популяции прослеживалась только до середины всего периода наблюдений, и значимость выявленных отличий между популяциями по рассматриваемым параметрам сохранялась даже тогда, когда исходный размер особей (размер семядольного листа в 11-дневном возрасте) рассматривался в качестве ковариаты.

Другая из возможных причин снижения скорости роста ассимилирующей поверхности у особей из стрессированных популяций – более низкая скорость метаболизма. В.С. Николаевский (1979) на основании экспериментального изучения ряда видов растений показал, что устойчивые к двуокиси серы виды характеризуются большей длительностью вегетации, медленным развитием, а низкая активность жизненных процессов и слабая интенсивность газообмена способствуют уменьшению скорости связывания токсичных веществ.

Хотя снижение скорости метаболизма считается одним из основных механизмов, обуславливающих возникновение резистентности живых организмов к самым разнообразным видам стрессовых воздействий, на примере длительного отбора толерантных к различным видам стресса линий *Drosophila melanogaster* было показано, что резистентность к стрессу не обязательно сопровождается снижением скорости метаболизма, а может быть связана с аккумуляцией продуктов метаболизма (Djawdan et al., 1997). По нашим данным (Киселева и др., 2001), особи семенного потомства из стрессированных популяций скерды при более низкой скорости роста и небольших конечных размерах в течение периода роста характеризовались более высокой интенсивностью фотосинтеза в расчете на единичный хлоропласт и единицу массы по сравнению с контролем. В то же время они имели большую толщину листа (за счет увеличения толщины эпидермального слоя), большее количество клеток на единицу площади и больше хлоропластов в клетке по сравнению с контрольной популяцией (Трубина и др., 2001). Таким образом, снижение скорости роста линейных размеров надземной части в определенной степени может быть связано с увеличением затрат на образование структурных углеводов, не участвующих в метаболизме. Более высокие значения отношения биомассы подземной части к надземной у особей семенного потомства из первой популяции свидетельствуют, что снижение

скорости роста надземной части у особей этой популяции может быть связано и с изменением донорно-акцепторных связей в системе “побег–корень”. Преобладание в составе стрессированных популяций особей с низкой скоростью роста и увеличение доли особей с низкими темпами развития может быть обусловлено и тем, что такие особи поглощают меньше токсичных веществ или обладают более эффективными механизмами их выведения и нейтрализации, и это позволяет им выжить и оставить более многочисленное потомство в сложившихся условиях.

Более длительный прегенеративный период роста, как известно, позволяет растению сформировать большую вегетативную биомассу и увеличить репродуктивный вклад в будущем. Ранее (Трубина, 1996) на примере наблюдений в естественных условиях за маркированными ценобионтами горошка мышиного (*Vicia cracca* L.) было обнаружено, что в популяциях из загрязненных фтором местообитаний преобладают ценобионты с низкими темпами прироста побегов в длину, а в контрольных – с высокими, но высота и биомасса растений из сравниваемых популяций не отличались. Наблюдения показали, что одни и те же размеры ценобионтов в популяциях загрязненных и незагрязненных местообитаний достигаются разными способами: в незагрязненных местообитаниях – за счет непродолжительного, но интенсивного роста с самого начала отрастания, темпы которого постепенно снижались, в загрязненных – за счет более продолжительного и более медленного роста, темпы которого постепенно увеличивались. Данные наблюдений за ростом горошка мышиного в естественных условиях, результаты экспериментального выращивания семенного потомства скерды кровельной в условиях выровненного экотона и направление изменений в градиенте нагрузки возрастной структуры в природных популяциях скерды (увеличение доли двулетних особей) свидетельствуют о том, что в условиях загрязнения в составе популяций растений увеличивается доля особей, которые имеют более пролонгированный период вегетативного роста, позволяющий в определенной степени компенсировать последствия низкой относительной скорости роста ассимилирующей поверхности особей.

Особый интерес представляют данные о том, что снижение общей площади ассимилирующей поверхности особей семенного потомства из стрессированных популяций обусловлено снижением линейных размеров листьев, а не их количества. При значительном снижении относительной скорости роста линейных размеров листьев в розетке большая часть особей в стрессированных популяциях сохраняла такую же, как в контрольной популяции, скорость образования листьев, а часть особей имела даже более высокую ско-

рость. Кроме того, распределения особей во всех популяциях по данному признаку имели резко выраженный эксцесс (см. рис.1). Полученные данные свидетельствуют об определенной независимости процессов образования количества метамеров и их линейного роста, а также о более консервативном характере процессов образования количества метамеров главного побега в сравнении с процессом изменения их размеров, что имеет огромное значение для модулярных организмов. В частности, само возникновение розеточных, полурозеточных или безрозеточных форм растений связано с появлением и особенностями чередования брахиморфных (укороченные междоузлия) и долихоморфных (удлиненные междоузлия) структур и каждая архитектурная форма имеет свои преимущества в зависимости от условий среды (Марков, 1990). Стабильность процесса образования количества метамеров главного побега, особенно фотосинтезирующих модулей, в сочетании с высокой лабильностью процессов роста их линейных размеров способствует выживанию особей в меняющейся среде.

Интересны данные и об увеличении в составе популяций доли особей с высокой скоростью образования листьев, а также об интенсификации процессов отмирания листьев. Так как рост модулярных организмов представляет собой сочетание двух процессов – увеличения количества метамеров и их размеров, одна и та же площадь ассимилирующей поверхности может быть достигнута разными способами. Увеличение скорости образования листьев можно рассматривать в качестве компенсаторной реакции организма растения на снижение скорости роста их линейных размеров (в результате снижения общей площади листовой поверхности менее выражено, чем изменение линейных размеров особей, см. рис. 2 и 3). В условиях длительного поступления высокотоксичных газообразных веществ, вызывающих интенсификацию процессов старения и отмирания отдельных органов растений и их частей (Загрязнение воздуха ..., 1988; Илькун, 1978), усиление процессов отмирания листьев, наблюдаемое у семенного потомства, выращенного в условиях выровненного экофона, может рассматриваться как адаптивная реакция, способствующая избавлению от накопленных токсикантов. Адаптивными изменениями можно считать и выявленную у семенного потомства скерды низкую скорость роста ассимилирующей поверхности растений (уменьшение площади контакта с токсикантами), и ряд особенностей структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата семенного потомства скерды кровельной, выявленных в других экспериментах (см. выше). Увеличение в стрессированных популяциях доли особей с низкой скоростью роста линейных размеров листьев и низкими темпами развития, но с высокой скоростью

образования листьев можно рассматривать как адаптивную реакцию популяций малолетнего вида на длительное стрессовое воздействие.

Вполне понятно, что изменения структуры стрессированных популяций, выявленные у семенного потомства при полном снятии токсической нагрузки, в значительной степени усугубляются постоянным поступлением токсикантов и их аккумуляцией в окружающей среде, поэтому для природных популяций скерды кровельной из наиболее загрязненных местообитаний характерно снижение биомассы особей на целый порядок (Трубина, 2001) и преобладание в составе популяций двулетних особей при практически полном исчезновении в отдельные годы однолетних незимующих особей, тогда как в контрольных популяциях преобладают однолетние зимующие особи и довольно высока доля незимующих однолетников (Трубина, 1996; Трубина, Махнев, 1999). Видимо можно говорить о разных стратегиях самоподдержания популяций данного вида в загрязненных и незагрязненных местообитаниях. В обычных условиях самоподдержание этого вида осуществляется за счет высокой семенной продуктивности и быстрой смены поколений (Трубина, 1996; Трубина, Махнев, 1999) из-за небольшой продолжительности жизни большей части особей, тогда как в условиях длительного аэротехногенного загрязнения – за счет увеличения продолжительности жизни большей части особей на фоне существенного снижения семенной продуктивности. Рост продолжительности жизни в стрессированных популяциях происходит в основном за счет увеличения длительности прегенеративного периода развития особей, хотя были отмечены единичные случаи партикуляции и олигокарпии (Трубина, 1996). Кроме того, с учетом данных о ходе ростовых процессов в популяциях горошка мышиного, для которого, так же как и для некоторых других многолетних видов (Трубина, 1996), не было отмечено влияния загрязнения на размеры и биомассу особей, видимо, можно говорить о разных стратегиях достижения одних и тех же размеров ассимилирующей поверхности и биомассы в целом. В обычных условиях – это интенсивный рост в течение короткого промежутка времени, а в условиях загрязнения – пролонгированный рост при низкой скорости роста линейных размеров метамеров, что дополнительно компенсируется относительно высоким количеством метамеров и высокой скоростью их образования.

Автор выражает особую признательность студентке Уральского государственного университета Е.В. Михалевской за техническую помощь при проведении эксперимента.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 01-04-49543).



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева-Попова Н.В. Внутривидовая дифференциация дикорастущих видов под влиянием избытка тяжелых металлов в среде // Тр. Биогеохимической лаборатории. М., 1990. Вып. 21. С. 62–71.
- Загрязнение воздуха и жизнь растений / Под ред. Трешоу М. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 535 с.
- Илькун Г.Н. Газоустойчивость растений. Киев: Наук. думка, 1978. 246 с.
- Киселева И.С., Трубина М.Р., Михалевская Е.В. Адаптации фотосинтетического аппарата растений *Crepis tectorum* L. (сем. Asteraceae) к длительному аэротехногенному загрязнению фторидами // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке: Тез. докл. Международной конференции (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 1–6 октября 2001 г.). Сыктывкар: Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2001. С. 245–246.
- Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Изд-во Казанского университета, 1990. 178 с.
- Марков М.В. Особенности метамерного строения малолетних растений и аллометрический анализ репродукции в их популяциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 83–90.
- Махнев А.К., Трубина М.Р., Прямоноснова С.А. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–40.
- Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.
- Трубина М.Р. Аккумуляция фтора в лесных фитоценозах в районе криолитового завода // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 129–142.
- Трубина М.Р. Аномалии у некоторых видов травянистых растений в импактных зонах промышленных предприятий // Динамика лесных фитоценозов и экология насекомых вредителей в условиях антропогенного воздействия. Свердловск: УрО АН СССР, 1991. С. 96–99.
- Трубина М.Р. Тенденции в динамике состава экоморф при аэротехногенном загрязнении // Техногенные воздействия на лесные сообщества и проблемы их восстановления и сохранения. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 93–104.
- Трубина М.Р. Анализ состояния травянистой растительности в условиях хронического загрязнения кислыми газами / Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 1996.
- Трубина М.Р. Эколого-генетическая структура изменчивости в популяциях скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) // Экология. 2001. № 1. С. 38–43.
- Трубина М.Р., Киселева И.С., Михалевская Е.В. Структурно-функциональные адаптации растений скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) к аэротехногенному загрязнению фторидами // Биологические ресурсы и устойчивое развитие: Мат-лы междунар. научн. конф. (Пуцдино, 29 октября–2 ноября 2001 г.). Пуцдино: НИА-Природа, 2001. С. 227.
- 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.
- Andersson S. The evolution of self-fertility in *Crepis tectorum* (Asteraceae) // Pl. Syst. Evol. 1989. V. 168. P. 227–236.
- Arntz A.M., Delph L.F. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations // Oecologia. 2001. V. 127. P. 455–467.
- Byers D.L., Platenkamp G.A.J., Shaw R.G. Variation in seed characters in *Nemophilla menziesii*: evidence of genetic basis for maternal effect // Evolution. 1997. V. 51. № 5. P. 1445–1456.
- Burdon J.J., Harper J.L. Relative growth rate of individual members of a plant population // Ecology. 1980. V. 68. P. 953–957.
- Choe H.S., Chu C., Koch G., Gorham J., Mooney H.A. Seed weight and seed resources in relation to plant growth rate // Oecologia. 1988. V. 76. № 1. P. 158–159.
- Gross K.L. Predictions of fate from rosette size in four “biennial” plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota* and *Tragopogon dubius* // Oecologia. 1981. V. 48. № 2. P. 209–213.
- Harper J.L. Population biology of plants. London: Acad. Press, 1977. 892 p.
- Holderegger R. Changes in rosette size distribution of *Saxifraga mutata* in a successional sere // Bull. Geobot. Inst. ETH. 2000. V. 66. P. 3–10.
- Farris M.A., Lechowicz M.J. Functional interactions among traits that determine reproductive success in a native annual plant // Ecology. 1990. V. 71. № 2. P. 548–557.
- Maddox G.D., Antonovics J. Experimental ecological genetics in *Plantago*: a structural equation approach to fitness components in *P. aristata* and *P. patagonica* // Ecology. 1983. V. 64. № 5. P. 1092–1099.
- Meharg A.A., Cumbes Q.J., Machair M.R. Pre-adaptation of Yorkshire fog *Holcus lanatus* L. (Poaceae) to arsenate tolerance // Evolution (USA). 1993. V. 47. № 1. P. 313–316.
- Meyer S.E., Carlson S.L. Achene mass variation in *Ericameria nauseosus* (Asteraceae) in relation to dispersal ability and seedling fitness // Funct. Ecol. 2001. V. 15. P. 274–281.
- Pigliucci M., Diiorio P., Schlichting C.D. Phenotypic plasticity of growth trajectories in two species of *Lobelia* in response to nutrient availability // J. Ecology. 1997. V. 85. № 3. P. 265–276.
- Schmid B., Dolt C. Effects of maternal and paternal environment and genotype on offspring phenotype in *Solidago altissima* L. // Evolution. 1994. V. 48. № 5. P. 1525–1549.
- Shipley B., Peters R.H. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate // Funct. Ecol. 1990. V. 4. P. 523–529.
- Vaughton G., Ramsey M. Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae) // Ecology. 1998. V. 86. № 4. P. 563–573.
- Wilson G.B., Bell J.N.B. Studies of tolerance to sulphur dioxide of grass populations in polluted areas // New Phytol. 1986. № 102. P. 563–574.
- Wu L., Bradshaw A.D., Thurman S. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. The rapid evolution of copper tolerance in *Agrostis stolonifera* // Heredity. 1968. V. 34. P. 165–187.