

## СТРАТЕГИЯ ВЫЖИВАНИЯ *CREPIS TECTORUM* L. В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2011 г. М. Р. Трубина

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: mart@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 13.01.2010г.

Приведены данные демографических исследований популяций *Crepis tectorum* L. из загрязненных и незагрязненных местообитаний. Показано, что популяции существенно отличаются по целому ряду параметров – сезонной динамике прорастания семян, численности генераций, времени перехода особей к репродукции и скорости смены генераций в целом. Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях отсутствия и наличия загрязнения популяции малолетних видов растений могут использовать разные стратегии выживания.

**Ключевые слова:** монокарпичные растения, жизненный цикл, прорастание семян, популяция, динамика численности, фтор, двуокись серы.

Растения используют различные стратегии выживания в неблагоприятных условиях, в том числе и стратегию избегания стресса. Одним из механизмов избегания стресса у видов с семенным типом воспроизводства является изменение времени прорастания семян (Марков, 1990; Donohue, 2002; Harper, 1977). В частности, в условиях умеренного климата отсрочка прорастания до весны предотвращает гибель проростков в течение зимы. Осеннее прорастание, однако, может обеспечить селективное преимущество, когда риск смертности в течение зимы невысокий, так как позволяет растениям переходить к репродукции раньше и при больших размерах особей.

Избегание стресса при загрязнении может достигаться за счет механизмов, ограничивающих поступление избыточных концентраций токсикантов или способствующих их эффективному выведению (Загрязнение ..., 1988; Илькун, 1978; Taylor, 1978). Скорость поступления токсикантов, в организм зависит от условий окружающей среды. Одним из важных факторов, определяющих реакцию растений на стресс, вызванный загрязнением, считается температура. Известно, что при высокой температуре растения поглощают большее количество токсикантов и повреждения, обусловленные их воздействием, возрастают с увеличением температуры (Николаевский, 1979; Norby, Kozlowski, 1981; Taylor et al., 1985; Umbach, Davis, 1987). Учитывая тесную связь между температурой, интенсивностью газообмена и ростом особей, можно предположить, что в условиях загрязнения повреждаемость и смертность про-

ростков, развивающихся при повышенной температуре (весной и летом) будет более высокой, чем у проростков, развивающихся при пониженных температурах (осенью). Механизмом, способствующим выживанию популяции, может быть переход от весенней стратегии прорастания к осенней. Однако в условиях умеренного климата для осенних проростков существует высокий риск смертности в течение зимы. Более того, низкие температуры также усиливают негативный эффект загрязнения (Caporn et al., 1991; Kleier et al., 1998; Yoshida et al., 2004), а восприимчивость растений к заморозкам при загрязнении увеличивается (Caporn et al., 2000; Dueck et al., 1990/1991; Power et al., 1998). Таким образом, переход от весенней к осенней стратегии может наблюдаться только в том случае, если смертность проростков в течение зимы в условиях загрязнения будет достаточно низкой, а использование весенней стратегии не будет давать популяции очевидного преимущества.

Для проверки высказанных предположений были проведены демографические исследования популяции *Crepis tectorum* L., произрастающей в условиях длительного атмосферного поступления в среду соединений фтора и двуокиси серы.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Скерда кровельная (*Crepis tectorum* L., сем. Asteraceae) – широко распространенный монокарпичный полурозеточный вид растений (Andersson, 1989). Произрастает преимущественно на культивируемых полях, обочинах дорог, а

также в других местах с нарушенным растительным и почвенным покровом. Исследования проводили в окрестностях криолитового завода, расположенного вблизи г. Полевского (Средний Урал). Завод основан в 1907 г., объем выбросов составляет 6–7 тыс. т в год, в составе выбросов преобладают двуокись серы и соединения фтора. Характеристика района и особенности трансформации растительных сообществ в окрестностях завода были детально описаны ранее (Махнев и др., 1990; Трубина, Махнев, 1997).

Для исследований были выбраны популяции в импактной и фоновой зонах токсической нагрузки. Растения импактной популяции (ИП) произрастают на расстоянии 300 м от завода (содержание кислоторастворимых соединений фтора в надземной части растений достигает в среднем 4159 мкг/г) (Трубина, 1990) на нарушенных участках с разреженным растительным покровом (покрытие в среднем составляет 30%). Наиболее обильны здесь *Cirsium arvense*, *Artemisia absinthium*, *Festuca pratensis*, *Sonchus arvensis*, *Tussilago farfara*, *Leucanthemum vulgare*, *Elytrigia repens*, *Potentilla anserina*, *Pimpinella saxifraga*, *Lathyrus pratensis* и *Tanacetum vulgare*. Растения фоновой популяции (ФП) произрастают на культивируемом поле и его краях (участок расположен на расстоянии 50 км к северу от источника выбросов). На поле выращивают овес (*Avena sativa*) и вику посевную (*Vicia sativa*). Из сорных видов наиболее обильны *Thlaspi arvense*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium arvense*, *Galium aparine*, *Tripleurospermum inodorum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Elytrigia repens* и *Chenopodium album*. Покрытие на поле (включая культурные виды) в период максимального развития травостоя (июль) составляло в среднем 60 %, на краю поля – 90%. Растительный покров на краю поля представлен в основном теми же сорными видами, что и на культивируемом участке. Наиболее обильны были *Elytrigia repens*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium arvense* и *Tanacetum vulgare*.

В конце мая 2005 г. на участках с присутствием скерды в импактной зоне было зафиксировано и зарисовано 10 площадок размером 25 × 25 см, расположенных на расстоянии не менее 1 м друг от друга. В фоновой зоне 10 площадок размером 50 × 50 см были размещены в пределах возделываемого поля, другие 10 того же размера – на краю поля (расстояние между трансектами составило 300 м). В дальнейшем эти части фоновой популяции обозначены как фоновая популяция 1 (ФП<sub>1</sub>) и фоновая популяция 2 (ФП<sub>2</sub>) соответственно. Увеличение размеров площадок в фоновой зоне было вызвано низкой плотностью особей. Все особи, которые присутствовали на площадках, были помечены окрашенными палочками. Эта группа особей в дальнейшем условно названа “весенней” когортой, так как время прорастания точно неизвестно. В конце каждого последующе-

го месяца все вновь появившиеся проростки помечали палочками другого цвета. Когорты в дальнейшем называли июньская, июльская и т.д. В когортах ежемесячно отмечали количество живых и генеративных особей. После вспашки (начало сентября) площадки на поле были восстановлены для продолжения учётов. Наблюдения в 2005 г. были прекращены в октябре после установления снежного покрова. В середине июля 2006 г. для когорт прошлого сезона была сделана оценка выживаемости особей и отмечено количество генеративных особей. Общее количество замаркированных особей составило 688.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Импактная популяция характеризовалась более высокой плотностью особей, чем фоновая (см. таблицу). Наиболее многочисленной в популяциях была “весенняя” когорта. Новые проростки в ФП<sub>1</sub> появлялись в основном в июне и июле, в ФП<sub>2</sub> – в июне и сентябре. В ИП летние когорты, особенно июльская, были крайне малочисленны. Основная часть новых проростков появлялась в сентябре. Относительная численность особей июньской и июльской когорт в составе ИП была существенно ниже, чем в ФП<sub>1</sub> и ФП<sub>2</sub>, тогда как сентябрьской, наоборот, выше (рис. 1).

В ФП<sub>1</sub> и ФП<sub>2</sub> больше половины особей “весенней” когорты в конце мая находились в генеративном состоянии (рис. 2). В конце июня все особи завершили цикл развития. Особи июньской когорты в ФП<sub>1</sub> переходили к репродукции в августе и только 39 % особей завершили цикл развития в течение сезона. Остальные погибли в вегетативном состоянии в результате вспашки. В ФП<sub>2</sub> почти 60 % особей этой когорты перешли к репродукции уже в июле, и к концу сентября все особи завершили цикл развития. В ФП<sub>1</sub> третьей по численности была июльская когорта: 60 % ее особей завершили цикл развития в августе, остальные погибли в вегетативном состоянии в результате вспашки. В ФП<sub>2</sub> особи этой когорты не переходили к репродукции и погибли в течение зимы. Августовская когорта отсутствовала в ФП<sub>2</sub> и была крайне малочисленной в ФП<sub>1</sub>. Особи из этой, а также сентябрьской когорты в ФП<sub>2</sub> не переходили к репродукции и погибли в течение зимы.

В ИП в течение первого сезона к репродукции переходили особи из “весенней” и частично июньской когорты. Доля генеративных особей при этом оставалась очень низкой и не превышала 40 %. Кроме гибели особей, завершивших жизненный цикл, в течение сезона была отмечена гибель вегетативных особей. Количество погибших особей зависело от исходной плотности особей. Коэффициенты корреляции Пирсона между исходным количеством особей и количеством по-

Динамика численности когорт и общей плотности особей (шт/м<sup>2</sup>) в популяциях *Crepis tectorum* L. (приведены средние значения и стандартная ошибка)

| Когорта                        | Год и месяц учета |            |            |            |            |            |
|--------------------------------|-------------------|------------|------------|------------|------------|------------|
|                                | 1-й               |            |            |            |            | 2-й        |
|                                | Май               | Июнь       | Июль       | Август     | Сентябрь   | Июль       |
| Фоновая 1                      |                   |            |            |            |            |            |
| “Весенняя”                     | 20.8 ± 6.9        | 0          | 0          | 0          | 0          | 0          |
| Июньская                       | —                 | 7.2 ± 3.4  | 7.2 ± 3.4  | 4.4 ± 2.5  | 0          | 0          |
| Июльская                       | —                 | —          | 4.4 ± 2.1  | 0.8 ± 0.5  | 0          | 0          |
| Августовская                   | —                 | —          | —          | 0.4 ± 0.4  | 0          | 0          |
| Сентябрьская                   | —                 | —          | —          | —          | 0          | 0          |
| <i>D</i> , шт/м <sup>2</sup> * | 20.8              | 7.2        | 11.6       | 6.6        | 0          | 0          |
| Фоновая 2                      |                   |            |            |            |            |            |
| “Весенняя”                     | 8.4 ± 1.2         | 0          | 0          | 0          | 0          | 0          |
| Июньская                       | —                 | 3.6 ± 1.1  | 1.2 ± 0.6  | 0.8 ± 0.5  | 0          | 0          |
| Июльская                       | —                 | —          | 0.8 ± 0.5  | 0.8 ± 0.5  | 0.8 ± 0.5  | 0          |
| Августовская                   | —                 | —          | —          | 0          | 0          | 0          |
| Сентябрьская                   | —                 | —          | —          | —          | 2.4 ± 1.7  | 0          |
| <i>D</i> , шт/м <sup>2</sup>   | 8.4               | 3.6        | 2.0        | 1.6        | 3.2        | 0          |
| Импактная                      |                   |            |            |            |            |            |
| “Весенняя”                     | 537.6 ± 147       | 385.6 ± 72 | 310.4 ± 67 | 212.8 ± 41 | 174.4 ± 37 | 73.6 ± 25  |
| Июньская                       | —                 | 68.8 ± 31  | 59.2 ± 26  | 33.6 ± 16  | 32.0 ± 14  | 19.2 ± 13  |
| Июльская                       | —                 | —          | 8.0 ± 8.0  | 3.2 ± 3.2  | 3.2 ± 3.2  | 0          |
| Августовская                   | —                 | —          | —          | 19.2 ± 9.5 | 19.2 ± 9.5 | 11.2 ± 7.9 |
| Сентябрьская                   | —                 | —          | —          | —          | 275.2 ± 86 | 166.4 ± 50 |
| <i>D</i> , шт/м <sup>2</sup>   | 537.6             | 454.4      | 370.4      | 268.8      | 504.0      | 270.4      |

Примечание: *D* — общая плотность особей.

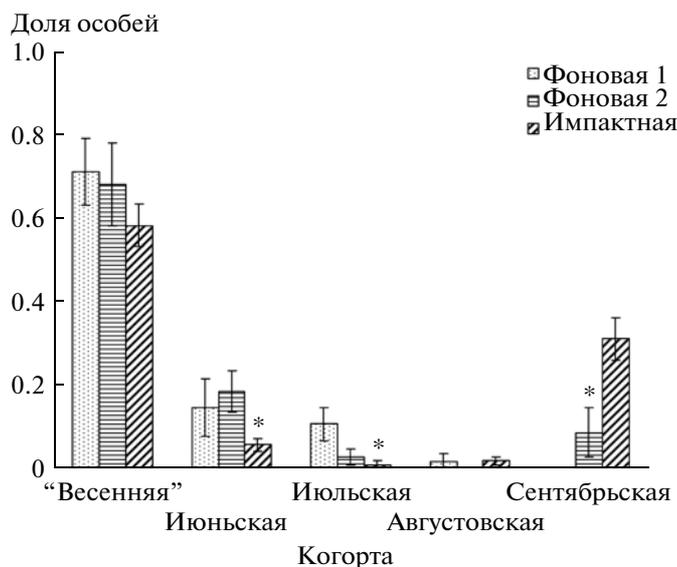
гибших в течение месяца составляли 0.92 ( $P < 0.05$ ), 0.54 ( $P < 0.11$ ), 0.88 ( $P < 0.05$ ) и 0.25 в июне, июле, августе и сентябре соответственно. В течение лета и осени наиболее высокая смертность наблюдалась в августе (рис.3). Июльская когорта характеризовалась самой высокой смертностью.

В течение зимы смертность в когортах была существенно выше, чем в летне-осенний период ( $P < 0.05$ – $0.001$ ). Наибольшая смертность особей наблюдалась в июльской когорте, наименьшая — в сентябрьской. Количество погибших в течение зимы особей также зависело от исходной плотности на площадке (коэффициент корреляции Пирсона равен 0.82 при  $P < 0.05$ ). В течение следующего сезона к репродукции в “весенней”, июньской, августовской и сентябрьской когорте перешло 19, 25, 33 и 5 % особей соответственно.

Таким образом, популяции загрязненных и незагрязненных местообитаний существенно отличались по динамике прорастания семян и соответственно по относительной численности осо-

бей разных когорт. Обе части фоновой популяции характеризовались очень низкой численностью осенней когорты, причем особи этой когорты были отмечены только на краю поля. В импактной популяции численность особей летних когорт, наоборот, была значительно меньше, чем осенней. Самой низкой численностью при этом характеризовалась июльская когорта.

“Весенняя” когорта была наиболее многочисленной во всех популяциях. Данные по выживаемости особей в течение зимы свидетельствуют о том, что в обеих частях фоновой популяции эта когорта, видимо, состоит преимущественно из особей, появившихся весной. В импактной популяции “весенняя” когорта в значительной степени состоит из особей, появившихся в течение предыдущего сезона. Интересно отметить, что выявленные отличия по времени прорастания в природных популяциях хорошо согласуются с данными эксперимента по оценке влияния температуры на ранние этапы роста и развития семенного потомства из этих популяций при отсут-



**Рис. 1.** Доля особей разных когорт (средние значения @ ошибка) в составе популяций @ *Crepis tectorum* L. в фоновой и импактной зонах загрязнения (\* – наличие значимых отличий по критерию Манн-Уитни (@ $P < 0.05$ )).

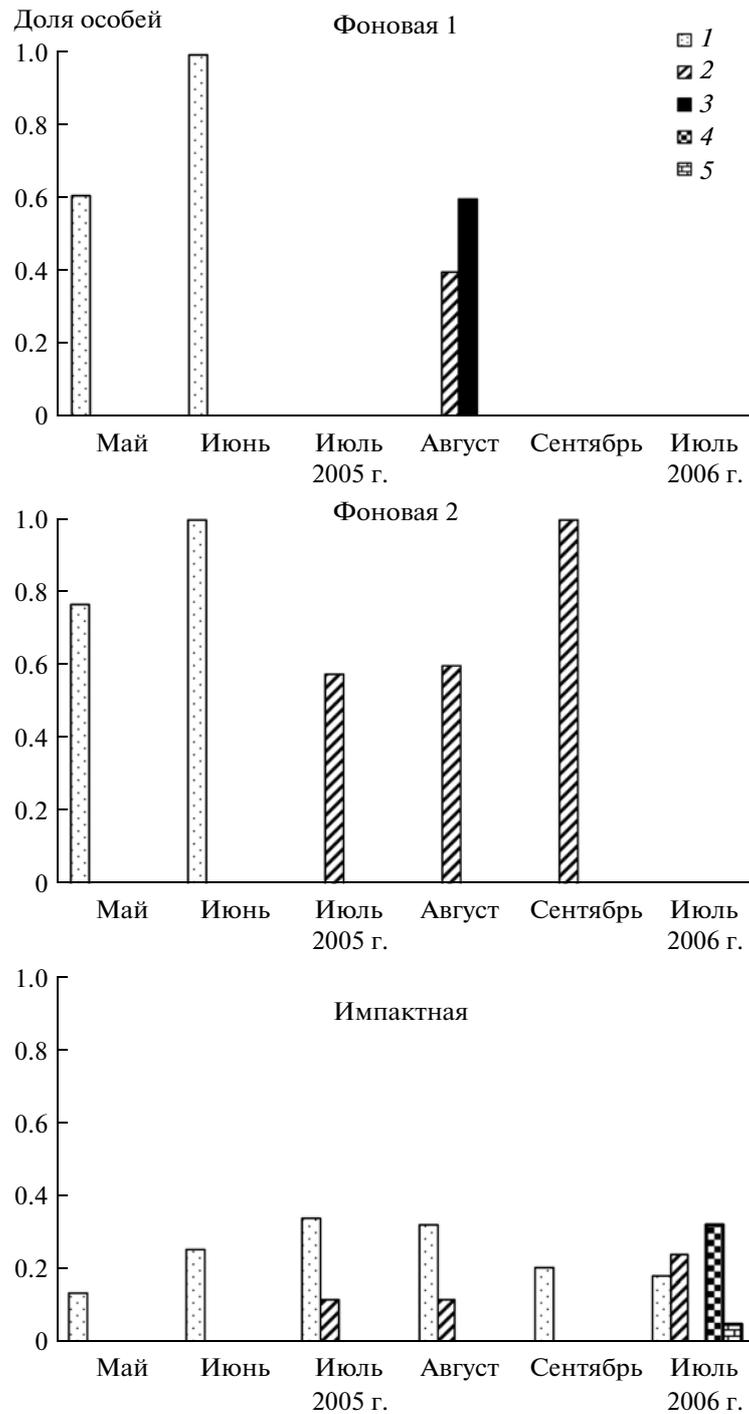
ствии токсической нагрузки (Трубина, 2006). В частности, при повышенной температуре интенсивность прорастания семян и жизнеспособность проростков из фоновой популяции были более высокими, чем у проростков из популяций загрязненных местообитаний, тогда как при пониженных температурах наблюдалась противоположная картина. Полученные данные в целом свидетельствуют о том, что фоновая популяция использует преимущественно весенне-летнюю стратегию прорастания, тогда как импактная – осеннюю.

Различия популяций по времени прорастания семян, видимо, отражают противоположные направления отбора в изученных местообитаниях. Отбор на весеннее или осеннее прорастание зависит от относительного риска смертности в течение зимы, а также от преимущества прорастания и развития особей весной (Donohue, 2002; Masuda, Washitani, 1992). При этом регуляция времени прорастания осуществляется через взаимодействие материнских растений со средой (Galloway, 2002; Byers et al., 1997). В фоновой популяции естественной гибели вегетативных особей в течение сезона не наблюдалось, и преимущественное использование весенне-раннелетней стратегии прорастания связано с высоким риском смертности особей, прорастающих поздним летом или осенью. Вспашка полей в регионе исследований, как правило, проводится в конце августа и сентябре, или в начале мая. В обоих случаях вероятность выживания и перехода к репродукции осо-

бей из позднелетней и осенней когорт существенно ниже, чем у особей, прорастающих поздней весной или летом, и результаты демографических исследований подтверждают это заключение.

В условиях хронического загрязнения (постоянное стрессовое воздействие) преимущественное использование осенней стратегии прорастания связано, как показывают данные, с высокой смертностью проростков, прорастающих и развивающихся при повышенной температуре, и высокой выживаемостью осенних проростков в течение зимы. Низкая жизнеспособность летних проростков может быть следствием совместного действия высокой температуры и загрязнения, так как интенсивность поглощения токсикантов и повреждаемость растений возрастают с увеличением температуры (Николаевский, 1979; Norby, Kozłowski, 1981; Taylor et al., 1985; Umbach, Davis, 1987). Данные эксперимента по оценке совместного воздействия температуры и фтора на ранние этапы роста и развития скерды кровельной (Трубина, 2007) также показали, что негативный эффект загрязнения на размеры и жизнеспособность проростков при повышенной температуре проявляется сильнее, чем при низкой. Жизнеспособность летних проростков может снижаться и в результате совместного эффекта засухи и загрязнения, который может усиливаться из-за сильно разреженного растительного покрова в загрязненных местообитаниях. Аддитивный эффект этих стрессирующих факторов показан в ряде экспериментов (Gordon et al., 1999; Takács et al., 2001). Интересно отметить, что в популяциях *Crepis tectorum* ssp. *pumila*, произрастающих в сухих местообитаниях, где риск смертности в течение лета из-за засухи наиболее высок, и семена прорастают преимущественно осенью (Andersson, 1992). Низкая жизнеспособность особей летних поколений в импактной популяции может быть также следствием усиления конкуренции за ресурсы в период наиболее интенсивного роста особей (лето) в условиях высокой плотности.

Другое выявленное отличие между популяциями связано со временем перехода особей к репродукции и продолжительностью жизненного цикла. Большая часть особей из фоновой популяции переходила к репродукции и заканчивала цикл развития в течение одного вегетационного сезона. При этом значительная часть особей переходила к репродукции в течение одного месяца. “Весенняя” когорта завершала полный цикл через 2 мес., июньская – через 3. Основной вклад в общий пул семян на поле осуществляли особи “весенней”, июньской и июльской когорт, а на краю поля – “весенней” и июньской. Задержка в развитии особей июльской когорты на краю поля, видимо, связана с более высокой сомкнутостью травостоя на этих участках (см. выше). В импактной популяции ни одна из когорт не завер-

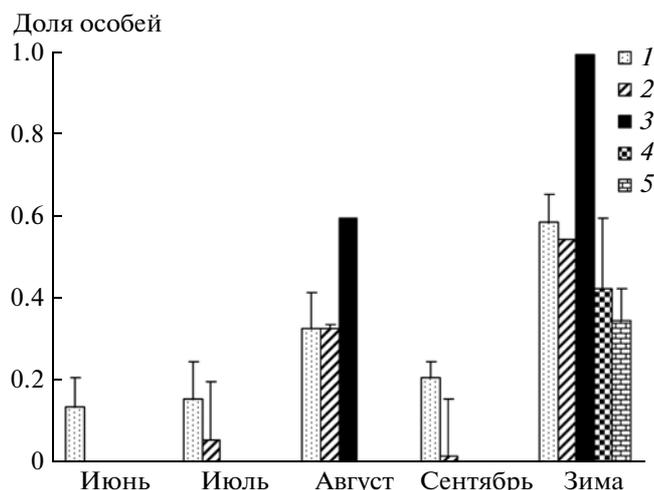


**Рис. 2.** Временная динамика доли генеративных особей в составе разных когорты в популяциях *Crepis tectorum* L. в фоновой и импактной зонах загрязнения.

1 – 5 – номер когорты: “весенняя”, июньская, июльская, августовская и сентябрьская соответственно.

шала полный цикл развития в течение сезона. В течение первого сезона к репродукции переходили в основном особи из “весенней” когорты, при этом доля генеративных особей в течение всего сезона оставалась низкой. Значительная часть

выживших после зимы особей этой когорты в середине следующего вегетационного сезона все еще находилась в вегетативном состоянии. Особи из других когорты, как правило, переходили к репродукции только на следующий год и доля гене-



**Рис. 3.** Временная динамика доли погибших вегетативных особей (средние значения  $\pm$  ошибка) в составе разных когорт в популяции *Crepis tectorum* L. из импактной зоны загрязнения.

1 – 5 – номер когорты: “весенняя”, июньская, июльская, августовская и сентябрьская соответственно.

ративных особей в каждой когорте, особенно в сентябрьской, в середине следующего вегетационного сезона была также очень низкой.

Полученные результаты хорошо согласуются с данными ранее проведенных исследований, в которых показано, что в популяциях скерды из загрязненных местообитаний преобладают особи, находящиеся в прегенеративном состоянии, а основная часть генеративных особей представлена двулетниками (Трубина, Махнев, 1999). Более того, задержка темпов роста и развития проявляется и у семенного потомства этого вида, выращенного при снятии токсической нагрузки (Трубина, 2005).

Замедление темпов роста и развития, снижение вклада в репродукцию – одна из наиболее распространенных реакций растений на неблагоприятные условия среды. Однако у рудеральных видов реакция на стрессовые воздействия часто проявляется в сокращении периода вегетативного роста и перераспределении ресурсов в продукцию семян (Марков, 1990; Grime, 1977; Harper, 1977), т.е. ведет к сокращению продолжительности жизненного цикла.

Увеличение продолжительности жизненного цикла в условиях загрязнения у такого типичного рудерального вида, как скерда кровельная, может быть обусловлено несколькими причинами. 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 ассимилирующая сфера растения (Марков, 1990). Размеры розетки,

площадь ее листовой поверхности в значительной степени определяют выживаемость особей, вероятность перехода к цветению и репродуктивный вклад (Марков, 1990; Gross, 1981; Harper, 1977; Holderegger, 2000; Farris, Lechowicz, 1990; Maddox, Antonovics, 1983). Таким образом, задержка перехода к репродукции в импактной популяции может быть связана с недостаточным развитием ассимилирующей поверхности розетки. Угнетение роста розетки может происходить в результате прямого действия токсикантов, аддитивного характера действия загрязнения и стрессорирующих факторов естественного происхождения, высокой плотности особей и, следовательно, нехватки ресурсов для нормального роста и развития. Задержка перехода к репродукции может быть также связана с увеличением в популяциях из загрязненных местообитаний доли особей с низкой скоростью роста и развития (Трубина, 2005; Cox, Hutchinson, 1981; Wilson, 1988).

Снижение скорости метаболизма – один из распространенных механизмов повышения резистентности живых организмов к стрессовым факторам, при этом небольшая скорость роста и развития является общей чертой стресс-толерантных видов растений (Grime, 1977). Отбор особей с низкой скоростью роста и развития в условиях загрязнения может быть обусловлен недостатком элементов питания в таких местообитаниях (Jowett, 1964). Кроме того, наблюдаемый феномен может быть связан с большей устойчивостью к загрязнению медленно растущих особей из-за невысокой скорости поглощения ими токсикантов, а также возможности перераспределения и выведения токсикантов в процессе жизнедеятельности (Николаевский, 1979; Рожков, Михайлова, 1989). Низкая скорость роста и развития может быть связана также с необходимостью вклада повышенного количества ресурсов в формирование защитных механизмов для выживания в условиях постоянного стресса, т.е. с “ценой” за адаптацию, но эти вопросы требуют специальных исследований.

В целом полученные данные свидетельствуют о том, что при отсутствии и наличии хронического атмосферного загрязнения популяции малолетних растений могут использовать разные стратегии выживания. Успешное существование популяций видов с семенным типом воспроизводства зависит от общего пула семян (Марков, 1990; Harper, 1977). Продукция семян и размеры особей зависят от особенностей жизненного цикла малолетних растений (однолетняя или двулетняя стратегия, летняя или зимняя однолетняя стратегия), которые в свою очередь тесно связаны со временем прорастания семян (Марков, 1990; Donohue, 2002; Harper, 1977; Farris, Lechowicz, 1990).

В типичной для рудеральных видов растений среде обитания — потенциально продуктивная среда с периодическими жесткими нарушениями, успешно воспроизводство популяций достигается за счет быстрой смены нескольких поколений в течение вегетационного сезона, что обусловлено преобладанием особей с высокой скоростью роста и развития и весенне-летней стратегией прорастания семян. Высокую скорость роста и развития особей рассматривают как одну из основных характеристик рудеральных растений, адаптированных к среде с временно благоприятными условиями (Grime, 1977), так как быстрая продукция семян гарантирует восстановление популяции после нарушений. Преимущественное использование весенне-летней стратегии прорастания позволяет избежать негативных последствий высокой смертности проростков в течение зимы и в результате регулярной вспашки.

В условиях хронического загрязнения успешное воспроизводство популяций осуществляется за счет отсрочки размножения и увеличения продолжительности жизни особей (медленная смена поколений), а также преимущественного использования осенней стратегии прорастания семян. Увеличение прегенеративного периода развития позволяет особям в условиях хронического стресса сформировать достаточную для перехода к репродукции ассимиляционную поверхность. Использование осенней стратегии прорастания позволяет популяции избежать негативных последствий совместного воздействия токсикантов и летних естественных стрессоров.

Автор выражает признательность Е. Л. Воробейчику за полезные замечания в ходе обсуждения статьи. Работа завершена при поддержке программы научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программы интеграционных и междисциплинарных проектов Президиума УрО РАН.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Загрязнение воздуха и жизнь растений / Под ред. М. Трешоу. Л.: Гидрометеоздат, 1988. 535 с.

Илькун Г.Н. Газоустойчивость растений. Киев: Наук. думка, 1978. 246 с.

Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1990. 178 с.

Махнев А. К., Трубина М. Р., Прямоносова 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.

Рожков А. С., Михайлова Т. А. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. Новосибирск: Наука, 1989. 158 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. Внутривидовая дифференциация скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) по скорости роста розетки и темпам развития особей. Эффект последствий длительного стресса // Экология. 2005. № 4. С. 243–251.

Трубина М.Р. Влияние температуры на рост и развитие скерды кровельной: эффект последствия загрязнения // Особь и популяция — стратегии жизни: Мат-лы IX Всерос. популяционного семинара. Уфа, 2006. Ч. 1. С. 431–436.

Трубина М.Р. Восприимчивость семенного потомства *Crepis tectorum* L. к температурным воздействиям в условиях загрязнения кислыми газами // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель: Мат-лы Междунар. науч. конф. Екатеринбург, 2007. С. 632–639.

Трубина М. Р., Махнев А. К. Динамика напочвенного покрова лесных фитоценозов в условиях хронического загрязнения фтором // Экология. 1997. № 2. С. 90–95.

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. Variation in heteroblastic succession among populations of *Crepis tectorum* // Nord. J. Bot. 1989. V. 8 (6). P. 565–573.

Andersson S. Phenotypic selection in a population of *Crepis tectorum* ssp. *pumila* (Asteraceae) // Can. J. Bot. 1992. V. 70. P. 89–95.

Byers D.L., Platenkamp G.A.J., Shaw R.G. Variation in seed characters in *Nemophila menziesii*: evidence of genetic basis for maternal effect // Evolution. 1997. V. 51. № 5. P. 1445–1456.

Caporn S. J. M., Mansfield T. A., Hand D. W. Low temperature-enhanced inhibition of photosynthesis by oxides of nitrogen in lettuce (*Lactuca sativa* L.) // New Phytol. 1991. V. 118. P. 309–313.

Caporn S. J. M., Ashenden T. W., Lee J. A. The effect of exposure to  $\text{NO}_2$  and  $\text{SO}_2$  on frost hardiness in *Calluna vulgaris* // Environ. Exp. Bot. 2000. V. 43. P. 111–119.

Cox R. M., Hutchinson T. C. Multiple and co-tolerance to metals in the grass *Deschampsia cespitosa*: adaptation, pre-adaptation and “cost” // J. Plant Nutrition. 1981. V. 3 (1–4). P. 731–741.

Donohue K. Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana* // Ecology. 2002. V. 83 (4). P. 1006–1016.

Dueck Th. A., Dorèl F. G., Ter Horst R., Van der Eerden L.J. Effects of ammonia, ammonium sulphate and sulfur dioxide on the frost sensitivity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Water Air Soil Pollut. 1990/1991. V. 54. P. 35–49.

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.

- Galloway L. F. The effect of maternal phenology on offspring characters in the herbaceous plant *Campanula americana* // J. Ecology. 2002. V. 90 (5). P. 851–858.
- Gordon C., Woodin S. J., Alexander I. J., Mullins C. E. Effects of increased temperature, drought and nitrogen supply on two upland perennials of contrasting functional type: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum* // New Phytol. 1999. V. 142. P. 243–258.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Natur. 1977. V. 111. P. 1169 – 1194.
- 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.
- Jowett D. Population studies on lead-tolerant *Agrostis tenuis* // Evolution. 1964. V. 18. P. 70 – 81.
- Kleier C., Farnsworth B., Winner W. Biomass, reproductive output, and physiological responses of rapid-cycling Brassica (*Brassica rapa*) to ozone and modified root temperature // New Phytol. 1998. V. 139. P. 657–664.
- 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.
- Masuda M., Washitani I. Differentiation of spring emerging and autumn emerging ecotypes in *Galium spurium* var. *echinospermon* // Oecologia. 1992. V. 89. P. 42–46.
- Norby R. J., Kozłowski T. T. Relative sensitivity of three species of woody plants to SO<sub>2</sub> at high and low exposure temperature // Oecologia. 1981. V. 51. P. 33 – 36.
- Power S. A., Ashmore M. R., Cousins D. A., Sheppard L. J. Effects of nitrogen addition on the stress sensitivity of *Calluna vulgaris* // New Phytol. 1998. V. 138. P. 663–673.
- Takács Z., Tuba Z., Smirnoff N. Exaggeration of desiccation stress by heavy metal pollution in *Tortula ruralis*: pilot study // Plant Growth Regul. 2001. V. 35. P. 157–160.
- Taylor G. E. Plant and leaf resistance to gaseous air pollution stress // New Phytol. 1978. V. 80. P. 523–534.
- Taylor G. E., Selvidge W. J., Crumbly I. J. Temperature effects on plant response to sulphur dioxide in *Zea mays*, *Liriodendron tulipifera*, and *Fraxinus pennsylvanica* // Water Air Soil Pollut. 1985. V. 24. P. 405–418.
- Umbach D. M., Davis D. D. Influence of humidity and temperature during exposure on SO<sub>2</sub>-induced leaf necrosis of Virginia pine and river birch // Can. J. For. Res. 1987. V. 17. P. 1213–1218.
- Wilson J. B. The cost of heavy-metal tolerance: an example // Evolution. 1988. V. 42 (2). P. 408 – 413.
- Yoshida K., Shibasaki R., Takami C. et al. Response of gas exchange rates in *Abies firma* seedlings to various additional stresses under chronic acid fog stress // J. For. Res. 2004. V. 9. P. 195–203.