

На правах рукописи

Жуйкова Татьяна Валерьевна

**РЕАКЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ НА
ХИМИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ**

03.00.16 – экология

03.00.05 – ботаника

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Екатеринбург

2009

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского
отделения РАН и в ГОУ ВПО Нижнетагильской государственной социально-
педагогической академии

Научный консультант – доктор биологических наук, профессор
Безель Виктор Сергеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Глотов Николай Васильевич,
доктор биологических наук, профессор
Таршис Галина Ильинична,
доктор биологических наук, старший
научный сотрудник
Петрова Ирина Владимировна

Ведущая организация – Башкирский государственный университет

Защита состоится «27» октября 2009 г. в 11 часов на заседании диссертацион-
ного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО
РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: 8(343) 260–82–56, адрес сайта: <http://ipae.uran.ru>,

E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии расте-
ний и животных УрО РАН, с авторефератом – на сайте ВАК: www.vak.ed.gov.ru

Автореферат разослан « ____ » _____ 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Золотарева Н. В.

Введение

Актуальность проблемы. Вследствие экстенсивного характера развития производственных сил общества растет деградация природной среды. Техногенное загрязнение в локальных масштабах достигло уровня экологически значимого фактора, лимитирующего выживаемость многих видов растений и существование природных систем.

Загрязнение окружающей среды токсичными веществами и их влияние на биоту определили два основных направления экологической токсикологии: 1) изучение закономерностей накопления и распределения токсикантов в объектах природной среды, 2) изучение реакции природных систем на химическое загрязнение (Безель и др., 1994; Воробейчик и др., 1994; Безель, 2006). Теоретической основой экотоксикологии служат фундаментальные закономерности функционирования и структуры природных систем популяционного и биоценотического уровней. Важнейшее значение имеет общая концепция устойчивости и стабильности этих систем (Безель, 2006).

Сегодня накоплено достаточно данных о содержании химических веществ в объектах природной среды и их потоков. Однако важна оценка значимости этих показателей для судьбы популяций и биоценозов. Популяционные и биоценотические механизмы устойчивости, обеспечивающие существование растительных систем надорганизменного уровня в условиях токсического действия факторов среды, остаются малоизученными. Практически отсутствуют данные о наличии в фитоценозах барьерной системы, ограничивающей избыточное вовлечение химических элементов в биогенные циклы и тем самым защищающей от токсического воздействия организмы следующих трофических уровней. Кроме того, при оценке экотоксических эффектов в ценопопуляциях и биоценозах зачастую не учитывается влияние погодно-климатических факторов, редко рассматривается совместное действие климатических факторов и токсического воздействия.

В связи с изложенным выше **целью работы** было изучение реакции растительных систем на токсическое загрязнение среды тяжелыми металлами и выявление механизмов их устойчивости на популяционном и фитоценотическом уровнях.

В соответствии с целью исследования были поставлены **следующие задачи:**

1. Анализ внутривидовой структуры модельного вида – одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* Wigg. s. l., морфологической и демографиче-

ской структуры ценопопуляций вида, их многолетней динамики и скорости развития растений в условиях фона и загрязнения среды тяжелыми металлами.

2. Изучение семенного воспроизводства, жизнеспособности и устойчивости к тяжелым металлам потомства модельного вида, произрастающего в условиях разного химического загрязнения.

3. Оценка энергетических затрат *T. officinale* на поддержание численности ценопопуляций в условиях токсического загрязнения среды.

4. Изучение реакции и механизмов устойчивости луговых сообществ территорий, подверженных в разной степени загрязнению тяжелыми металлами.

5. Выявление механизмов, ограничивающих интенсивное вовлечение химических элементов в биогенный обмен и обеспечивающих устойчивость растительных систем к химическому загрязнению на биоценоотическом уровне.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Устойчивость растительных систем может быть изучена в условиях экстремального воздействия, и химическое загрязнение именно такой фактор. Важно, что в условиях загрязнения возможны конкретные количественные оценки меры воздействия. Выполненные исследования проведены на конкретной территории (район действия Нижнетагильского металлургического комбината), в конкретной природно-климатической зоне, на конкретном объекте (*T. officinale*), однако реакция растительных систем на химическое загрязнение не является специфичной, поэтому полученные результаты имеют общебиологическое значение.

В ходе многолетних наблюдений за ценопопуляциями модельного вида показано, что они представлены двумя морфологическими формами (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.), обладающими разнонаправленными онтогенетическими стратегиями, различной чувствительностью к погодно-климатическим и токсическому факторам. Металлоустойчивость у *f. pectinatiforme* из загрязненной зоны, оцененная по индексам толерантности и листообразования, а также по процессам повреждения и восстановления корней, выше, чем у *f. dahlstedtii*. Изучение морфологической и онтогенетической структуры ценопопуляций, семенной продуктивности растений, жизнеспособности потомства в фоновых условиях и при токсическом воздействии показало, что химическое загрязнение модифицирует реакцию популяций на погодно-климатические факторы. Специфика воздействия поллютантов как стрессового фактора заключается в ускорении темпов развития растений на начальных этапах онтогенеза. Ответная реакция на неблагоприятные погодные

факторы проявляется в снижении доли растений прегенеративной фракции, повышении индексов старения, возрастности и эффективности ценопопуляции.

Выявлено, что в условиях химического загрязнения формируются луговые сообщества, отличающиеся от сообществ фоновой зоны систематической и биоэкологической структурой флоры, структурой доминирования видов в фитомассе и проективном покрытии, а также пониженной продуктивностью. Все это выступает в качестве ценотического барьера, который, наряду с барьерами организменного уровня, как правило, ограничивает избыточное вовлечение тяжелых металлов в биогенный обмен.

Практическая значимость работы. Изучение защитно-приспособительных механизмов, направленных на сохранение целостности популяций растений и травянистых фитоценозов в условиях локально загрязненных территорий, важно в связи с необходимостью сохранения видового разнообразия и продуктивности этих сообществ, составления долговременных прогнозов их развития, а также определения возможностей самовозобновления и самоподдержания. Выявленные механизмы устойчивости растений к высокому содержанию тяжелых металлов в почве необходимы для предсказания путей сохранения и развития растительного покрова в районах с техногенным загрязнением. Полученные данные об уровнях накопления тяжелых металлов в почвах и растениях могут быть использованы при разработке допустимых нагрузок на экосистему и природоохранных мер.

Материалы диссертации включены в лекционные и учебно-практические курсы «Общая экология», «Региональная экология», «Экологическая токсикология», «Экология человека», читаемые автором для студентов химико-биологического факультета Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии, а также используются при проведении полевых практик, выполнении курсовых и выпускных квалификационных работ.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Устойчивость ценопопуляций *T. officinale* при различном уровне загрязнения среды определяется наличием двух морфологических форм, способных в разной степени реагировать на химический стресс. Различия между формами проявляются в онтогенетических стратегиях, морфологической структуре, семенной продуктивности, жизнеспособности и металлоустойчивости потомства, энергетических затратах на воспроизводство. В градиенте загрязнения изменяется доля участия в ценопопуляциях этих форм, что определяет экологическую пластичность вида.

2. Химическое загрязнение модифицирует реакцию ценопопуляций *T. officinale* на погодно-климатические факторы. В благоприятные годы различия между *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* значимы, в неблагоприятные различия между формами одуванчика и растениями с разных по уровню загрязнения участков стираются. Неблагоприятные погодно-климатические факторы повышают энергетические затраты растений, необходимые для семенного воспроизводства ценопопуляций, произрастающих в условиях химического загрязнения.

3. В качестве факторов, ограничивающих вовлечение токсикантов в биогенный обмен, выступают накопительные способности растений, изменение видового состава фитоценозов, снижение общей продуктивности сообщества. При этом решающим является не прямое токсическое влияние возрастающих концентраций элементов в почвах, а вызванное этим формирование видового состава, отличного от фонового, и снижение общей фитомассы сообщества.

Апробация работы. Основные положения и результаты диссертационной работы докладывались на следующих научных конференциях, совещаниях и семинарах: I–IV, VI–X Всероссийские популяционные семинары «Экология и генетика популяций», «Жизнь популяций в гетерогенной среде», «Онтогенез и популяция», «Популяция, сообщество, эволюция», «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии», «Методы популяционной биологии», «Популяции в пространстве и во времени», «Особь и популяция – стратегия жизни», «Современное состояние и пути развития популяционной биологии» (Йошкар-Ола, 1997, 1998, 2000; Казань, 2001; Нижний Тагил, 2002; Сыктывкар, 2004; Нижний Новгород, 2005; Уфа, 2006; Ижевск, 2008); Международная научная конференция «Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты» (Сыктывкар, 2002); IV Международная научная конференция «Промислова ботаника: стан та перспективи розвитку» (Донецк, 2003); I Международная научно-практическая конференция «Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды» (Челябинск, 2006); I–II Всероссийские научно-практические конференции «Экология промышленного региона и экологическое образование», «Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования» (Нижний Тагил, 2004, 2008); IV, VI Международные научно-практические конференции «Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде» (Семипалатинск, 2006, 2008); VI Международная биогеохимическая школа «Биогеохимия в народном хозяйстве: фундаментальные основы ноосферных технологий» (Астрахань, 2008); XII съезд Русского ботанического общества (Петрозаводск, 2008).

Публикации. Опубликовано 120 работ, из них 112 по материалам диссертации, в том числе 10 статей в изданиях, рекомендуемых ВАК.

Личный вклад диссертанта. Автором или при его непосредственном участии осуществлялось планирование всех этапов работы, собран материал по внутривидовой, морфологической, эколого-демографической структуре модельного вида, семенному воспроизводству, проведены лабораторные эксперименты по оценке жизнеспособности и металлоустойчивости потомства одуванчика и полевые опыты. Совместно с коллегами выполнены геоботанические описания и изучена продуктивность травянистых сообществ. Лично диссертантом и под его руководством проведен отбор и подготовлены для химического анализа образцы снега, почвы и растительного материала. Автором выполнен статистический анализ полевого и экспериментального материала, совместно с коллегами – его обсуждение и обобщение.

Благодарности. Приношу сердечную благодарность моему учителю, научному консультанту, д-р. биол. наук, профессору, заслуженному экологу РФ Виктору Сергеевичу Безелю за совместное обсуждение и обобщение материала, ценные замечания, рекомендации, советы и всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Я благодарна моему наставнику д-р. биол. наук, зав. лабораторией популяционной радиобиологии В. Н. Позолотиной за тесное сотрудничество и поддержку на протяжении многих лет. Благодарю коллективы кафедры биологии НТГСПА, лаборатории популяционной экотоксикологии (ИЭРиЖ УрО РАН) и ее заведующего д-р. биол. наук Е. В. Воробейчика, а также канд. биол. наук, ст. науч. сотр. М. Р. Трубину и канд. биол. наук, ст. науч. сотр. М. С. Князева за всестороннюю помощь, замечания и рекомендации, сделанные в процессе выполнения работы. Выражаю искреннюю благодарность канд. биол. наук, доценту О. А. Тимохиной, канд. биол. наук, декану химико-биологического факультета НТГСПА Э. В. Мелинг, канд. биол. наук, доценту Н. М. Прушинской. Я признательна коллегам из МарГУ (г. Йошкар-Ола) – д-р. биол. наук, профессору Л. А. Жуковой, д-р. биол. наук, профессору Н. В. Абрамову, канд. биол. наук, доценту О. П. Ведерниковой, канд. биол. наук, доценту Ю. Г. Суетиной, из Института биологии Коми НЦ (г. Сыктывкар) – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Л. В. Тетерюк, из БашГУ (г. Уфа) – д-р. биол. наук, профессору М. М. Ишмуратовой за консультации и советы. Благодарю студентов химико-биологического факультета НТГСПА, которые в разные годы принимали участие в сборе и камеральной обработке полевого материала, постановке лабораторных экспериментов, проведении полевых опытов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 449 страницах машинописного текста, включает 82 таблицы (из них 19 в приложении) и 75 рисунков (их них 4 в приложении). В списке литературы 729 источников, в том числе 159 на иностранных языках.

Глава 1. Проблема устойчивости растительных систем к условиям техногенно нарушенной среды

1.1 Устойчивость растений к токсикантам техногенной природы. Химическое загрязнение является не столько качественно новым, сколько количественно значимым фактором. Выживаемость растений в стрессовых условиях техногенно загрязненной среды связана с сопряженностью механизмов газо- и металлоустойчивости с другими видами устойчивости, выработанными в процессе эволюции к экстремальным факторам природной среды, особенно засухо- и зимостойкостью (Тарчевский, 1964; Николаевский, 1969; Кулагин, 1974, 1985; Тарабрин, 1974; 1979; Илькун, 1983; Урманцев, Гудсков, 1986).

1.2 Влияние тяжелых металлов на растительные системы. Анализ литературы, представленный в разделах 1.2.1–1.2.3, показывает, что сегодня накоплено достаточно данных о содержании тяжелых металлов в растительных органах, а также об эффектах организменного уровня на действие токсикантов (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Нестерова, 1989; Ильин, 1991; Гуральчук, 1994; Барсукова, 1997; Серегин, Иванов, 1997, 2001; Prasad, 1995; Das et al., 1997; Grant et al., 1998; Sanità di Toppi, Cabbrielli, 1999; Rauser, 1999; Hall, 2002). Доля исследований, посвященных изучению механизмов популяционной адаптации и биоценотической устойчивости, значительно меньше. Большинство исследований биоценотического уровня посвящено анализу реакции на химическое загрязнение лесных фитоценозов и их составляющей – травяно-кустарничкового яруса (Черненькова, 1987б, 2000, 2002; Махнев и др., 1990; Воробейчик, Хантемирова, 1994; Вайцеховская, 1995; Трубина, 1996; Хантемирова, 1997; Безель, 2007, Freedman, Hutchinson, 1980; Forest Ecosystems in Industrial Regions, 1984; Pearce, 1986). Особенно мало работ, посвященных устойчивости луговых сообществ к химическому загрязнению.

При оценке экотоксических эффектов в ценопопуляциях и биоценозах зачастую не учитывается влияние погодноклиматических факторов, которые чаще всего модифицируют ответ популяций и сообществ на токсическое действие. В этой связи важно иметь достаточно длительный период наблюдений, в течение которого возможно изменение погодных факторов.

Популяционные и фитоценотические эффекты при химической деградации среды, характеризующая лишь отдельные компоненты биоценоза, не могут в полной мере отражать его состояние в качестве целостной биологической системы. Судьба биогеоценоза как комплекса живых, биокосных и косных компонентов в условиях любого вида антропогенного воздействия определяется тем, в какой мере такая система способна поддерживать необходимый уровень обмена веществ, включая круговорот химических элементов, энергии и информации внутри себя и по отношению к смежным биоценозам (Вернадский, 1965, 1967; Шварц, 1967). Ключевая роль в этих процессах принадлежит растениям. Анализ литературы показывает, что данные о наличии в фитоценозах механизмов, ограничивающих или усиливающих вовлечение химических элементов в биогенные циклы, практически отсутствуют.

Глава 2. Объект и методы исследования

2.1 Объект исследования. В качестве модельного вида в популяционных исследованиях был выбран одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. – семейство Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke), род *Taraxacum* Wigg. (Определитель..., 1994; Черепанов, 1995). Одуванчик – факультативный апомикт. В пределах вида различают большое количество апомиктических разновидностей – микровидов, биотипов меньшего размера, имеющих морфологические отличия, утративших способность к перекрестному опылению и существующих в одних биотопах (Аревшатян, 1970, 1975, 1984; Грант, 1984; Nilsson, 1947). В практической систематике с определенной долей условности такие группы приравниваются к «нормальным» амфимиктическим видам. Жизненная форма, структура однолетних и многолетних органов у всех микровидов комплекса *T. officinale* Wigg. s. l. одинаковы. Одуванчик – многолетний травянистый стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой вегетативных побегов (Ермакова, 1990). Биотипы различаются формой и степенью рассеченности листовой пластинки, долей и их зубцов. Повсеместная встречаемость, высокая семенная продуктивность, длительная продолжительность жизни обуславливают возможность использования данного вида для изучения экотоксических эффектов на популяционном уровне (Жуйкова, 1999). Устойчивость к химическому загрязнению на биоценотическом уровне изучена на примере разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных луговых сообществ вторичного происхождения.

2.2 Аналитическая часть: методика отбора проб почвы, снега и растений, физико-химические методы их анализа. Отбор и подготовку почвенных и рас-

тительных проб для химического анализа проводили общепринятыми методами (Алексеев, 1990; Ильин, 1991; Методические указания..., 1992) в соответствии с ГОСТ 17.4.4.02–84, ГОСТ 28168–89. Для изучения взаимосвязи в системе «почва – растение» почву отбирали в непосредственной близости от корневых систем растений, у которых для химического анализа были взяты подземные и надземные органы. Экстракцию металлов из почвы проводили 5 %-ной HNO_3 , из растительных образцов – 70 %-ной HNO_3 или смесью HNO_3 и HCl . В кислотных вытяжках почвы и растений измеряли концентрации Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Cd, Pb методом пламенной атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрофотометре AAS 300 фирмы Perkin Elmer (Хавезов, Цалев, 1983). На основании данных о концентрации химических элементов и фитомассе отдельных видов оценивали их участие в начальном этапе биогенного обмена химических элементов (P – вынос, мкг/м^2):

$$P = \sum C_i \times M_i, \quad (1)$$

где C_i – концентрация элемента в фитомассе i -го вида растений, мкг/г ; M_i – его надземная или подземная фитомасса, г/м^2 (Безель, Жуйкова, 2007).

2.3 Методы изучения ценопопуляций. Для изучения внутривокупационной и морфологической структуры вида в ценопопуляциях у растений одуванчика, находящихся в генеративном состоянии, определяли принадлежность каждого к морфологической форме и оценивали длину листовых пластинок и генеративного побега, их число, число долей и ширину средней доли листа, диаметр корзинки у основания, ее высоту и т. д. Растения отбирали методом случайной выборки. Объем выборки для изучения внутривокупационной структуры вида составил 8100 растений, морфологической – 5100. Онтогенетические стратегии исследуемых форм одуванчика выделяли в соответствии с методическими рекомендациями А. Р. Ишбирдина и М. М. Ишмуратовой (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002, 2004). Для характеристики демографической структуры ценопопуляций (на уровне вида) определяли плотность растений ($\text{шт}/0.25 \text{ м}^2$), тип онтогенетического спектра (Уранов, Смирнова, 1969; Животовский, 2001), коэффициент возрастности (Δ) (Уранов, 1975), индекс эффективности (ω) (Животовский, 2001), индекс восстановления (I_v), индекс старения (I_c) (Глотов, 1998).

Для изучения реакции мужского гаметофита на химическое загрязнение на временных препаратах определяли фертильность свежесобранной пыльцы ацетокарминовым методом (Паушева, 1974). Проанализировано 1050 временных препаратов, 10500 полей зрения. Степень дефектности пыльцы определяли согласно методикам, предложенным С. С. Хохловым с соавт. (1978), жизнеспособ-

собность – методом висячей капли (Паушева, 1974; Шварцман, 1986), проращиванием в чашках Петри и на рыльце пестика (Абрамова, Карлинский, 1968).

Семенную продуктивность определяли по методикам И. В. Вайнагия (1974), Р. Е. Левиной (1981). Семенной материал собирали и анализировали по семейно. Учитывали следующие показатели: общее число семян (шт/корз.), число выполненных и невыполненных семян (шт/корз.), массу 1000 шт. семян (г) (ГОСТ 130.56.4–67), среднюю семенную продуктивность (шт/раст.), реальную семенную продуктивность (шт/раст.) (Ходачек, 1970, 1978; Вайнагий, 1974). Объем выборки составил около 5000 растений.

Жизнеспособность семян и металлоустойчивость проростков оценивали в рулонной культуре методом корневого теста с собственными модификациями (Wilkins, 1957, 1978; Jowett, 1964), а также в чашках Петри. В качестве экспериментальных сред использовали дистиллированную воду, водные растворы солей тяжелых металлов, почву из мест произрастания материнских растений.

2.4 Фитоценологические исследования луговых сообществ. Описание видового состава травянистых сообществ проводили с использованием площадочных методов учета растительности (Учебно-полевая..., 1977; Миркин и др., 2000). На площади 100 м² выявляли полный список присутствующих видов растений (Понятовская, 1964). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Видовую насыщенность сообщества выявляли на площади размером 1 м² (10-кратная повторность), проективное покрытие – 0.25 м² (20-кратная повторность) (Миркин, Розенберг, 1978). Эколого-морфологическая характеристика видов дана по классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой (Серебряков, 1952, 1964; Серебрякова, 1963). Экологическая характеристика местообитаний на основе геоботанических описаний с использованием шкал Л. Г. Раменского и Д. Н. Цыганова получена в программном комплексе «Ecoscale».

Продуктивность сообществ изучали методом укусов (Александрова, 1958; Дымина, 1971; Jankowska, 1967) на учетных площадках размером 1×1 м, 0.50×0.50 м, 0.25×0.25 м; повторность 3–10-кратная соответственно. Подземную фитомассу отбирали методом монолитов (Шалыт, 1960) с площади 0.25×0.25 м в 10-кратной повторности.

2.5 Статистический анализ результатов проведен с использованием стандартных методов описательной статистики. Нормальность выборочных распределений проверяли с помощью критерия Колмогорова – Смирнова в модификации Лиллиефорса и Шапиро-Вилка, дополняющих друг друга.

Для выявления статистически значимых различий между парными выборками использовали t -критерий Стьюдента, различие между долями выявляли с помощью F -критерия, используя φ -преобразование $2 \arcsin \sqrt{p}$. Степень сопряженности между признаками оценивали с помощью корреляционного (вычисляли коэффициент ранговой корреляции Спирмена – r_s) и регрессионного анализа, в том числе множественного регрессионного анализа (пошаговая модель). Оценку сходства вариационных рядов проводили с использованием критерия согласия χ^2 (Снедекор, 1961; Лакин, 1990).

Для дифференциации выборок по комплексу признаков использован пошаговый дискриминантный анализ. Значимость отдельных факторов или их совместных эффектов оценивали одно-, двух- и трехфакторным дисперсионным анализом (модели с фиксированными и смешанными эффектами). Множественные сравнения проведены S -методом Шеффе (Гласс, Стенли, 1976). Кластерный анализ данных использован при оценке сходства уровней накопления тяжелых металлов надземными и подземными органами разных видов. Анализ данных выполнен в ПСП Statistica-6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001).

Глава 3. Физико-географические условия районов исследования

3.1 Физико-географические особенности Среднего Урала. Представлена характеристика географического положения (Прокаев, 1976), особенностей климата (Агроклиматические..., 1978), почвенного покрова (Урал и Приуралье, 1968), растительности Среднего Урала (Горчаковский, 1969).

3.2 Физико-географические особенности г. Нижний Тагил. Район исследования расположен в таежной географической зоне (подзона южной тайги), на территории крупного промышленного центра Свердловской области – г. Нижний Тагил (60° в. д., 58° с. ш.) (Нижний Тагил..., 1971; Климат..., 1984). Рельеф города увалисто-холмистый. Почвы дерново-среднеподзолистые и дерново-слабоподзолистые (Капустин, Корнев, 2000).

3.3 Основные источники и степень загрязнения природной среды. Промышленный комплекс представлен предприятиями черной металлургии, суммарный ежегодный выброс от промышленных источников ≈ 200 тыс. т. Приоритетные загрязнители – полиметаллическая пыль в виде окислов (Cr, Ni, Fe, Cu, Zn, Cd, Pb и др.) (О состоянии..., 2007).

3.4 Характеристика экотопов. Исследования проведены на 19 участках: 16 из них подвержены токсическому воздействию, 3 – фоновых (25–30 км от центра промышленных предприятий) (Жуйкова, 1999; Жуйкова и др., 2006). В совокупности участки образуют определенный градиент техногенной нагрузки,

что снимает возможные замечания о «мнимых повторностях» (Козлов, 2003; Козлов, Хелберт, 2006), поскольку мы делаем вывод об основных тенденциях (трендах) в градиенте загрязнения. Тип почвы на всех участках – дерново-подзолистый, разновидность – тяжелый суглинок с различной степенью оподзоленности, структура – мелкокомковатая и зернистая, рН 7.1–8.4. Подщелачивание почвы – результат деятельности металлургического, чугунно-литейного, коксохимического производств, огнеупорного и цементного заводов, в выбросах которых содержатся в больших количествах Са и Mg. Обеспеченность почв обменным калием высокая (10.26–16.62 мг/100 г почвы), обменными фосфатами – низкая (менее 8 мг P₂O₅ на 100 г почвы).

Концентрации подвижных форм металлов в почвах (мкг/г): Zn 19–901, Cu 0.5–951, Pb 0.3–193, Cd 0.05–2.65, Co 0.4–124, Ni 0.8–18; Cr 0.6–20, Mn 56–2365, Fe 789–1332. Содержание Fe, Cr, Ni, на всех участках не выходит за пределы кларковых уровней, и поэтому эти элементы не участвуют в формировании интересующего нас градиента загрязнения. Градиент химического загрязнения почв (S_i , отн. ед.) выражен через суммарную токсическую нагрузку (Безель и др., 1998):

$$S_i = (1/n) \sum_{j=1}^n \frac{C_j}{C_{\text{фон}}} , \quad (2)$$

где n – количество включенных в анализ химических элементов, C_j – концентрация каждого металла в почвах на каждом участке, $C_{\text{фон}}$ – концентрация соответствующего элемента на фоновом участке. Уровень общей токсической нагрузки изменяется от 1.00 до 33.00 отн. ед., в соответствии с которым проведено ранжирование участков и выделены фоновая ($S_i = 1.00$ – 1.47 отн. ед.), буферная ($S_i = 2.54$ – 8.38 отн. ед.) и импактная ($S_i = 22.78$ – 33.00) зоны. Содержание поллютантов в почве фоновых и других участков отличается (метод множественных сравнений Шеффе, $p < 0.01$). Аналогичные отличия показаны между участками импактной зоны и остальными.

Экологическая характеристика местообитаний (шкалы Л. Г. Раменского) на основе геоботанических описаний показала, что почти все участки по характеру увлажнения относятся к влажно-луговым (FE = 64–70 баллов), представлены плодородными почвами (NS = 10.2–12.1 баллов), по степени пастбищной дигрессии относятся к сенокосным и испытывают слабое влияние выпаса (PD = 3.2–4.0 баллов). Влажность на всех участках умеренно-переменная (VF = 8.25–10.0 баллов). Таким образом, показано высокое сходство исследуемых биотопов, за исключением содержания токсикантов в почве.

Глава 4. Популяционная структура *Taraxacum officinale* в условиях химического загрязнения среды

Наблюдения за ценопопуляциями *T. officinale* s. l. в период с 1996 по 2007 г. в пределах одних и тех же биотопов позволили исследовать их реакцию на химическое загрязнение при различных погодных-климатических условиях.

4.1 Внутрипопуляционная структура *T. officinale*. Структуру ценопопуляций *T. officinale* s. l. составляют две морфологические формы: одуванчик Дальшtedта (*T. off.* f. *dahlstedtii* Lindb. fil.) и одуванчик гребенчатовидный (*T. off.* f. *pectinatiforme* Lindb. fil.) (Жуйкова, 1999), которые различаются по степени рассеченности листовой пластинки. Более многочисленна на всех участках f. *dahlstedtii* (56–87 %). Доля форм в разные годы в пределах участка варьирует ($\chi^2 = 78.53$; $df = 20$; $p < 0.001$). При анализе зависимости доли f. *dahlstedtii* от уровня химического загрязнения использовано угловое преобразование долей через $2 \arcsin \sqrt{p}$, где p – доля формы на участке. Химическое загрязнение приводит к уменьшению в ценопопуляциях доли f. *dahlstedtii*. Данная зависимость аппроксимируется уравнением параболы второго порядка: $y = 2.3 - 0.08x + 0.002x^2$, где x – токсическая нагрузка на участке ($R^2 = 0.84$, $p < 0.001$).

4.2 Морфологическая структура растений *T. officinale*. Показана линейная зависимость длины и ширины листа у обеих форм одуванчика от уровня токсической нагрузки на участках ($R^2 = 0.51-0.94$; $p < 0.001$): длина уменьшается с 20–24 до 11–20 см, а ширина с 2.95 до 2.37 см). Число листьев также изменяется: у растений фонового участка – с 11 до 17 шт., буферного – с 11 до 26 шт., импактного – с 13 до 18 шт.

Развитие генеративной и вегетативной сфер происходит под действием погодных-климатических факторов. Множественный регрессионный анализ показал, что число листьев зависит от гидротермического коэффициента (ГТК – отношение суммы осадков за период с температурой более 10°C к сумме температур за этот период, уменьшенной в 10 раз, Романова и др., 1993) мая текущего года ($R^2 = 0.14-0.23$; $df = 1$; 282; $p < 0.01$). Влияние остальных анализируемых факторов (активные температуры (t) мая и июня, осадки за период с температурой выше 10 °C в мае и июне, ГТК августа и сентября предыдущего года, ГТК всего предыдущего вегетационного периода) слабое, и в большинстве случаев статистически незначимо. Различия по длине листа и числу листьев между формами одуванчика, между растениями из разных ценопопуляций и между значениями признака в разные вегетационные сезоны подтверждены трехфакторным дисперсионным анализом ($p < 0.001$). Значимо влияние взаимо-

действия факторов «токсическая нагрузка–вегетационный сезон» и «токсическая нагрузка–форма».

В благоприятный год (ГТК мая = 1.4) длина листа у растений обеих форм одуванчика со всех участков была максимальной. При этом независимо от степени благоприятности года химическое загрязнение приводит к уменьшению значений этого признака. Число листьев у растений со всех участков в благоприятные годы меньше, чем в неблагоприятные (ГТК мая = 0.2–1.0). В годы с высоким ГТК в градиенте загрязнения уменьшение длины листа сопровождается увеличением их числа. В неблагоприятные годы число листьев у растений со всех участков выше, по сравнению с благоприятными. Различий между растениями из разных зон загрязнения нет. На фоновом участке длина листа и число листьев у *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* практически совпадают. Химическое загрязнение приводит к нарастанию различий между формами. При этом в условиях высокого загрязнения минимальная длина листа и максимальное число листьев характерно для *f. pectinatiforme*. Противоположная реакция на загрязнение признаков длина и число листьев приводит к тому, что надземная фитомасса у исследуемых форм одуванчика остается постоянной в градиенте токсической нагрузки.

Число генеративных побегов зависит от ГТК августа и сентября предыдущего года (множественный регрессионный анализ, $R^2 = 0.12–0.20$; $df = 1; 282$; $p < 0.001$). Значимо влияние совместного действия токсической нагрузки и погодноклиматических условий ($F(4; 1121) = 3.65$; $p < 0.0058$). В годы, которым предшествует сухой сентябрь (ГТК = 0.5), число генеративных побегов у растений на всех участках максимально. Совместное действие неблагоприятных погодных условий и химического загрязнения приводит к снижению значений этого показателя у растений импактной территории. При недостаточном или избыточном увлажнении в сентябре у растений на всех участках число генеративных побегов меньше, чем в благоприятные годы.

Для оценки реакции морфологической структуры *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* на климатические условия были вычислены средние квадраты расстояний Махаланобиса (рисунок 1). Анализ проведен по совокупности признаков (длина листовой пластинки, ширина левой и правой средней доли листа, количество листьев и генеративных побегов) отдельно для каждой морфологической формы на каждом исследуемом участке. Группирующая переменная – год.

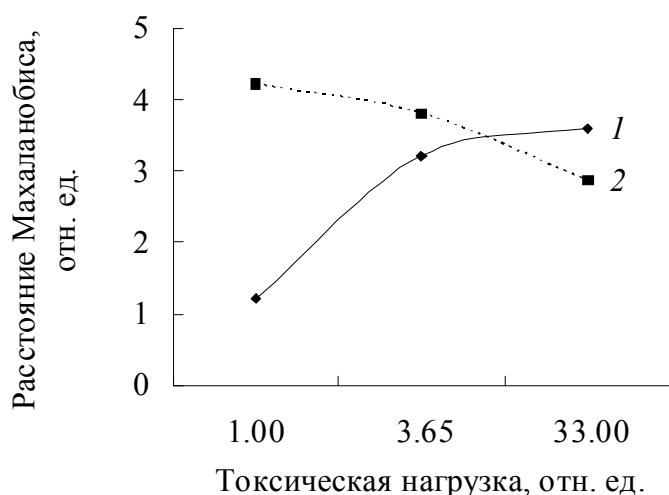


Рисунок 1 – Средние квадраты расстояний Махаланобиса, характеризующие близость морфологических признаков у *f. dahlstedtii* (1) и *f. pectinatiforme* (2) в разные вегетационные сезоны

Вегетативная сфера *f. pectinatiforme* в ценопопуляции фонового участка на условия вегетационного сезона реагирует наиболее резко, с увеличением загрязнения ее ответ на погодно-климатические факторы ослабляется. Реакция вегетативной сферы *f. dahlstedtii* на те же факторы имеет обратный характер. Различия между *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* по совокупности морфологических признаков подтверждены дискриминантным анализом ($F = 4.14$; $p < 0.01$).

4.3 Онтогенетические стратегии *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme*. Для *f. dahlstedtii* характерна защитная онтогенетическая стратегия (с увеличением стресса наблюдается усиление морфологической интеграции), для *T. off. f. pectinatiforme* – комбинированная стрессово-защитная с чередованием стрессовой и защитной компонент (рисунок 2).

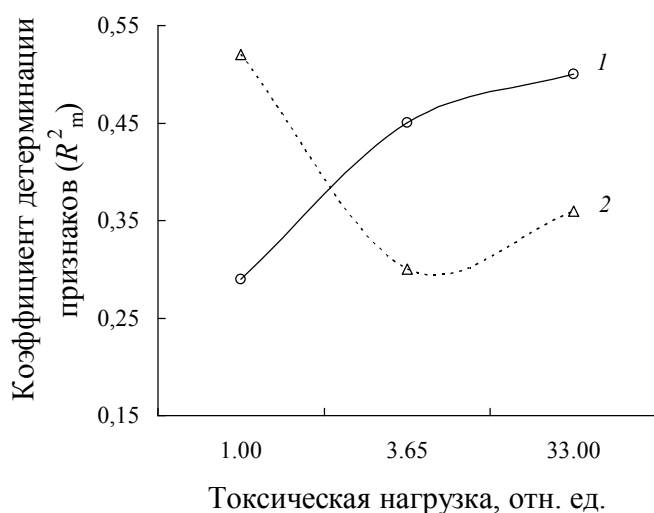


Рисунок 2 – Зависимость морфологической интеграции *f. dahlstedtii* (1) и *f. pectinatiforme* (2) от уровня токсической нагрузки. R^2_m – среднее значение квадратов коэффициентов корреляции всех признаков (Ростова, 1999)

Тип онтогенетических стратегий сохраняется и у потомства исследуемых форм, выращенного в условиях выровненного почвенного фона. Разнонаправленные онтогенетические стратегий у *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* позволяют виду *T. officinale* существовать в широком диапазоне экологических условий.

Это выступает в качестве механизма популяционной устойчивости к химическому прессу.

4.4 Демографические характеристики ценопопуляций

4.4.1 Плотность растений *T. officinale* варьирует от 16 до 712 шт/м². В градиенте химического загрязнения наблюдается увеличение плотности растений, наиболее выраженное на буферных участках. Показатель на фоновом участке отличается от такового на остальных (метод множественных сравнений Шеффе, $F(6; 63) = 11.63; p < 0.001$). Зависимость плотности растений от уровня токсической нагрузки аппроксимируется уравнением линейной регрессии: $y = (14.36 \pm 0.67) + (2.99 \pm 0.34) \times S_i$ ($R^2 = 0.52; df = 1; 68; p < 0.001$).

Плотность растений в разных зонах загрязнения зависит от ГТК мая (см. таблицу). В зоне высокого загрязнения плотность также зависит от суммы активных температур мая, осадков мая за период с температурой выше 10 °С и ГТК июня. Зависимость плотности растений от большого числа климатических факторов обуславливает более частые в этой зоне по сравнению с остальными изменения данного показателя.

Таблица – Результаты множественного регрессионного анализа зависимости плотности растений (y) от погодно-климатических факторов (x_i)

Зона загрязнения	R^2	Уравнение множественной регрессии
Слабое	0.27*	$y = (60.21 \pm 14.35) - (16.97 \pm 7.44) x_2$
Умеренное	0.48***	$y = (106.79 \pm 28.79) - (29.13 \pm 7.18) x_2$
Сильное	0.68***	$y = (162.37 \pm 27.56) - (51.73 \pm 14.56) x_2 - (0.27 \pm 0.08) x_4 + (1.67 \pm 0.67) x_6 - (28.79 \pm 11.74) x_3$

Примечание – Проанализированы факторы: x_1 – ГТК_{пред. года}; x_2 – ГТК_{мая}; x_3 – ГТК_{июня}; x_4 – сумма активных $t_{\text{мая}}$; x_5 – сумма активных $t_{\text{июня}}$; x_6 – сумма осадков за период активных $t_{\text{мая}}$; x_7 – сумма осадков за период активных $t_{\text{июня}}$; * – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$.

4.4.2 Онтогенетическая структура, индекс возрастности и средняя энергетическая эффективность ценопопуляций. В ценопопуляциях, как правило, присутствуют особи всех онтогенетических состояний. Базовый спектр характеризуется как нормальный, полночленный с преобладанием в нем группы виргинильных растений: j (16.5 %), im (20.7 %), v (33.5 %), g_1 (21.5 %), g_2 (3.3 %), g_3 (2.1 %), ss (2.0 %), s (0.4 %). Доминирует прегенеративная фракция (66–78 %). В отдельные годы наблюдается резкое снижение численности по-

стгенеративных растений вплоть до потери полночленности из-за отсутствия ss и s растений, а в некоторых случаях особей, находящихся в состоянии g_2 и g_3 .

По классификации Л. А. Животовского (2001) ценопопуляция *T. officinale* импактного участка на протяжении всего периода исследования характеризуется как молодая, циклические изменения онтогенетического состава носят характер осцилляций (рисунок 3). В ценопопуляциях фоновой и на некоторых участках буферной зон в отдельные вегетационные сезоны отмечены флуктуационные колебания онтогенетического состава, приводящие к переходу ценопопуляций из класса молодых в класс зреющих, что связано с увеличением доли молодых генеративных растений (Жуйкова и др., 2001; Жуйкова, 2002).

Стабильное преобладание молодых онтогенетических групп в структуре ценопопуляций и сохранение онтогенетических спектров, близких к базовому, независимо от уровня химического загрязнения и погодно-климатических условий свидетельствует об устойчивости онтогенетической структуры ценопопуляций.

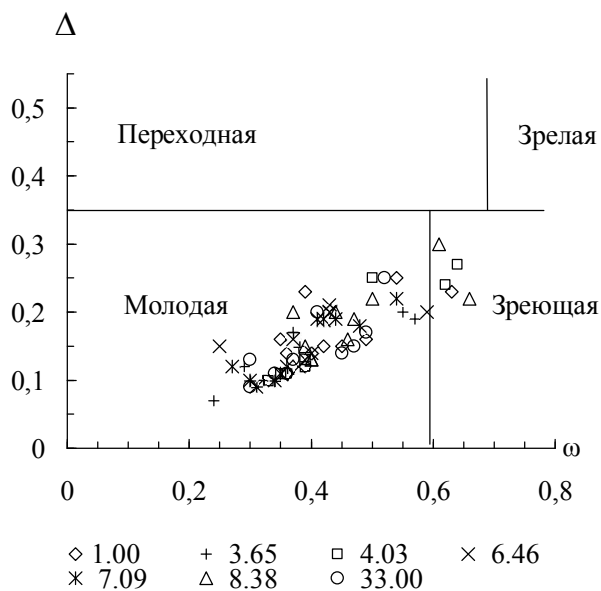


Рисунок 3 – Распределение ценопопуляций *T. officinale* в координатах дельта-омега.

Δ – индекс возрастности популяции (Уранов, 1975); ω – индекс средней эффективности (Животовский, 2001).

Формулы расчета:

$$\Delta = \sum k_i \times m_i / M, \quad (3)$$

$$\omega = \sum n_i e_i / \sum n_i, \quad (4)$$

где k_i и e_i – коэффициенты возрастности и эффективности каждого онтогенетического состояния (см. Животовский, 2001); m_i и n_i – абсолютное число растений i -го онтогенетического состояния; M – численность всей популяции.

Токсическая нагрузка на участках, отн. ед.

В качестве интегральной характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций использован индекс возрастности (формула 3). Зависимость исследуемого индекса от погодно-климатических факторов у ценопопуляций из зон слабого и умеренного загрязнения статистически незначима (множественный регрессионный анализ (пошаговая модель), $R^2 = 0.12-0.19$; $p > 0.05$). Индекс возрастности ценопопуляций сильно загрязненной зоны зависит от осадков за период с температурой июня более 10°C , суммы активных температур мая и июня и осадков мая ($R^2 = 0.66$; $p < 0.01$). При этом малые суммы активных температур и небольшое количество осадков за период с температурой выше 10°C в мае и июне способствуют повышению индекса возрастности ценопопуляций.

4.4.3 *Характеристика самоподдержания ценопопуляций.* Погодно-климатические условия в большей степени влияют на изменения численности растений прегенеративной фракции, зависимость которой от химического загрязнения статистически незначима ($R^2 = 0.05$; $p > 0.05$). В условиях слабого загрязнения индекс восстановления (I_B – отношение доли прегенеративной фракции к сумме прегенеративной и генеративной, Глотов, 1998) зависит от суммы активных температур мая и июня текущего года и от ГТК предыдущего вегетационного периода ($R^2 = 0.23–0.76$; $p < 0.05–0.001$). В условиях сильного загрязнения I_B зависит от суммы осадков за период с t более 10 °С в мае и ГТК мая–июня ($R^2 = 0.7$; $p < 0.001$). В благоприятные годы (сумма активных температур июня равна $406–497$ °С) во всех ценопопуляциях доля особей прегенеративной фракции выше по сравнению с неблагоприятными ($t_{\text{июня}} = 312–355$ °С) (рисунок 4).

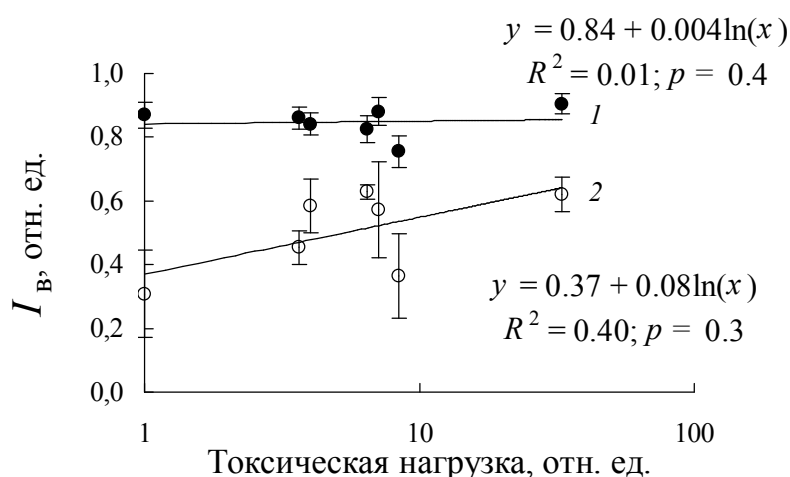


Рисунок 4 – Изменение индекса восстановления (I_B) ценопопуляций *T. officinale* в благоприятный (1) и неблагоприятный (2) вегетационные периоды

4.4.4 *Баланс численности онтогенетических групп *T. officinale*.* Проведены наблюдения за маркированными особями прегенеративного периода и молодыми генеративными растениями. В течение вегетационного сезона регистрировали долю погибших особей и долю особей, не изменивших онтогенетическое состояние и перешедших в следующее. Наибольшие различия отмечены между ювенильными растениями фоновой и импактной зон. На фоновом участке доля особей, перешедших из онтогенетического состояния j в im , составляет 22 %, на импактном – 58 % (критерий Фишера, $p > 0.05$). Гибель j растений в ценопопуляции фонового участка – 78 %, импактного – 40 % ($p > 0.05$). Последующие этапы онтогенеза активнее протекают в условиях загрязнения: меньше погибают и больше особей завершают свое развитие. Генеративная группа стабильна.

Интегральным популяционным показателем динамических процессов является индекс онтогенетического развития ($I_{\text{ОНТ.}}$) – доля особей, изменивших

свое онтогенетическое состояние по отношению к общему числу растений за время наблюдения (Заугольнова, 1977, 1994). В ценопопуляциях фоновой зоны $I_{\text{онт.}} = 0.1$, буферной – 0.13, импактной – 0.22. В разных условиях загрязнения $I_{\text{онт.}}$ статистически значимо различаются по критерию Фишера: фоновая – импактная: $F(1; 345) = 9.54; p < 0.001$; буферная – импактная: $F(1; 347) = 4.60; p < 0.05$.

Таким образом, тяжелые металлы ускоряют начальные этапы онтогенеза растений. Онтогенетическая структура ценопопуляций сильно загрязненной зоны зависит от большего числа погодно-климатических факторов по сравнению с таковой на остальных участках, что может отражать модификацию всей структуры популяции. При этом возможны потери вариант, наиболее устойчивых к действию погодно-климатических факторов. Такие растения преобладают в ценопопуляциях, расположенных в фоновой зоне и при слабом загрязнении и редко встречаются на сильно загрязненных территориях (Токсическое загрязнение..., 2005). В целом это приводит к снижению устойчивости популяции техногенно нарушенных биотопов к действию погодно-климатических факторов.

Глава 5. Семенное воспроизводство *Taraxacum officinale* в условиях токсического воздействия

5.1 Реакция мужского гаметофита *T. officinale* на химическое загрязнение среды. При химическом загрязнении снижается фертильность пыльцы ($R^2 = 0.79-0.85; p < 0.05-0.01$) за счет чего в ценопопуляциях появляется значительная доля растений со стерильной пыльцой. Размеры пыльцевых зерен значительно уменьшаются у f. *pectinatiforme* ($r_s = -0.96; df = 7; p < 0.001$), а у f. *dahlstedtii* отмечена только тенденция к снижению показателя ($r_s = -0.18; df = 7; p > 0.7$). На максимально загрязненном участке у растений f. *dahlstedtii* пыльца крупнее, чем у f. *pectinatiforme*. Различия между формами статистически значимы, что подтвердил однофакторный дисперсионный анализ ($F(1; 348) = 6.82; p < 0.01$). Доля особей с крупными пыльцевыми зернами уменьшается в градиенте загрязнения. В большей степени эффект поражения выражен у f. *pectinatiforme*.

5.2 Особенности семенной продуктивности растений *T. officinale* в условиях загрязнения. Общее число и количество выполненных семян в корзинке у исследуемых форм одуванчика не зависят от уровня загрязнения (общее: $r_s = -0.07, -0.13; p > 0.43-0.67$; выполненных: $r_s = -0.03, -0.07; p > 0.69-0.88$).

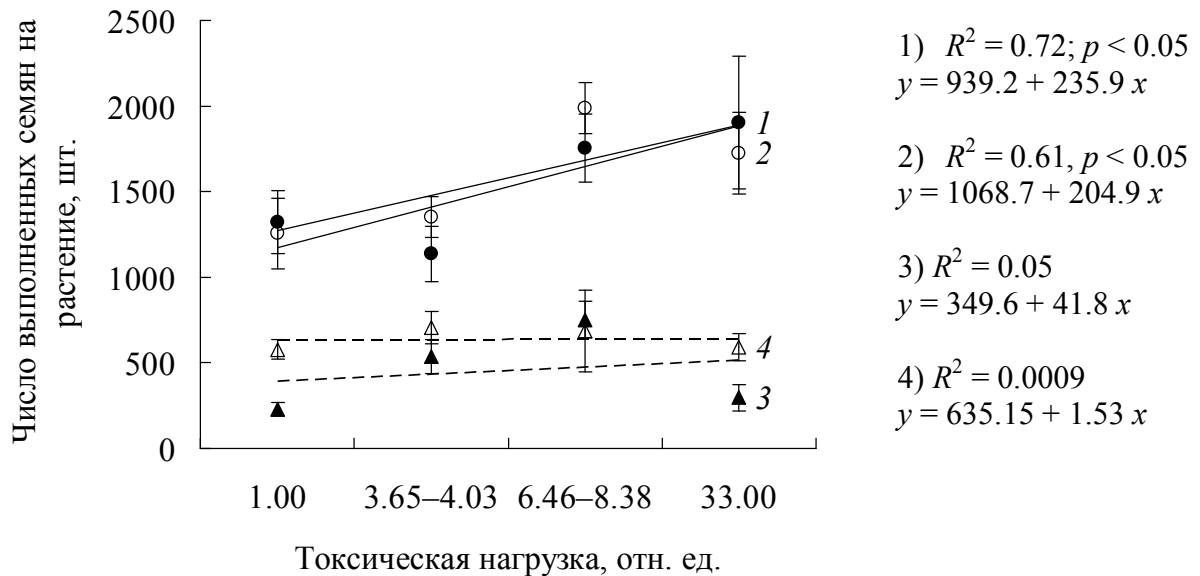
Наибольшее влияние (до 60 %, $p < 0.001$) на общее число и количество выполненных семян в корзинке оказывают погодно-климатические условия и сочетанное действие химического загрязнения и климатических факторов (26 %, $p < 0.01$). Общее число семян в корзинке зависит от ГТК (множественный регрессионный анализ, $R^2 = 0.22-0.50$; $df = 4$; 65; $p < 0.01-0.001$), суммы осадков за период с температурой более 10 °С ($R^2 = 0.26-0.65$; $df = 4$; 65; $p < 0.01-0.001$) и суммы активных температур ($R^2 = 0.20-0.65$; $df = 4$; 65; $p < 0.05-0.001$). Максимальные коэффициенты регрессии показаны для ГТК. Общее число семян в корзинке у обеих форм одуванчика на всех участках прямо зависит от ГТК мая текущего года. Увеличение количества осадков и как следствие ГТК в сентябре предыдущего поколения года сопровождаются повышением числа выполненных семян у растений на всех участках на следующий год.

На основании значений ГТК сентября предыдущего года исследуемые вегетационные периоды были отнесены к благоприятным (ГТК = 1.7–2.3) и неблагоприятным (ГТК = 0.1–0.7). В неблагоприятные вегетационные периоды у растений наблюдается снижение числа выполненных семян в корзинке: на фоновом и слабо загрязненном участках – в 1.5–3.5 раза, в условиях высокого загрязнения – не более чем в 1.5 раза. Число выполненных семян в корзинке независимо от загрязнения статистически значимо различается в благоприятный и неблагоприятный годы ($F(1; 54) = 5.3-78.4$; $p < 0.01-0.001$). Вклад фактора «благоприятность года» в общую изменчивость признака в фоновой зоне составляет 40–51 % ($p < 0.001$), на участках с $S_i = 8.38-33.00$ отн. ед. – 0.05–23 %, в условиях максимального загрязнения у *f. dahlstedtii* – 5 % ($p < 0.01$), у *f. pectinatiforme* – 23 % ($p > 0.05$).

Средняя семенная продуктивность (ССП) у растений одуванчика изменяется от 870 до 2700 шт., причем у *f. pectinatiforme* она выше, чем у *f. dahlstedtii* ($F(1; 916) = 11.49$; $p < 0.001$), и возрастает у обеих морфологических форм в градиенте токсической нагрузки в благоприятные годы. Однако статистически значимая зависимость ССП от уровня загрязнения показана только у *f. pectinatiforme* ($R^2 = 0.91$; $p < 0.04$). В неблагоприятные годы различия по этому показателю между растениями из разных ценопопуляций и между формами незначимы.

Реальная семенная продуктивность (РСП – число выполненных семян, шт./раст.) зависит от ГТК сентября предыдущего года (множественный регрессионный анализ (пошаговая модель), $R^2 = 0.3-0.53$; $df = 3$; 66 – 4; 65; $p < 0.001$). Минимальная РСП (230–893 шт./раст.), которая не зависела от уровня загрязне-

ния была зафиксирована в засушливый год ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 0.1$) (рис. 5). В благоприятные периоды ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 1.7\text{--}2.3$) РСП изменяется от 1000 до 2750 шт/раст. и увеличивается в градиенте загрязнения у обеих форм одуванчика (рисунок 5).



1, 3 – *f. dahlstedtii* – ГТК = 2.3 и 0.1 соответственно;

2, 4 – *f. pectinatiforme* – ГТК = 2.3 и 0.1 соответственно

Рисунок 5 – Изменение реальной семенной продуктивности растений в градиенте токсической нагрузки

5.3 Жизнеспособность и индивидуальная изменчивость семенного потомства *T. officinale* в условиях химического загрязнения среды.

5.3.1 Оценка жизнеспособности семенного потомства. У потомства с фонового участка независимо от условий вегетационного сезона значения энергии прорастания (Е, % от числа посеянных семян на 7-й день) и всхожести (В, % от числа посеянных семян на 14-й день) семян, выживаемости проростков (Вж, % от числа взошедших на 30-й день), листообразования (Л, % проростков с настоящим листом от Вж) и длины корней (Д, к., мм) у *f. pectinatiforme* значительно выше, чем эти же показатели у *f. dahlstedtii* (критерий Фишера, $F(1; 2998) = 51.9\text{--}281.9; p < 0.001$) (рисунок 6). При максимальном загрязнении в зависимости от условий вегетационного периода показатели жизнеспособности у *f. pectinatiforme* могут быть выше ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 0.1: F(1; 2998) = 84.2\text{--}90.3; p < 0.001$), равны ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 2.3$) или ниже ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 0.3: F(1; 2998) = 56.7\text{--}176.6; p < 0.001$), чем у *f. dahlstedtii*.

Длина корней у проростков изменялась от 1 до 200 мм. Изменение этого показателя в градиенте загрязнения в разные вегетационные сезоны было аналогично описанным выше критериям жизнеспособности. В неблагоприятные

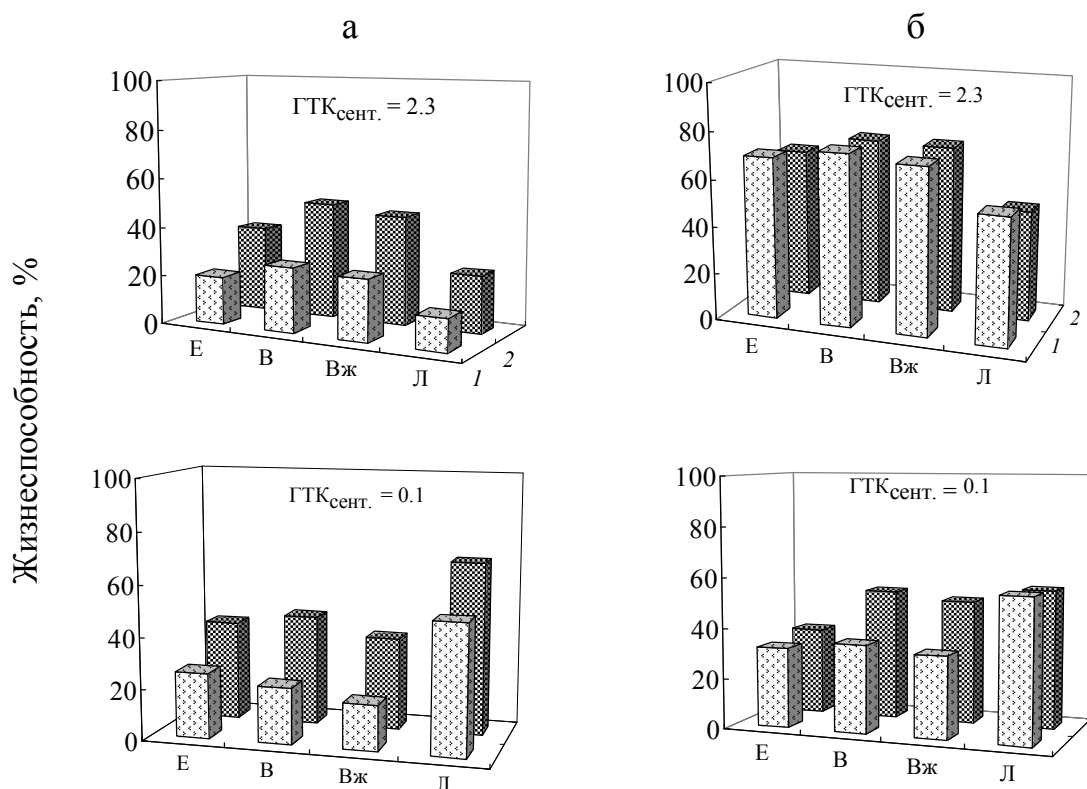


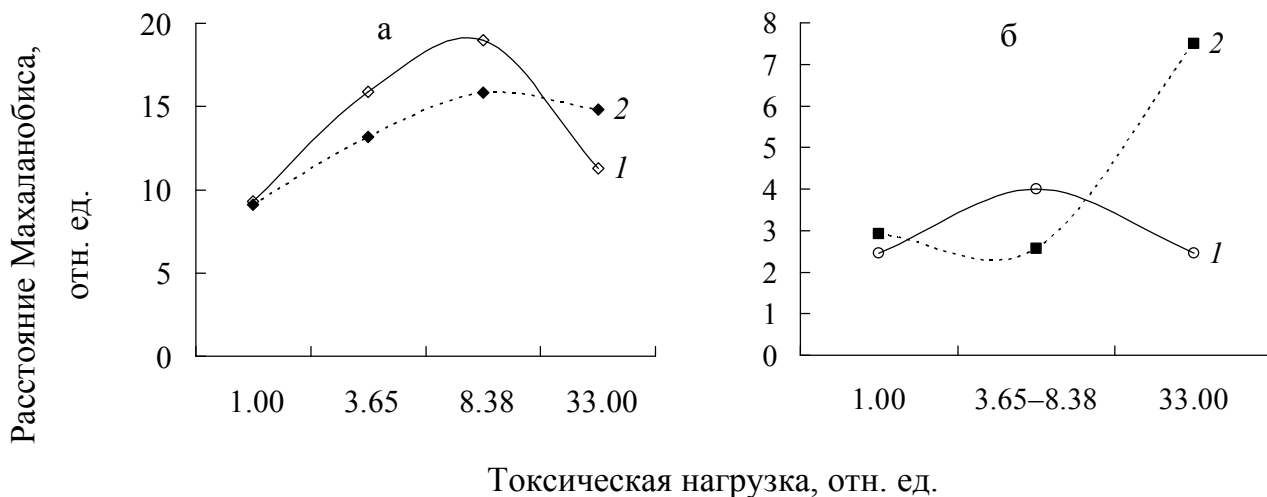
Рисунок 6 – Жизнеспособность семенного потомства *f. dahlstedtii* (1) и *f. pectinatiforme* (2) из ценопопуляций фоновой (а) и импактной (б) зон в разные вегетационные сезоны (обозначения показателей см. в тексте)

годы увеличивалась доля короткокорневых проростков (Д. к. менее 20 мм). В большей степени это было выражено у потомства с импактного участка: у *f. dahlstedtii* доля таких проростков в неблагоприятный год – 75.4 %, в благоприятный – 26.78 % ($F(1; 1395) = 258.1; p < 0.001$), у *f. pectinatiforme* 56.58 и 17.71 % соответственно ($F(1; 1648) = 172.4; p < 0.001$). При этом доля длиннокорневых проростков (Д. к. более 30 мм), независимо от года наблюдения, была значимо выше у *f. pectinatiforme*, чем у *f. dahlstedtii* (благоприятный год – 76.7 % и 65.9 % соответственно ($F(1; 2161) = 30.27; p < 0.001$); неблагоприятный – 24.0 % и 15 % ($F(1; 882) = 8.34; p < 0.001$)).

5.3.2 Влияние условий вегетационного сезона на семенное воспроизводство и жизнеспособность проростков *T. officinale*. Для установления степени близости показателей семенной продуктивности и жизнеспособности потомства в разные вегетационные сезоны был проведен дискриминантный анализ. Группирующая переменная – год (2000–2006 гг.). В первом случае в анализ были включены следующие показатели: число генеративных побегов, общее число семян и число выполненных семян в корзинке, ССП и РСП, масса 1000 шт. выполненных семян, во втором – Е, В, Вж, Л., Д. к. (выборки 2000–2004 гг.).

Интегральный показатель – среднее значение расстояний Махаланобиса (MSD), рассчитанных для каждого года (рисунок 7).

Семенная продуктивность растений в разные годы различается в большей степени, чем жизнеспособность потомства. В фоновой выборке различий между формами одуванчика по реакции показателей семенной продуктивности и жизнеспособности потомства на условия вегетационного периода не установлено. Высокий уровень химического загрязнения усиливает чувствительность *f. pectinatiforme* к смене климатических условий, которая у *f. dahlstedtii* остается на уровне фона.



Токсическая нагрузка, отн. ед.
 Рисунок 7 – Средние значения квадратов расстояний Махаланобиса, характеризующие близость показателей семенной продуктивности (а) и жизнеспособности потомства (б) *f. dahlstedtii* (1) и *f. pectinatiforme* (2) в разные вегетационные сезоны

5.4 Оценка металлоустойчивости семенного потомства *T. officinale*. Проведена серия опытов по культивированию семян на водных растворах солей $ZnSO_4$ (300 мг/л), $CuSO_4$ (100 мг/л), $Pb(NO_3)_2$ (300 мг/л) и $CdSO_4$ (3 мг/л). Влияние поллютантов оценивали, используя вышеобозначенные показатели: энергия прорастания и всхожесть семян, выживаемость проростков, индекс устойчивости растений ($I_{корн}$) – отношение длины корней у проростков на растворе с исследуемым металлом к таковой на воде (Wilkins, 1978), индекс развития листьев ($I_{лист}$) – отношение числа растений с настоящими листьями на растворе с металлом к таковому на воде (Позолотина и др., 2000).

Воздействие растворов $ZnSO_4$, $CuSO_4$, $Pb(NO_3)_2$ вызвало снижение всех обозначенных показателей у обеих форм одуванчика по сравнению с контролем. Жизнеспособность проростков, $I_{корн}$ и $I_{лист}$ у потомства из фоновой зоны оказались выше у *f. dahlstedtii*, а из импактной – у *f. pectinatiforme*. У проростков *f. dahlstedtii* с минимально загрязненных участков (1.00–3.65 отн. ед.) индекс устойчивости к меди выше, чем с остальных (*S*-метод, $F(3; 15) = 4.56$; $p < 0.05$). При проращивании семян из импактной зоны на растворах токсикан-

тов ($\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ и CdSO_4 абсолютные значения длины корней у *f. pectinatiforme* были выше, чем у *f. dahlstedtii*.

Некротическое поражение корней у *f. pectinatiforme* выражено в меньшей степени (критерий Фишера, $F(1; 298) = 7.8-43.8$; $p < 0.01-0.001$), а восстановление (появление боковых корешков в случае некроза апикальной меристемы) – в большей ($F(1; 298) = 102.7-142.0$; $p < 0.001$), чем у *f. dahlstedtii*.

Таким образом, у *f. pectinatiforme* из зоны загрязнения устойчивость к климатическим факторам ниже, чем у *f. dahlstedtii*, а металлоустойчивость, оцененная по индексам толерантности и листообразования, процессам повреждения и восстановления корней, выше. Это свидетельствует о возможной двойной стратегии адаптации ценопопуляций к химическому стрессу. У *f. dahlstedtii* приспособление к существованию в подобных условиях осуществляется путем выживания особей, семенное потомство которых обладает лучшими показателями жизнеспособности, а у *f. pectinatiforme* – устойчивости к металлам. Возможно, одной из причин установленного феномена является разнонаправленный отбор у разных морфологических форм в условиях токсического стресса, позволяющий поддерживать стабильную структуру ценопопуляций.

5.5 Энергетические затраты на воспроизводство. Общие энергетические затраты растений, включающие синтез пластических веществ, дыхание, прирост биомассы, производство семенного потомства и др., зависят от условий произрастания (Рахманкулова, 2002). Поскольку мы не можем рассчитать полные энергетические затраты, то учитываем лишь ту часть энергии, которая содержится в пластическом веществе семян. Оценены затраты только на семенное воспроизводство в изменяющихся погодных условиях и в зависимости от уровня загрязнения (Репродуктивные возможности..., 2002; Безель и др., 2004; Адаптационные возможности..., 2005; Токсическое загрязнение..., 2005).

На основании данных по числу (шт/раст.) и массе (г/1000 шт.) выполненных и невыполненных семян и их калорийности (4.54 и 4.11 ккал/г соответственно) (Северюхина, Жуйкова, 2003) были рассчитаны энергетические затраты растения на семенное воспроизводство и доля потерь на пустые семена в зависимости от условий вегетационного периода и уровня химического загрязнения. Энергетические затраты на разных этапах онтогенеза, оцененные через долю выживших особей, вычисляли в долях от общей энергии, потраченной материнскими растениями на формирование семян.

В благоприятный год ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 2.3$) доля энергетических потерь на пустые семена у обеих форм составляет 2–9 %, достигая 21 % у импактных

f. pectinatiforme. В неблагоприятный год ($\text{ГТК}_{\text{сент.}} = 0.1$) этот показатель у обеих форм был выше и варьировал от 26 до 53 %. Независимо от условий вегетационного периода у *f. dahlstedtii* под влиянием токсической нагрузки энергетические затраты на одно выполненное семя возрастают ($R^2 = 0.64-0.70$; $df = 1; 5$; $p < 0.03-0.01$), а у *f. pectinatiforme* влияние токсической нагрузки проявляется только в благоприятный год ($R^2 = 0.68$; $df = 1; 5$; $p < 0.03$), в остальные периоды этот показатель остается неизменным в градиенте загрязнения (Репродуктивные возможности..., 2002). Чем больше число выполненных семян на растении, тем меньше энергетические затраты на отдельное выполненное семя (рисунок 8). В благоприятный год количество семян велико, а затраты на формирование выполненного семени – низкие.

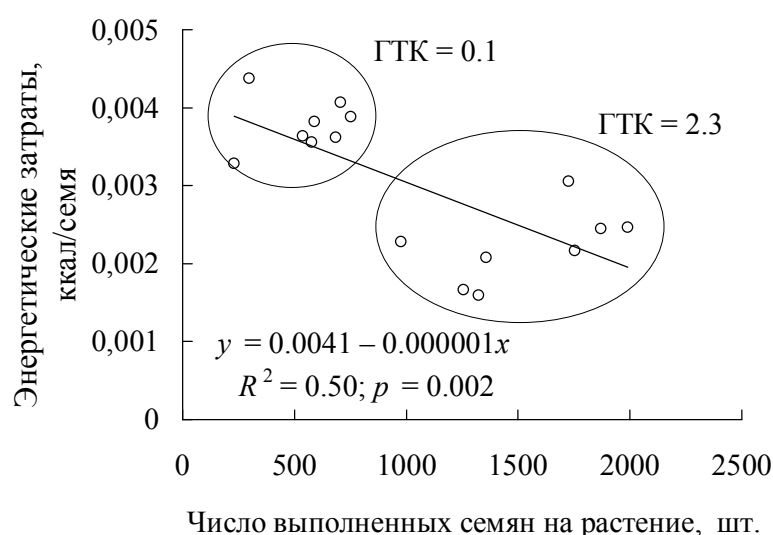


Рисунок 8 – Энергетические затраты *T. officinale* на формирование одного полноценного семени в зависимости от погодно-климатических факторов

От момента формирования семян до достижения растениями молодого генеративного состояния происходит поэтапное расходование материнской энергии (рисунок 9). На стадии g_1 во всех ценопопуляциях реализуется примерно равный ресурс независимо от первоначальных энергетических затрат материнских растений (растения фонового участка – 4.2 %, импактного – 6.0 % –

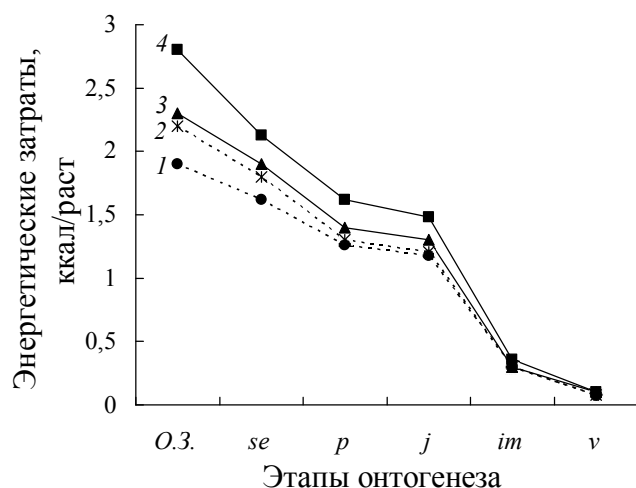


Рисунок 9 – Энергетические затраты растений на различных этапах онтогенеза. 1, 3 – *f. dahlstedtii* (фоновая и импактная соответственно); 2, 4 – *f. pectinatiforme* (фоновая и импактная); О. 3. – общие энергетические затраты материнских растений на воспроизводство

соответственно 0.09 и 0.15 ккал/раст.). Избыточные энергетические затраты материнских растений следует рассматривать в качестве необходимой компенсации за возможность в этих условиях обеспечивать достаточное семенное воспроизводство (Безель и др., 2004; Адаптационные возможности..., 2005; Токсическое загрязнение..., 2005).

Глава 6. Реакция луговых сообществ на токсическое воздействие

6.1 Флора луговых сообществ фоновых и техногенно нарушенных территорий. В градиенте возрастающей токсической нагрузки наблюдается снижение видовой насыщенности сообществ: в фоновой зоне этот показатель варьирует от 19.5 до 25.2 вида/м², в буферной – от 20.0 до 27.0, в импактной – от 5.9 до 16.6. Зависимость видовой насыщенности от уровня загрязнения аппроксимируется уравнением $y = (23.99 \pm 1.79) - (0.47 \pm 0.12) \times S_i$ ($R^2 = 0.67$; $df = 1; 6$; $p < 0.01$). Отмечено также изменение видового состава сообществ. Коэффициент Чекановского – Сьеренсена между сообществами фоновой территории равен 0.7. С ростом токсической нагрузки на участках различие между видовым составом фоновых и техногенно нарушенных сообществ увеличивается, соответственно коэффициент видового сходства снижается до 0.36 ($R^2 = 0.63$; $df = 1; 6$; $p < 0.01$).

Систематическая структура. Общее число родов во флоре сообществ в условиях химического загрязнения снижается с 41 до 19 ($R^2 = 0.33$; $df = 1; 6$; $p = 0.14$), число семейств в сообществах фоновой зоны равно 11, импактной – 10–6 ($R^2 = 0.30$; $df = 1; 6$; $p = 0.16$). Во всех исследуемых сообществах преобладают монотипные, реже олиготипные семейства. Химическое загрязнение приводит к уменьшению доли политипных семейств с 27.3 % до 13.3 % ($R^2 = 0.59$; $df = 1; 6$; $p < 0.03$): $y = (27.58 \pm 2.03) - (0.43 \pm 0.15) \times S_i$. Снижается также видовая насыщенность семейств – с 4.8 до 2.9 вида. Уменьшается коэффициент родовой насыщенности семейства (от 3.7 до 2.7 рода в семействе), при этом видовая насыщенность рода в градиенте загрязнения остается в пределах 1.15 вида.

Основу ценофлоры составляют три ведущих семейства (Asteraceae Dumort., Poaceae Varnhart, Fabaceae Lindl.), доля видов которых в градиенте загрязнения увеличивается с 57.1–58.5 % до 80 %. Далее в составе флоры сообществ, произрастающих в фоновых условиях и при среднем уровне токсической нагрузки, идут сем. Scrophulariaceae Juss. (7.7–11.4 %), Rosaceae Juss. (7.7–8.6 %), Apiaceae Lindl. (7.7–8.6 %). Наиболее чувствительны к химическому загрязнению виды семейства Apiaceae Lindl. и Rosaceae Juss., доля участия которых в видовом разнообразии сообществ снижается с увеличением загряз-

нения с 8.6 до 4.9 %. На максимально загрязненном участке представители данных семейств полностью выпадают из состава флоры.

6.2 Биоэкологическая структура луговых сообществ. В сообществах преобладают луговые виды, доля которых с увеличением токсического воздействия снижается с 74–77 % на фоновом участке до 55–64 % на импактном (Жуйкова, Мелинг, 2008). В условиях максимального загрязнения происходит усиление роли сегетальных, эрозиофильных и рудеральных видов. В составе сообществ импактной зоны их доля возрастает в 2.5 раза по сравнению с фоновыми.

Среди гидроморф доминируют мезофиты, доля которых в условиях загрязнения снижается с 88 до 80 %, при этом усиливаются позиции ксерофитов. Сообщества представлены многолетними травами (78–95 %), роль которых с увеличением загрязнения ослабевает: на фоновом участке – 87–91 %, в сообществах буферной зоны – от 84 до 96 %, в импактной – 79–80 %, и увеличивается доля малолетников. Из малолетних видов преобладают двулетние формы, доля которых возрастает с ростом токсической нагрузки с 3 до 15 %. Участие однолетних форм возрастает в фитоценозах буферных и одного из импактных участков ($S_i = 22.78$ отн. ед.), но в условиях максимального загрязнения ($S_i = 30.0$ отн. ед.) их доля резко снижается до уровня фоновой зоны. Наиболее представленной группой среди многолетников являются длинно- и короткостебельные жизненные формы. С увеличением химического загрязнения их роль в сообществах ослабевает: фоновая зона – 47–54 %, буферная – 41–49 %, импактная – 29–40 %.

Вторая по количеству видов группа в сообществах фоновой зоны – многолетние коротко- и длинностержнекорневые растения, далее идут дерновинные и корнеотпрысковые. Группы кистекокорневых и ползучих биоморф малочисленны. Надземностелющиеся растения представлены одним видом (*Trifolium repens* L.). При высокой токсической нагрузке представители последних трех групп не встречаются в составе сообщества. Высокие концентрации тяжелых металлов в почвах снижают доленое участие во флоре дерновинных видов с 9–15 % до 5 %. При этом доля стержнекорневых форм увеличивается с 13.2 % до 21.4 %, а доля корнеотпрысковых растений – с 5.7 до 20.0 %.

6.3 Изменение проективного покрытия в градиенте токсической нагрузки.

6.3.1 Суммарное проективное покрытие составляет 98–108 % и 66–76 % на фоновых и импактных территориях соответственно. Зависимость показателя от уровня загрязнения аппроксимируется уравнением регрессии $y = (111.74 \pm 6.5) - (1.60 \pm 0.45) \times S_i$ ($R^2 = 0.66$; $df = 1; 6$; $p < 0.01$).

6.3.2 Структура доминирования видов в проективном покрытии. Максимальное проективное покрытие видов отдельно взятого сообщества изменяется от 10.78 до 38.27 %. Виды с покрытием менее 10 % отнесены к группе «прочие». На фоновых участках покрытие доминанта составляет 21–22 %, содоминанта – 12–19 %, отдельных видов группы «прочие» от 0.05 до 8.49 %; на буферных покрытие доминанта – 10.75–23.06 %, содоминанта – 0.27–16.55 %, «прочие» – 0.03–9.63 %; в условиях сильного загрязнения покрытие доминанта 33.45–38.89 %, содоминанта – 23.00–30.58 %, виды группы «прочие» – 0.04–5.65 %. В результате химического загрязнения снижается суммарное покрытие видов группы «прочие»: фоновая – 51–66 %, буферная – 58.54–78.96 %, импактная – 28.89–38.11 %. При сильном загрязнении, как и на фоновом участке, в сообществах выделяются один доминант и один содоминант. Однако химическое загрязнение приводит к усилению роли доминанта и содоминанта по сравнению с видами группы «прочие». Прослеживается различие между покрытием содоминантов и отдельных видов группы «прочие»: на фоновом участке покрытие содоминантов превышает максимальное покрытие видов группы «прочие» в 1.8–2.2 раза, на буферном в 1.2–1.8 раза, на импактном в 5.2–5.5 раза. Таким образом, в сообществах буферной зоны различия между содоминантами и «прочими» стираются, а в условиях высокого загрязнения усиливаются.

В качестве доминантов на фоновых участках выступают чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.) или мятлик луговой (*Poa pratense* L.) В сообществах буферной зоны доминантами могут быть клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), клевер гибридный (*T. hybridum* L.), манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L. s.l.), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.), мятлик болотный (*Poa palustris* L.). В сообществах импактной зоны доминирует вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.).

6.4 Смена флористического состава в градиенте токсической нагрузки. На основании классификации И. И. Шиловой и А. И. Лукьянец (1989) выделено три группы видов:

1. неустойчивые к высоким уровням загрязнения, встречающиеся в сообществах фоновой зоны и на слабо загрязненных территориях: хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia* L.), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.), гвоздика травянка (*Dianthus deltoides* L.), мелколепестник едкий (*Erigeron acris* L.) – доля этих видов в градиенте загрязнения уменьшается с 37.1 до 25.6 %;

2. наиболее устойчивые к загрязнению виды, встреченные во всех сообществах: горошек мышиный (*Vicia cracca* L.), одуванчик лекарственный (*T. of-*

ficinale s. l.), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), осот огородный (*S. oleraceum* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), мятлик луговой (*Poa palustris* L.), иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub.) и др.) – доля видов данной группы возрастает с 63–65 % на фоновых территориях до 76–79 % на импактных;

3. условно устойчивые виды, которые появляются в сообществах техногенно нарушенных территорий: мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis* L.), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.), ястребинка онежская (*Hieracium onegense* (Norr.) Norr.), чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.), люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina* L.), горчак желтый (*Picris hieracioides* L.) – доля видов этой группы в сообществах техногенно нарушенных территорий составляет 15.6–26.7 %.

6.5 Продуктивность луговых сообществ и запас фитомассы в условиях химического загрязнения среды. В разделах 6.5.1–6.5.3 представлены данные по общей продуктивности сообществ, изменению фитомассы на уровне семейств и структуре доминирования видов в надземной фитомассе. Химическое загрязнение приводит к снижению надземной и подземной фитомассы (надземная: $r_s = -0.47$; $df = 48$; $p < 0.001$; подземная: $r_s = -0.70$; $df = 48$; $p < 0.001$).

Множественный регрессионный анализ (пошаговая модель) показал, что продуктивность сообществ зависит от суммы активных температур мая ($R^2 = 0.46$; $p < 0.01$ – прямая зависимость) и июля ($R^2 = 0.30$ – 0.47 ; $p < 0.01$ – обратная зависимость) и ГТК этих же месяцев ($R^2 = 0.46$ – 0.47 ; $p < 0.01$ – обратная зависимость). В благоприятные (сумма активных температур мая равна 499 °С) и средние ($t_{\text{мая}} = 284$ °С) по степени благоприятности годы она снижается в градиенте загрязнения, в неблагоприятные ($t_{\text{мая}} = 244$ °С) – остается на уровне фоновых (рисунок 10).

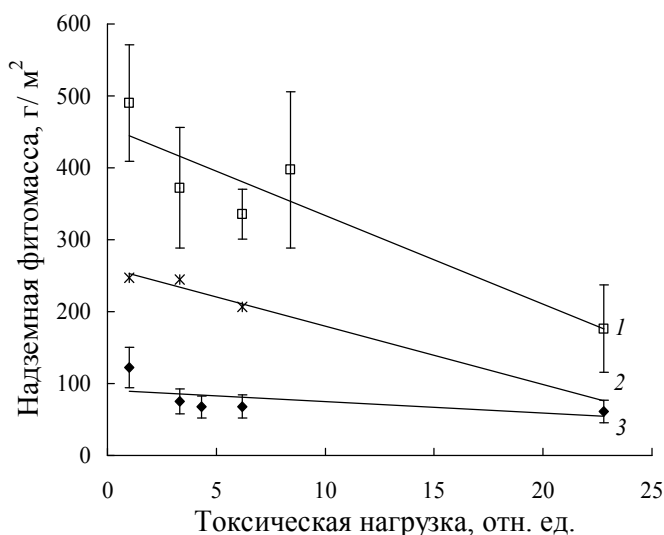


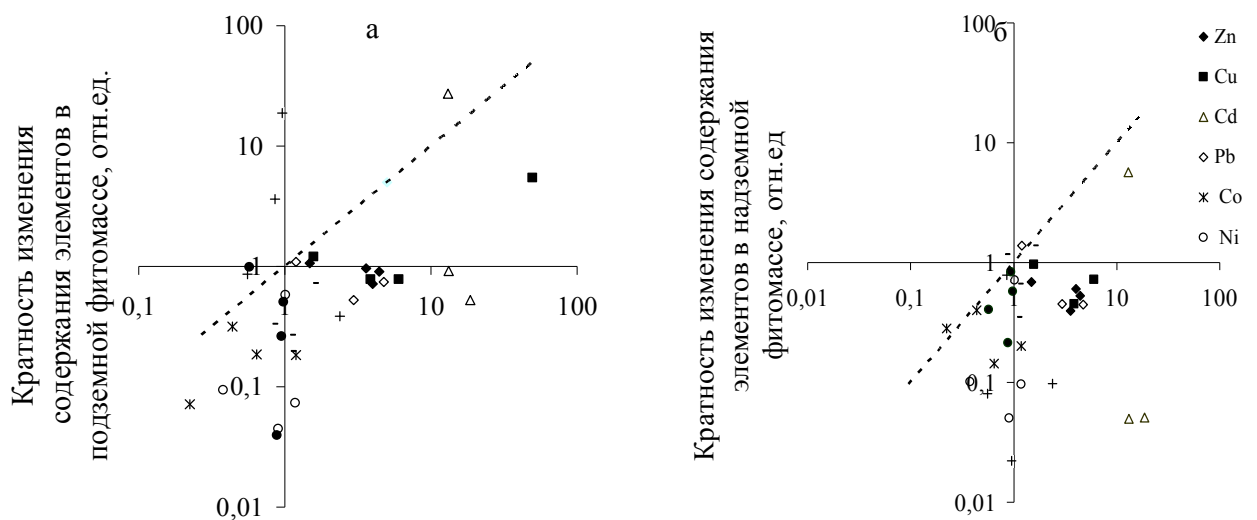
Рисунок 10 – Изменение надземной фитомассы в градиенте токсической нагрузки в разные по погодно-климатическим условиям вегетационные сезоны.

1 – благоприятный ($R^2 = 0.85$; $df = 1; 3$; $p < 0.01$); 2 – средний ($R^2 = 0.99$; $df = 1; 1$; $p < 0.05$); 3 – неблагоприятный ($R^2 = 0.31$; $df = 1; 3$; $p > 0.05$)

ГЛАВА 7. Роль травянистых растительных сообществ в формировании биогенных циклов химических элементов

Устойчивость биогеоценоза в условиях любого вида антропогенного воздействия определяется тем, в какой мере такая система способна поддерживать необходимый уровень обмена вещества. Нами рассмотрен только этап вовлечения химических элементов в биогенный обмен (вынос). Под термином «вынос» мы понимаем содержание химических элементов в надземной и подземной фитомассах на единице площади ($\text{мкг}/\text{м}^2$). Априори можно ожидать, что вынос определяется следующими факторами: 1) возрастающими в почвах уровнями элементов в химических формах, доступных растениям; 2) изменением видового состава фитоценозов под влиянием химического загрязнения и связанной с этим специфичностью накопления элементов и их токсичностью по отношению к различным видам; 3) снижением общей продуктивности сообщества под влиянием химического загрязнения.

7.1 Барьеры организменного уровня, регулирующие вовлечение тяжелых металлов в биогенный обмен. Проведено сравнение концентраций элементов в почве и в подземных и надземных органах растений (рисунок 11). Для всех элементов эти значения расположены ниже штриховой линии, отражающей прямую пропорциональную зависимость увеличения их содержания в почвах, что свидетельствует о наличии биогеохимических барьеров в системе «почва – корневая система – надземные органы».



Кратность изменения концентрации элементов в почвах, отн. ед.

Рисунок 11 – Кратность изменения запаса химических элементов в подземной (а) и надземной (б) фитомассах луговых растений в зависимости от изменения кратности их концентраций в почвах

Концентрации металлов в надземных органах, как правило, меньше, чем в корнях тех же видов (рисунок 12). Наиболее выражены эти закономерности при накоплении Pb в надземных органах полевицы тонкой (*Agrostis tenuis* Sibtb.), Cu – бедренца камнеломки (*Pimpinella saxifraga* L.), Zn – *Alchemilla vulgaris* L. В некоторых случаях наблюдали обратный эффект, когда уровень элемента в надземных органах был выше, чем в подземных. Это касается, например, накопления меди *T. officinalis* и свинца *P. saxifraga*.

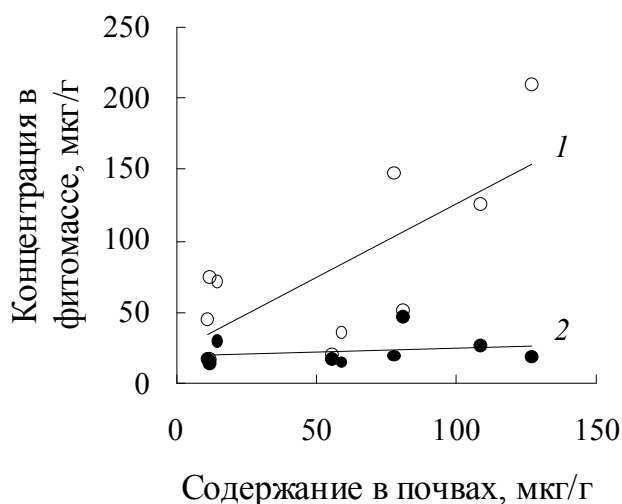


Рисунок 12 – Концентрация цинка в подземной (1) и надземной (2) фитомассах *Alchemilla vulgaris* в зависимости от содержания элемента в почвах:
 1) $R^2 = 0.52; p < 0.05; y = (22.16 \pm 19.27) + (1.04 \pm 0.39)x$;
 2) $R^2 = 0.08; p > 0.05; y = (19.21 \pm 4.44) + (0.06 \pm 0.04)x$

Для оценки накопительных особенностей подземных и надземных органов разных видов растений проведен кластерный анализ данных. Дистанции SMD, объединяющие всю выборку растений с фоновых и импактных участков по совокупности в подземной части всего перечня элементов, соответственно равны 3400 и 1300 отн. ед., для надземной части – 920 и 570 отн. ед. Это свидетельствует о сближении накопительных особенностей разных видов растений в условиях загрязнения.

7.2 Ценогические барьеры, регулирующие вовлечение химических элементов в биогенный обмен. Прямой зависимости между изменением фитомассы растений и содержанием в ней химических элементов не установлено (рисунок 13). Например, при увеличении надземной фитомассы *Trifolium pratense* L. и *Poa pratensis* L. (снижение уровня токсической нагрузки) содержание Zn в ней возрастает. При этом запас Pb в фитомассе *T. pratense* L. остается практически неизменным, а в фитомассе *P. pratensis* L. незначительно снижается.

По мере роста токсической нагрузки общее содержание тяжелых металлов в фитомассе снижается: Zn – с 22.9 мг/м² на фоновом участке до 12.2 мг/м² на импактном, Pb с 3.2 до 1.4 мг/м², Cr с 0.38 до 0.18 мг/м². Исключение составляет Cu, накопление которой в подземной и надземной фитомассах возрастает в

градиенте токсической нагрузки с 5.4 до 10.2 мг/м². Увеличение содержания Си в надземной фитомассе может быть связано более чем с 50-кратным увеличением ее концентраций в почве.

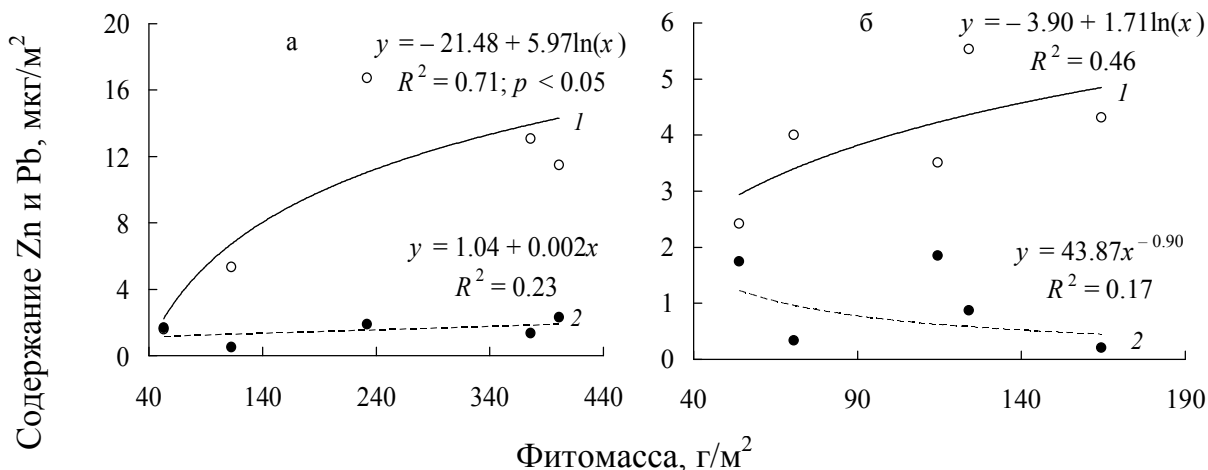


Рисунок 13 – Связь между надземной фитомассой *T. pratense* (а) и *P. pratensis* (б) и общим содержанием в ней свинца (1) и цинка (2)

Участие растений в формировании биогенного обмена химических элементов можно оценить по формуле (1). Суммирование ведется по всему видовому спектру растений на участке. Вклад различных семейств в общий вынос химических элементов надземной фитомассой различен. На фоновом участке 23 % Cd, 34 % Zn, 33 % Pb, а также до 50 % Си содержится в фитомассе сем. Fabaceae. Доля сем. Asteraceae в выносе химических элементов в этих условиях составляет не более 25 %, за исключением Cd, до 40 % которого выносятся видами данного семейства. В фитомассе видов сем. Poaceae содержится химических элементов от 5 до 15 % на фоновом участке и достигает 20 % на максимально загрязненных территориях. По мере увеличения токсической нагрузки вклад сем. Asteraceae в общий надземный запас Zn и Pb возрастает до 50 и 60 % соответственно. На максимально загрязненных участках основной вынос почти всех тяжелых металлов осуществляет сем. Asteraceae. Виды сем. Ariaceae накапливают на фоновой территории 20 % Си и 30 % Cd, при высоких токсических нагрузках их роль в выносе минимальна.

7.3 Оценка роли факторов, ограничивающих вовлечение металлов в биогенные циклы. Для оценки роли каждого из рассмотренных выше факторов в формировании биогенного обмена химических элементов луговыми сообществами в фоновых условиях и при химическом загрязнении среды проведен множественный регрессионный анализ. Определяющим фактором, влияющим на запас химических элементов в фитоценозе, является общая подземная и надземная фитомассы растений ($R^2 = 0.34-0.68$; $p < 0.05$). Влияние возрастаю-

щих концентрации элементов в почвах на их включение в биогенный обмен статистически незначимо. Коэффициенты множественной регрессии этого показателя часто имеют отрицательное значение. Исключение составляет хром, для которого показана прямая зависимость между содержанием металла в почве и фитомассе растений ($R^2 = 0.38-0.53$; $p < 0.05$). На накопление растениями Cu и Pb значимо влияет общая токсическая нагрузка ($R^2 = 0.46-0.74$; $p < 0.05$), величина которой в большей степени определяется сильно возрастающими концентрациями данных элементов в почве.

Таким образом, решающее значение в накоплении химических элементов фитомассой растений имеет не прямое токсическое влияние возрастающих концентраций элементов в почвах, а вызванное этим формирование видового состава фитоценозов, отличного от фоновых, и снижение общей фитомассы сообщества.

Заключение

Рассмотренные нами реакции ценопопуляций и фитоценозов на токсическое воздействие среды, а также деформация начальных этапов биогенного обмена в луговых сообществах, несомненно, отражают конкретные условия химического загрязнения среды (определенный спектр химических элементов, уровни загрязнения почв, специфику биоценотических условий и т. д.). Вместе с тем полученные результаты имеют общий характер, сохраняющий значение для иных природно-климатических условий, качественного состава растительности и интенсивности загрязнения природной среды.

Выводы

1. Структуру исследуемых ценопопуляций *T. officinale* составляют две морфологические формы – f. *dahlstedtii* и f. *pectinatiforme*, способные по-разному реагировать на условия химического стресса и погодно-климатические факторы. На всех участках более многочисленна форма f. *dahlstedtii*. Ее доля в отдельные годы на разных участках составляет от 56 до 87 % от общей численности. При химическом загрязнении увеличивается доля f. *pectinatiforme*.

2. Установлено, что исследуемые морфологические формы *T. officinale*, произрастающие в условиях химического загрязнения, имеют разнонаправленные онтогенетические стратегии: f. *dahlstedtii* – защитную, а f. *pectinatiforme* – комбинированную стрессово-защитную. Это позволяет виду *T. officinale* существовать в широком диапазоне токсической нагрузки и может рассматриваться в качестве одного из механизмов популяционной устойчивости к химическому стрессу.

3. В наиболее благоприятные вегетационные сезоны в градиенте повышающейся токсической нагрузки у обеих форм одуванчика увеличивается число листьев, генеративных побегов, средняя и реальная семенная продуктивность, жизнеспособность потомства. Независимо от места произрастания почти все эти показатели выше у *f. pectinatiforme*, чем у *f. dahlstedtii*. В неблагоприятные годы в градиенте токсической нагрузки показатели вегетативной и генеративной сферы у обеих форм одуванчика остаются на уровне фоновых и различия между ними становятся статистически незначимыми.

4. Металлоустойчивость у *f. pectinatiforme* из загрязненной зоны, оцененная по индексам толерантности и листообразования, а также по процессам повреждения и восстановления корней, выше, чем у *f. dahlstedtii*. Различия в семенной продуктивности, жизнеспособности и металлоустойчивости *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* позволяют ценопопуляциям стабильно поддерживать свою численность в градиенте химического загрязнения.

5. В различных погодно-климатических условиях растения тратят на семенное воспроизводство разное количество энергии. В неблагоприятный год затраты на одно выполненное семя у обеих форм *T. officinale* независимо от места их произрастания больше, чем в иные годы. В ходе онтогенеза расходуется до 96 % материнской энергии, потраченной на семенное воспроизводство. Эти энергетические потери следует рассматривать в качестве необходимой компенсации за возможность обеспечивать достаточное семенное воспроизводство в исследуемых условиях.

6. Вегетативная сфера *f. pectinatiforme* в ценопопуляции фонового участка на условия вегетационного сезона реагирует наиболее резко, с увеличением загрязнения ее ответ на погодно-климатические факторы ослабевает. Реакция вегетативной сферы *f. dahlstedtii* на те же факторы имеет обратный характер. Реакция генеративной сферы, оцененная по критериям семенной продуктивности и жизнеспособности потомства, в фоновых условиях у исследуемых форм одуванчика сходная. При загрязнении чувствительность к колебаниям погоды у *f. dahlstedtii* остается на уровне фоновой, а у *f. pectinatiforme* повышается.

7. Анализ демографической структуры ценопопуляций *T. officinale* показал, что они характеризуются как молодые нормальные, с левосторонним онтогенетическим спектром. Доля прегенеративной фракции составляет 66–78 %. Индекс онтогенетического развития растений импактного участка возрастает в 2 раза по сравнению с фоновым. Неблагоприятные погодно-климатические факторы (низкие активные температуры мая и июня, большое количество осад-

ков в этот период) ведут к снижению доли растений прегенеративной фракции и как следствие к повышению индексов старения, возрастности и энергетической эффективности ценопопуляций. Стабильное преобладание молодых онтогенетических групп в структуре ценопопуляций и сохранение онтогенетических спектров, близких к базовому, независимо от уровня химического загрязнения и погодно-климатических условий, свидетельствует об устойчивости онтогенетической структуры ценопопуляций.

8. В составе флоры исследуемых луговых сообществ лидируют три семейства (*Asteraceae*, *Рoaceae* и *Fabaceae*), которые на фоновых участках представлены в равных долях. В условиях сильного загрязнения резко усиливается степень доминирования сем. *Asteraceae*, появляются виды сем. *Brassicaceae*, не типичные для луговых фитоценозов, уменьшается видовая насыщенность сообществ, снижается число политипных семейств.

9. В условиях высокой токсичности почв формируется биоэкологическая структура сообществ, отличающаяся от фитоценозов фоновых участков упрощенной структурой, которая представлена небольшим количеством биоморф и большей долей наиболее адаптированных к условиям данного экотопа корнеотпрысковых и стержнекорневых жизненных форм и малолетних трав. Изменяется состав гидроморф: уменьшается доля типично мезофитных видов и увеличивается – ксерофитных. Усиливается роль сегетальных, эрозиофильных и рудеральных видов и ослабляется – типично луговых.

10. Химическое загрязнение приводит к снижению проективного покрытия видов, запаса фитомассы и продуктивности сообществ. Смена условий вегетации (суммы эффективных температур мая (прямая зависимость) и июля (обратная зависимость), суммы осадков за период с температурой выше 10 °С в мае и июле (прямая зависимость), ГТК этих месяцев) влияет на надземную фитомассу, которая на фоновом участке в наиболее благоприятный год (ГТК 1.3–1.4) максимальна, в годы с избыточным (ГТК более 1.5) или недостаточным (ГТК 0.1–0.3) увлажнением снижается более чем в 4 раза. На сильно загрязненных участках в те же годы она снижается в 3 раза.

11. Установлена межвидовая и внутривидовая дифференциация растений по способности накапливать химические элементы. В градиенте химического загрязнения имеет место сближение индивидуальных накопительных особенностей растений разных видов.

12. В качестве факторов, ограничивающих вовлечение токсикантов в биогенный обмен, выступают накопительные способности растений, изменение

видового состава фитоценозов, снижение общей продуктивности сообщества. При этом решающим является не прямое токсическое влияние возрастающих концентраций элементов в почвах, а вызванная этим смена видового состава и снижение общей фитомассы сообщества.

Список основных публикаций по теме диссертации

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК

1. Безель В. С. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов / В. С. Безель, **Т. В. Жуйкова**, В. Н. Позолотина // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.

2. **Жуйкова Т. В.** Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами : (на примере *Taraxacum officinale* s. l.) / Т. В. Жуйкова, В. Н. Позолотина, В. С. Безель // Экология. 1999. № 3. С. 189–196.

3. Позолотина В. Н. Механизмы адаптации к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений (*Taraxacum officinale* s. l.) / В. Н. Позолотина, В. С. Безель, **Т. В. Жуйкова** // Докл. АН. 2000. Т. 371, № 4. С. 565–568.

4. **Жуйкова Т. В.** Демографическая структура ценопопуляций *Taraxacum officinale* s. l. в условиях токсического загрязнения среды / Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, В. Н. Позолотина // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 8. С. 103–112.

5. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды / В. С. Безель, В. Н. Позолотина, Е. А. Бельский, **Т. В. Жуйкова** // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.

6. Репродуктивные возможности растений в градиенте химического загрязнения среды / **Т. В. Жуйкова**, В. С. Безель, В. Н. Позолотина, О. А. Северюхина // Экология. 2002. № 6. С. 431–436.

7. Токсическое загрязнение среды: что приобретает и что теряет популяция в процессе адаптации / В. С. Безель, Е. А. Бельский, **Т. В. Жуйкова**, О. А. Северюхина // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 12–6.

8. Пути адаптации ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию / В. Н. Позолотина, Е. В. Антонова, В. С. Безель, **Т. В. Жуйкова**, О. А. Северюхина // Экология. 2006. № 6. С. 440–450.

9. Реакция мужского гаметофита *Taraxacum officinale* s. l. на химическое загрязнение среды / **Т. В. Жуйкова**, О. А. Северюхина, В. С. Безель, Н. М. Прушинская // Сиб. экол. журн. 2007. № 3. С. 511–516.

10. Безель В. С. Химическое загрязнение среды: вынос химических элементов наземной фитомассой травянистой растительности / В. С. Безель, **Т. В. Жуйкова** // Экология. 2007. № 4. С. 259–267.

Публикации в научных журналах, трудах международных, всероссийских и региональных конференций

11. **Жуйкова Т. В.** Ценопопуляции *Taraxacum officinale* в условиях техногенного загрязнения почв тяжелыми металлами: уровни накопления / Т. В. Жуйкова // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне : материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (1–4 апр. 1997 г.). Екатеринбург, 1997. С. 73–79.

12. **Жуйкова Т. В.** Изменчивость морфологических признаков и жизнеспособности семенного потомства *Taraxacum officinale* s. l. в условиях техногенной нагрузки / Т. В. Жуйкова, В. Н. Позолотина, В. С. Безель // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола : Периодика Марий-Эл, 1998. Ч. 2. С. 161–172.

13. **Жуйкова Т. В.** Металлоустойчивость семенного потомства одуванчика (*Taraxacum officinale* s. l.), произрастающего в условиях техногенной нагрузки / Т. В. Жуйкова // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии : материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (21–24 апр. 1998 г.). Екатеринбург : Екатеринбург, 1998. С. 63–74.

14. **Жуйкова Т. В.** *Taraxacum officinale* s. l.: реакция на градиент токсического загрязнения / Т. В. Жуйкова // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии : сб. тр. конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (2–3 апр. 1999 г.). Екатеринбург : Екатеринбург, 1999. С. 61–72.

15. **Жуйкова Т. В.** Ценопопуляции *Taraxacum officinale* s. l. в условиях токсического загрязнения среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т. В. Жуйкова. Екатеринбург, 1999. 26 с.

16. **Жуйкова Т. В.** Сезонная динамика ценопопуляций *Taraxacum officinale* s. l. в условиях химического загрязнения среды / Т. В. Жуйкова // Ученые записки НТГПИ / Нижнетагил. гос. пед. ин-т. Нижний Тагил, 2001. С. 104–112.

17. Северюхина О. А. Реакция генеративной сферы *Taraxacum officinale* s. l. на действие факторов окружающей среды / О. А. Северюхина, **Т. В. Жуйкова** // Биота горных территорий: история и современное состояние : материалы конф. молод. ученых, 15–19 апр. 2002 г. Екатеринбург : Академкнига, 2002. С. 189–193.

18. **Жуйкова Т. В.** Возрастная структура популяций: многолетняя динамика и устойчивость в условиях химического загрязнения / Т. В. Жуйкова // Ученые записки НТГПИ / Нижнетагил. гос. пед. ин-т. Нижний Тагил, 2002. С. 114–122.

19. **Жуйкова Т. В.** Загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами и функциональное состояние мужского гаметофита *Taraxacum officinale* s. l. / Т. В. Жуйкова, О. А. Северюхина, Н. М. Прушинская // Ученые записки НТГСПА / Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Нижний Тагил, 2003. С. 149–155.

20. **Жуйкова Т. В.** К вопросу об устойчивости биологических систем / Т. В. Жуйкова // Ученые записки НТГСПА / Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Нижний Тагил, 2004. С. 59–79.

21. Северюхина О. А. Влияние температур вегетационного сезона на жизнеспособность семенного потомства *Taraxacum officinale* s. l. в условиях химического загрязнения среды / О. А. Северюхина, **Т. В. Жуйкова** // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды : материалы Всерос. науч. конф. Челябинск, 2004. С. 66–72.

22. **Жуйкова Т. В.** Трансформация травянистой растительности техногенно нарушенных территорий и оценка ее участия в биогенных циклах химических элементов / Т. В. Жуйкова, Е. С. Мордвина // Ученые записки НТГСПА / Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Нижний Тагил, 2003. С. 155–165.

23. Безель В. С. Особенности онтогенеза *Taraxacum officinale* s. l. в условиях химического загрязнения среды (энергетический аспект) / В. С. Безель, **Т. В. Жуйкова**, О. А. Северюхина // Методы популяционной биологии : сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февр. 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 125–131.

24. Мордвина Е. С. О роли травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов / Е. С. Мордвина, **Т. В. Жуйкова** // Методы популяционной биологии : сб. материалов докл. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 143–44.

25. Мордвина Е. С. Сообщества травянистой растительности в условиях химического загрязнения среды / Е. С. Мордвина, **Т. В. Жуйкова** // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты : материалы конф. молодых ученых, 19–23 апр. 2004 г. Екатеринбург : Академкнига, 2004. С. 146–150.

26. Северюхина О. А. Особенности репродуктивной биологии *Taraxacum officinale* s. l. в разные вегетационные сезоны в градиенте химического загрязнения / О. А. Северюхина, **Т. В. Жуйкова** // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты : материалы конф. молод. ученых, 19–23 апр. 2004 г. Екатеринбург : Академкнига, 2004. С. 225–231.

27. Адаптационные возможности популяций при токсическом загрязнении среды : (что теряет и что приобретает популяция в процессе адаптации) / В. С. Безель, Е. А. Бельский, **Т. В. Жуйкова**, О. А. Северюхина // Популяции в пространстве и времени : материалы докл. VIII Всерос. популяц. семинара, 11–15 апр. 2005 г., Н. Новгород. Н. Новгород, 2005. С. 28–31.

28. Безель В. С. Геохимическая экология травянистой растительности при химическом загрязнении среды / В. С. Безель, **Т. В. Жуйкова**, Е. С. Мордвина // Актуальные проблемы геохимической экологии : материалы V Междунар. биол. школы. Семипалатинск, 2005. С. 18–20.

29. Жуйкова Т. В. Фитоценозы техногенно нарушенных территорий и их роль в биогенных циклах химических элементов / **Т. В. Жуйкова**, В. С. Безель, Е. С. Мордвина // Ученые записки НТГСПА : монография по материалам Всерос. науч.-практ. конф. «Экология промышленного региона и экологическое образование» / отв. ред. Т. В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2006. С. 31–72.

30. **Жуйкова Т. В.** Химическое загрязнение среды: вынос химических элементов фитомассой травянистых растительных сообществ / Т. В. Жуйкова, В.С. Безель // Особь и популяция – стратегия жизни : материалы докл. IX Всерос. популяц. семинара, 2–6 окт. 2006 г., Уфа. Уфа : Вили Окслер, 2006. Ч. 1. С. 330–336.

31. Семенное потомство одуванчика в условиях химического и радиационного воздействия / В. С. Безель, В. Н. Позолотина, Е. В. Антонова, **Т. В. Жуйкова**, О. А. Северюхина // Особь и популяция – стратегия жизни : сб. материалов IX Всерос. популяц. семинара (Уфа, 2–6 окт. 2006 г.). Уфа : Вили Окслер, 2006. Ч. 1. С. 293–298.

32. **Жуйкова Т. В.** Химическое загрязнение среды: механизмы, ограничивающие вовлечение химических элементов в биогенные циклы / Т. В. Жуйкова // Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф. Семипалатинск, 2006. Т. 1. С. 196–204.

33. **Жуйкова Т. В.** Флора луговых сообществ техногенно нарушенных территорий / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг, В. С. Безель // Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования : сб. материалов II Всерос. науч.-практ. конф., Н. Тагил, 24–27 марта, 2008. Нижний Тагил, 2008. Ч. I. С. 151–157.

34. **Жуйкова Т. В.** Биоэкологическая структура флоры растительных сообществ техногенно нарушенных территорий / Т. В. Жуйкова, Э. В. Мелинг // Экология и жизнь : XIV Междунар. науч.-практ. конф., 24–25 апр. 2008 г. : сб. ст. Пенза, 2008. С. 153–156.

Подписано в печать 01.06.2009.

Формат 60×84 1/16. Гарнитура Times.

Печать на ризографе (офсетная). Бумага для множительных аппаратов.

Усл. печ. л. 2.0. Тираж 100 экз. Заказ № 84

Оригинал-макет изготовлен в РИО НТГСПА.

Отдел издательских и множительных систем НТГСПА.

Адрес: 622031, г. Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57