

**ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ
ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *TARAXACUM OFFICINALE* WIGG. S.L.
(ASTERACEAE, MAGNOLIOPSIDA)
В ГРАДИЕНТЕ АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННОЙ СРЕДЫ**

**Т. В. Жуйкова^{1,2}, В. С. Безель², И. Е. Бергман²,
Э. В. Мелинг¹, А. В. Кривошеева¹**

¹ Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал)
Российского государственного профессионально-педагогического университета
Россия, 622031, Нижний Тагил, Красногвардейская, 57

² Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: hbfnt@rambler.ru

Поступила в редакцию 14.04.2019 г., после доработки 12.05.2019 г., принята 17.06.2019 г.

Жуйкова Т. В., Безель В. С., Бергман И. Е., Мелинг Э. В., Кривошеева А. В. Фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. (Asteraceae, Magnoliopsida) в градиенте антропогенно трансформированной среды // Поволжский экологический журнал. 2019. № 3. С. 275 – 290. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-275-290>

Оценена фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен у двух морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. Данные формы образуют единые ценопопуляции, которые произрастают в различных ценогических и эдафических условиях. У исследуемых форм развит гиней – большое количество фертильных пыльцевых зерен, способных к прорастанию при определенных температурных условиях. Это указывает на наличие у них амфимиктичных свойств. Сопоставление данных по доле фертильных пыльцевых зерен и семенной продуктивности позволяет полагать, что развитие хотя бы части семян у исследуемых форм происходит без оплодотворения. Это можно рассматривать в качестве доказательства апомиктических свойств. Таким образом, в ходе работы косвенно подтверждено наличие факультативного апомиксиса у данного вида. Показано, что фертильность пыльцевых зерен является более эколого-зависимым свойством мужского гаметофита по сравнению с его жизнеспособностью. В благоприятных условиях доля фертильной пыльцы у *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* различается незначительно. В условиях стресса наблюдается усиление различий между формами одуванчика по данному показателю. Это можно рассматривать в качестве механизма адаптации вида к неблагоприятным факторам окружающей среды. Выявленная дифференциация морфологических форм одуванчика по признаку фертильности пыльцевых зерен позволяет предположить, что эдафический и ценогический стрессы приводят к усилению различий между ними по степени выраженности апомиктических и амфимиктических свойств. Морфологические формы одуванчика, реализуя в условиях стресса две различные репродуктивные стратегии, обеспечивают поддержание, с одной стороны, численности, с другой – генетической гетерогенности ценопопуляций. Исследуемые формы одуванчика не различаются по доле жизнеспособных пыльцевых зерен. Этот показатель повышается в градиенте ценогической конкурентности только до определенного уровня. Последнее можно рассматривать как проявление свойств факультативного апомикта.

Ключевые слова: *Taraxacum officinale*, мужской гаметофит, фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен, ценогические и эдафические условия.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-275-290>

ВВЕДЕНИЕ

Возможность стабильного существования ценопопуляций в условиях экологического стресса обеспечивается различными их свойствами, в том числе лабильностью репродуктивной сферы растений. Этой проблеме посвящено значительное количество публикаций, в которых подробно обсуждается влияние погодных, эдафических и прочих внешних условий на обилие и жизнеспособность семенного потомства (Позолотина и др., 2016; Шималина и др., 2017; Elkarmi, Eideh, 2006; Calabrese, 2008; Zvereva et al., 2010; Pozolotina et al., 2012). Существенно меньше исследований посвящено состоянию и жизнеспособности в этих условиях мужского гаметофита растений (Третьякова, Носкова, 2004; Кистерный, Паничева, 2012; Тупицын и др., 2012; Ерещенко, 2014; Коршиков и др., 2015; Foster, Afonin, 2005). Как правило, в публикациях речь идет о пыльце древесных видов растений и влиянии на ее качество условий произрастания. Исследованиям морфологического и функционального состояния мужского гаметофита травянистых растений, в том числе произрастающих в условиях антропогенной трансформации среды, посвящено меньше публикаций (Жуйкова и др., 2007; Иванов и др., 2009; Кончина, Яшина, 2015).

В качестве объекта наших исследований выбран одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg. s.l., 1964) – вид рода *Taraxacum* Wigg. семейства Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke) (Черепанов, 1995). Вид имеет евроазиатский тип ареала (Флора СССР..., 1964; Rothmaler, 1972). *T. officinale* – факультативный апомиктичный вид (Ермакова, 1990). У большинства растений наблюдается автономный нередуцированный партеногенез, который не является первичной абсолютно облигатной формой размножения. Вид полиморфный. Среди микровидов *T. officinale* Wigg. s.l. встречаются как безпыльцевые формы, так и формы, имеющие пыльцу (Плиско, 1969). Ранее нами установлено, что в структуре ценопопуляций *T. officinale* Wigg. s.l. на территории Притагильской зоны Среднего Урала представлены две морфологические формы *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil. (Безель и др., 1998). Данные о фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен изучаемого вида немногочисленны и порой противоречивы (Поддубная-Арнольди, Дианова, 1937; Плиско, 1969; Жуйкова и др., 2007).

Цель работы – сравнительная оценка фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен двух морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg. s.l., произрастающих в различных ценологических и эдафических условиях, включающих загрязнение почвы тяжелыми металлами.

Обсуждается гипотеза: в градиенте ценологических условий и техногенной трансформации среды у данного вида возможно проявление различий между морфологическими формами по уровню фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен, что отражает его приспособленность к контрастным условиям среды.

По сравнению с нашим предыдущим исследованием (Жуйкова и др., 2007) в настоящей работе были использованы более точные методы оценки доли фертильных пыльцевых зерен на исследуемых участках. Для статистического анализа данных вместо однофакторного дисперсионного анализа применили современный

ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

метод обобщенных линейных моделей, который учитывает несколько факторов, а также их взаимодействия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование функционального состояния мужского гаметофита двух морфологических форм одуванчика лекарственного выполнено на фоновых и техногенно трансформированных территориях. Материал собран в период массового цветения вида (I декада июня 2017 г.) в пяти ценопопуляциях, произрастающих на залежах и отвалах промышленных предприятий. Район исследования – таежная географическая зона, подзона южной тайги (Притагильская часть Среднего Урала, 58° с. ш., 60° в. д.).

Учитывая комплекс физико-химических параметров почв, выделены две группы: агроземы (А), техноземы (Т). В соответствие с группой почв участки, на которых произрастают различные травяные фитоценозы, обозначены А-1, А-2 и Т-1, Т-2, Т-3. Данный ряд участков представляет градиент загрязнения почв тяжелыми металлами (ТМ), интегральным показателем которого выступает суммарная токсическая нагрузка (Z, отн. ед.). Основные почвенные параметры приведены в табл. 1. Агрохимические показатели представлены для корнеобитаемого слоя (на агроземах – горизонт Р, на техноземах – АУ).

Таблица 1

Агрохимические показатели и содержание в почве подвижных форм ТМ
(средние значения и стандартная ошибка среднего, $n \geq 10$)

Показатели	Группа почв				
	агроземы		техноземы		
	А-1	А-2	Т-1	Т-2	Т-3
	57°57'50"с.ш., 60°15'11"в.д.	58°12'25"с.ш., 60°30'12"в.д.	57°58'13"с.ш., 59°58'35"в.д.	57°54'14"с.ш., 59°54'41"в.д.	57°58'12"с.ш., 59°57'21"в.д.
Агрохимические показатели*					
pH _{вод}	6.55	6.32	6.76	7.63	7.35
V, %	90.55	84.62	95.14	98.19	97.97
N _{легк} , мг/100 г	5.10	5.61	4.76	4.14	5.12
P ₂ O ₅ , мг/100 г	19.31	3.68	34.34	69.59	4.25
K ₂ O, мг/100 г	20.05	22.39	38.97	57.79	55.69
C _{общ} , %	3.59	4.48	6.69	3.57	5.52
Содержание ТМ в почве, мкг/г**					
Cd ²⁺	0.1±0.02	0.13±0.02	0.9±0.10	1.5±0.50	2.82±0.44
Co ²⁺	6.5±0.90	0.22±0.01	14.5±3.60	124.2±17.80	–
Cr ³⁺	13.1±0.80	36.31±1.76	7.8±1.10	7.1±2.30	51.90±3.44
Cu ²⁺	12.6±0.90	7.35±0.78	101.6±11.10	951.5±36.10	194.60±6.60
Fe ³⁺	788.9±50.90	376.62±6.84	841.1±13.20	13721.0±670.60	2736.60±85.36
Mn ²⁺	291.6±27.20	–	375.2±54.00	2364.9±93.50	–
Ni ²⁺	13.0±0.90	–	7.4±1.40	7.8±1.30	–
Pb ²⁺	8.1±0.90	7.94±2.33	38.80±4.90	12.4±3.90	193.85±18.34
Zn ²⁺	17.5±1.60	59.44±3.07	262.7±39.6	391.0±125.90	850.40±18.26
Z, отн. ед.	1.0	1.47	6.19	22.78	30.00

Примечание. pH_{вод} – pH водного раствора, V – насыщенность основаниями, N_{легк} – азот легкогидролизующихся соединений, C_{общ} – общий углерод почвы. Сост. по: * – Жуйкова и др., 2015; ** – Ившина и др., 2014; прочерк – данные отсутствуют.

Почвы на участках А-1 и А-2 по агрохимическим показателям сходны и благоприятны для одуванчика лекарственного, который является эутрофом. Он обильно растет в экотопах, обеспеченных питательными веществами (Работнов, 1956; Hofsten, 1954) и богатых азотом (7-я ступень шкалы Эленберга) (Hofsten, 1954). Отсутствие одного из элементов угнетает растение. Встречается при рН от 4.8 до 7.2 (ступени 5, 7 шкалы Эленберга), но оптимальным является почвенный раствор, близкий к нейтральному (Hofsten, 1954). Как мезофит обилие только на умеренно и сильно увлажненных почвах (5-я ступень шкалы Эленберга). На каменистых участках и местах, подверженных засухе, растет плохо.

Почвы техноземов более разнородны по агрохимическим показателям и менее благоприятны для одуванчика. Четкого градиента по содержанию биогенных элементов исследованные участки не образуют. По кислотности почвенного раствора участки Т-2 и Т-3 неблагоприятны для одуванчика.

Синтаксономический статус сообществ: А-1 – безранговое сообщество *Elytrigia repens* [*Stellarietea mediae/Molinio-Arrhenatheretea*]; А-2 – безранговое сообщество *Carum carvi-Festuca pratensis* [*Arrhenatherethalia*]; Т-1 – безранговое сообщество *Trifolium pratense-Festuca pratensis* [*Arrhenatherethalia*]; Т-2 – безранговое сообщество *Tussilago farfara-Calamagrostis arundinacea* [*Dauco-Melilotion/Agropyron repentis*]. Т-3 – безранговое сообщество *Lolium pratensis-Calamagrostis arundinacea* [*Dauco-Melilotion/ Agropyron repentis*].

Рассматриваемые травяные сообщества являются серийными, формирующимися на залежах и отвалах. На этих территориях их развитие идет в направлении увеличения видового богатства и повышения суммарного проективного покрытия растений, отражающего степень развития конкурентных ценотических отношений. Такие изменения являются типичными для восстановительной сукцессии (Уиттекер, 1980; Миркин и др., 2001). На основании этих параметров, а также с учетом флористического состава фитоценозов определен их сукцессионный возраст.

Видовое богатство сообществ агроземов (шт.): А-1 – 25, А-2 – 50, суммарное проективное покрытие (%): А-1 – 103.1, А-2 – 137.7. Это с учетом флористического состава позволяет представить следующий градиент сукцессионного возраста сообществ, который совпадает с градиентом ценотической конкурентности: А-1 → А-2. На техноземах количество видов в сообществе участка Т-1 – 47, Т-2 – 42, Т-3 – 32; суммарное проективное покрытие: Т-1 – 148.4, Т-2 – 82.9, Т-3 – 76.8%. По флористическому составу сообщество участка Т-1 относится к луговой стадии, сообщество Т-2 и Т-3 относятся к злаковой стадии сукцессии. Различия в видовом богатстве и покрытии сообществ участков Т-2 и Т-3, видимо, связаны с неблагоприятными эдафическими условиями последнего. Характеризуя рассматриваемый ряд фитоценозов этих территорий, точнее говорить только о градиенте ценотической конкурентности: Т-3 → Т-2 → Т-1. Этот градиент отражает повышение проективного покрытия и усиление конкурентных связей. На агроземах градиент ценотической конкурентности совпадает с градиентом токсической нагрузки, на техноземах они противоположны. Таким образом, на техноземах в пределах рассматриваемых участков существуют две стрессовые ситуации, одна связана с высоким уровнем ценотической конкуренции (ценотический стресс), другая – с высоким уровнем рН

ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

и содержанием тяжелых металлов (эдафический стресс). Растения, произрастающие в пределах агроземов, подвержены только ценофическому стрессу, эдафические же условия на этих участках укладываются в пределы благоприятствования.

В ходе выполнения работы в исследуемых ценопопуляциях с 10 особей каждой морфологической формы одуванчика были собраны по одной цветочной корзинке в одной фазе цветения. Растения, находящиеся друг от друга на расстоянии не менее 3 – 5 метров, выбирали случайным методом. Всего было отобрано 100 соцветий, помещенных в индивидуальные бумажные пакеты с соответствующей маркировкой. Весь дальнейший анализ проведен на свежесобранном материале.

Определение фертильности пыльцевых зерен проведено при помощи стандартной ацетокарминовой методики (Паушева, 1988). Пыльцевые зерна помещали на предметное стекло на поверхность капли ацетокармина и накрывали покровным стеклом. Препарат нагревали над спиртовкой 3 – 5 секунд. Пыльцевые зерна просматривали с помощью микроскопа Микмед 5 (АО «Ломо», Россия) при увеличении $\times 120$. О фертильности пыльцевых зерен судили по их окраске: пыльцевые зерна темно-красного и бордового цвета относили к фертильным. На каждом препарате подсчитывали количество фертильных и стерильных зерен в 10 полях зрения микроскопа. Доля фертильной пыльцы на участке определена как средневзвешенная по количеству пыльцевых зерен во всех полях зрения на одно растение.

Определение жизнеспособности пыльцевых зерен выполнено методом висячей капли во влажной камере (Шварцман, 1986; Паушева, 1988). Предварительно была определена максимально эффективная для оценки жизнеспособности пыльцевых зерен концентрация сахарозы. Для этого одновременно с каждого растения готовили пять препаратов пыльцы, которую стряхивали в каплю раствора сахарозы с концентрациями 0.1, 1.0, 5.0, 10, и 20%. Ранее было установлено, что пыльцевые зерна исследуемых морфологических форм одуванчика при комнатной температуре (от 20 до 25°C) не прорастают (Жуйкова и др., 2007). В связи с этим приготовленные препараты помещали в термостат при температуре 30°C на 60 минут. Затем проводили подсчет числа зерен с пыльцевыми трубками (увеличение микроскопа $\times 120$) в пяти полях зрения на каждом препарате. Просмотрено 2500 полей.

Предварительный анализ показал, что эффективными оказались лишь низкие концентрации (0.1 и 1.0%). Учитывая отсутствие различий в доле жизнеспособных пыльцевых зерен при использовании растворов сахарозы этих концентраций ($p > 0.05$), в анализ включили данные, полученные только при концентрации сахарозы 0.1%.

В качестве факторов, действующих на исследуемые показатели функционального состояния мужского гаметофита, рассматривали морфологическую форму одуванчика и группу почв – агроземы, техноземы, в пределах которых участки отличались по агрохимическим показателям, содержанию тяжелых металлов в почве и сукцессионному возрасту сообществ.

Для анализа влияния рассматриваемых факторов на фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен были использованы обобщенные линейные модели (GLM). Так как зависимая переменная имеет биномиальное распределение, применили логистическую регрессию. В используемой нами модели категориальные

независимые переменные представляются векторами с кодами. В частности, предиктор «агрозем» имеет значение «нуль», а «технозем» – значение «единица». Статистический анализ данных выполнен в ПО R (R Core Team, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фертильность пыльцевых зерен *T. officinale*. Изменение доли фертильных пыльцевых зерен у растений двух морфологических форм одуванчика, произрастающих в градиентах рассматриваемых факторов, представлено на рис. 1. Исследуемый показатель у *f. pectinatiforme* существенно выше на агроземах, чем на техноземах: в среднем 65 против 55% соответственно, тогда как у *f. dahlstedtii* показатель в пределах исследуемых групп почв различается незначительно: 57 против 54%. В целом доля фертильных пыльцевых зерен у исследуемых форм одуванчика на агроземах выше, чем на техноземах.

В основе установленных различий лежит частота встречаемости в ценопопуляциях семей с различной долей фертильных пыльцевых зерен (рис. 2). Большую роль в репродукции играют растения, имеющие значения данного показателя более 60% (вертикальная линия на рис. 2). На агроземах частота встречаемости растений с такой долей фертильной пыльцы для *f. pectinatiforme* и *f. dahlstedtii*

составляет 70 и 40% соответственно, на участках техноземов – только 44 и 26%.

При анализе результатов вначале было оценено влияние морфологической формы и состава почв объединенных выборок всех участков агроземов и всех участков техноземов на фертильность пыльцевых зерен *Taraxacum officinale*. Установлено значимое влияние на исследуемый показатель факторов «группа почв» и «форма одуванчика», а также их взаимодействие ($p \leq 0.05$) (табл. 2).

Далее проведен GLM-анализ фертильности пыльцевых зерен отдельно для участков агроземов и техноземов. Показано, что в первом случае уровень фертильности статистически значимо различается только между морфологическими формами одуванчика (см. табл. 2). Увеличение доли фертильных пыльцевых зерен при переходе от участка А-1 к А-2 отмечено только на уровне тенденции. На техноземах же статистически значимо влияние всех

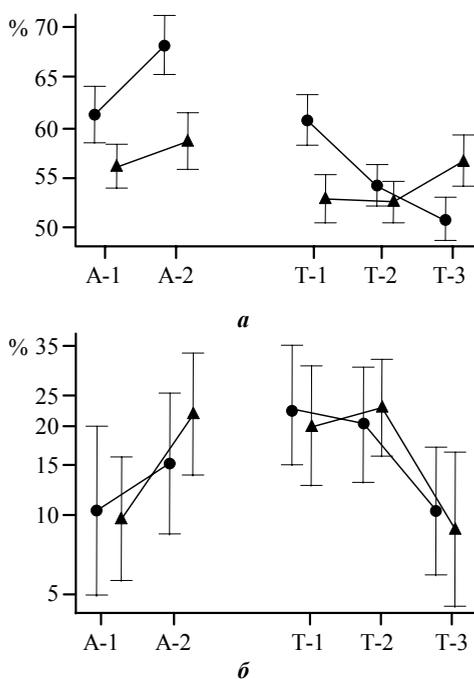


Рис. 1. Фертильность (а) и жизнеспособность (б) пыльцевых зерен у растений из исследуемых ценопопуляций: ▲ – *f. dahlstedtii*, ● – *f. pectinatiforme*; планки – 95%-ный доверительный интервал

ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

рассмотренных факторов. Сочетанное влияние факторов «участок × форма» на фертильность пыльцевых зерен растений отмечено только на участках техноземов (см. табл. 2).

Жизнеспособность пыльцевых зерен. Результаты исследования доли жизнеспособных пыльцевых зерен показаны на рис. 1, б. На агроземах исследуемый показатель у *f. dahlstedtii* составляет 10 и 22% (А-1 и А-2 соответственно), у *f. pectinatiforme* – 10 и 15%. Для техноземов изменения в градиенте загрязнения более существенны: 9 – 23% (*f. dahlstedtii*) и 10 – 23% (*f. pectinatiforme*).

Влияние факторов «группа почв» и «форма одуванчика», а также их взаимодействие на жизнеспособность пыльцевых зерен не значимо ($p > 0.05$, табл. 3). Статистически значимо влияние на данный показатель только фактора «участок».

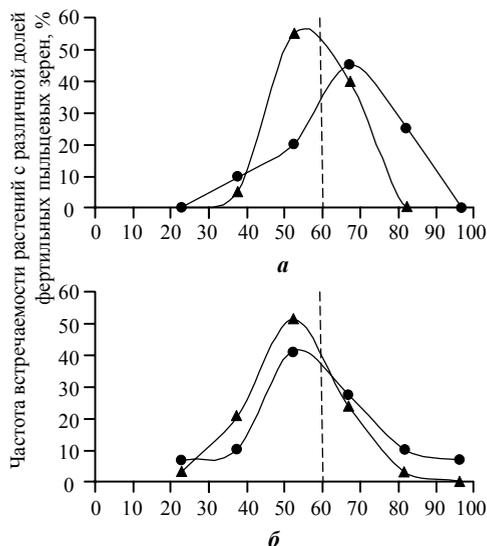


Рис. 2. Частота встречаемости *f. dahlstedtii* (▲) и *f. pectinatiforme* (●) растений с различной долей фертильных пыльцевых зерен (а – агроземы, б – техноземы)

Таблица 2

Влияние факторов «группа почв» (агроземы, техноземы) и «морфологическая форма» на фертильность пыльцевых зерен *T. officinale*

Фактор	Оценки	Станд. ошибка	p
Доля фертильных пыльцевых зерен по группам почв и формам одуванчика			
Группа почв (техноземы)	-0.139	0.046	< 0.01
Форма одуванчика (<i>f. pectinatiforme</i>)	0.313	0.057	< 0.01
«Группа почв × Форма»	-0.267	0.069	< 0.01
Доля фертильных пыльцевых зерен по участкам и формам одуванчика в пределах агроземов			
Участок (А-1)	-0.100	0.077	0.19
Форма одуванчика (<i>f. pectinatiforme</i>)	0.394	0.087	< 0.01
«Участок × «Форма»	-0.183	0.116	0.11
Доля фертильных пыльцевых зерен по участкам и формам в пределах техноземов			
Участок (Т-1)	-0.154	0.071	< 0.01
Участок (Т-2)	-0.169	0.068	< 0.01
Форма одуванчика (<i>f. pectinatiforme</i>)	-0.239	0.071	< 0.01
«Участок (Т-1) × Форма»	0.560	0.100	< 0.01
«Участок (Т-2) × Форма»	0.310	0.092	< 0.01

Примечание. Полужирным выделено статистически значимое влияние факторов.

Влияние факторов «группа почв» и «морфологическая форма» на жизнеспособность пыльцевых зерен *T. officinale*

Фактор	Оценки	Станд. ошибка	<i>p</i>
Доля жизнеспособных пыльцевых зерен по группам почв и формам одуванчика			
Группа почв (техноземы)	0.288	0.258	0.26
Форма одуванчика (f. <i>pectinatiforme</i>)	-0.089	0.324	0.78
Группа почв × Форма	0.038	0.396	0.92
Доля жизнеспособных пыльцевых зерен по участкам и формам, произрастающим в пределах агроземов			
Участок (А-1)	-0.977	0.413	< 0.05
Форма одуванчика (f. <i>pectinatiforme</i>)	-0.467	0.439	0.29
Участок × Форма	0.541	0.661	0.42
Доля жизнеспособных пыльцевых зерен по участкам и формам, произрастающим в пределах техноземов			
Участок (Т-1)	0.970	0.470	< 0.05
Участок (Т-2)	1.139	0.435	< 0.05
Форма (f. <i>pectinatiforme</i>)	0.170	0.479	0.72
Участок (Т-1) × Форма	0.007	0.625	0.99
Участок (Т-2) × Форма	-0.327	0.597	0.58

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что *Taraxacum officinale* – факультативный апомиктичный вид, обладающий амфимиктичными и апомиктичными свойствами. Проведенное исследование показало, что у f. *dahlstedtii* и f. *pectinatiforme* развит гинецей – большое количество фертильных пыльцевых зерен, способных к прорастанию при определенных температурных условиях. Это указывает на наличие у них амфимиктичных свойств. Для подтверждения апомиктичных свойств у исследуемых морфологических форм оценка фертильности пыльцевых зерен была сопоставлена с данными по семенной продуктивности растений, произрастающих на участках фоновой зоны, за один и тот же вегетационный период. С этой целью в период массового созревания плодов у 10 растений из каждой ценопопуляции определена доля полноценных семян в корзинке.

Установлено, что снижение доли фертильных пыльцевых зерен у растений на участках А-2 → А-1 (см. рис. 1) не сопровождается уменьшением доли полноценных семян в корзинке (f. *dahlstedtii* 96.5 и 96.1%, f. *pectinatiforme* – 94.5 и 94.8 % соответственно). Это позволяет полагать, что развитие хотя бы части семян на участке А-1 происходило без участия мужского гаметофита, т. е. без оплодотворения. Последнее можно рассматривать в качестве косвенного доказательства того, что изучаемые формы, произрастающие на территории Притагильской зоны Среднего Урала, обладают апомиктическими свойствами. Преимущество апомиктов – высокая семенная продуктивность, часто не зависящая от опыления и оплодотворения (Атабекова, Устинова, 1987).

Полученные результаты подтверждают высказанные в литературе представления о факультативном апомиксисе у одуванчика (Поддубная-Арнольди, Дианова, 1937; Плиско, 1969; Ермакова, 1990; Жуйкова и др., 2007) и позволяют рас-

смотреть долю фертильной пыльцы как проявление степени выраженности амфимиктичных свойств. Учитывая неоднозначную роль мужского гаметофита в размножении одуванчика лекарственного, мы рассматривали функциональное состояние пыльцевых зерен в качестве некоторого общего диагностического показателя, отражающего его реакцию на гетерогенность среды обитания. Известно, что пространственная неоднородность среды является важнейшим фактором, влияющим на процессы адаптации растений.

В ходе изучения функционального состояния мужского гаметофита *T. officinale* установлено, что доля фертильных пыльцевых зерен у растений, произрастающих в пределах агроземов, выше, чем на техноземах, что, возможно, связано с повышенным загрязнением последних ТМ. Это согласуется с литературными данными, которые свидетельствуют о снижении качества пыльцы у растений под воздействием техногенного фактора (Третьякова, Носкова, 2004; Кистерный, Паничева, 2012; Коршиков и др., 2015; Tretjakova, Vagina, 2000).

Кроме того, установлено, что две исследованные формы одуванчика значительно различаются по доле фертильных пыльцевых зерен и зависимости этого показателя от условий среды. У *f. dahlstedtii* доля фертильных пыльцевых зерен, формирующихся на растении, ниже, чем у *f. pectinatiforme*, и мало изменяется в исследуемых градиентах. Так, в ценопопуляциях участков А-1 и А-2, а также Т-1 и Т-2 различия между исследуемым показателем у этой формы статистически незначимы. Только на участке Т-3 отмечено незначительное повышение доли фертильных пыльцевых зерен у *f. dahlstedtii* (см. рис. 1). Возможно, что под влиянием неблагоприятных эдафических условий (высокое загрязнение ТМ и агрохимические показатели почв) у этой формы усиливаются амфимиктические свойства, обеспечивающие необходимую генетическую гетерогенность ценопопуляции.

У *f. pectinatiforme* по доле фертильных пыльцевых зерен растения из разных ценопопуляций отличаются более существенно, как на агроземах, так и техноземах (см. рис. 1). На этих участках у данной формы отмечено повышение доли фертильных пыльцевых зерен в градиенте ценофитической конкурентности, связанной с сукцессионным возрастом (см. А-1 → А-2 и Т-2 → Т-1). В максимально неблагоприятных эдафических условиях на участке Т-3 доля фертильных пыльцевых зерен на 10% ниже по сравнению с Т-1. При этом доля полноценных семян в корзинке в этом градиенте изменяется незначительно (97.9 и 94.6% соответственно). Вероятно, это связано с усилением апомиктических свойств у *f. pectinatiforme* при эдафическом стрессе.

Статистический анализ показал значимые различия между морфологическими формами *Taraxacum officinale* по доле фертильных пыльцевых зерен в рассмотренном нами градиенте условий (см. табл. 2).

Таким образом, повышение ценофитической конкуренции в ходе сукцессии и неблагоприятные эдафические условия приводят к усилению внутривидовой дифференциации по признаку фертильности пыльцы, что, вероятно, связано с изменением способа размножения у исследуемых морфологических форм одуванчика. В условиях ценофитического стресса резко усиливаются амфимиктические свойства только у *f. pectinatiforme*, за счет чего реализуются преимущества половой формы размноже-

ния. В условиях эдафического стресса *f. pectinatiforme* усиливает апомиктические свойства, *f. dahlstedtii* – амфимиктические, что позволяет реализовать преимущества того и другого способов размножения. Адаптивная ценность сочетания амфи- и апомиксиса показана на злаках (De Wet, stalker, 1974; цит. по: Глазунова, 1983).

Жизнеспособность пыльцевых зерен – более консервативный показатель по сравнению с их фертильностью.

Несмотря на то, что данные о жизнеспособности пыльцевых зерен получены в лабораторных условиях при конкретной концентрации сахарозы и температурном режиме, можно считать, что этот показатель отражает амфимиктические свойства, т.е. способность *Taraxacum officinale* к размножению половым путем в природных условиях.

На участках агроземов и техноземов жизнеспособность пыльцы статистически не зависит ни от морфологической формы одуванчика, ни от сочетанного влияния формы и участка (см. табл. 3). Влияние фактора «участок» значимо проявляется лишь при рассмотрении участков внутри каждой группы почв, отличающихся уровнем ценотической конкурентности и эдафическими условиями (см. табл. 3). При низком уровне ценотической конкурентности *T. officinale* в большей степени проявляет себя как апомикт (доля жизнеспособных пыльцевых зерен низкая), в условиях усиления конкурентных ценотических отношений за ресурсы среды в большей степени демонстрирует способность к размножению половым путем (более высокая способность к формированию пыльцевых трубок). При амфимиксисе повышается гетерогенность потомства, а следовательно, конкурентоспособность ценопопуляции. Однако в градиенте ценотической конкурентности повышение доли жизнеспособных пыльцевых зерен происходит только до определенного уровня (в пределах 20%). В этом, видимо, проявляется свойство *T. officinale* как факультативного апомикта.

Выявленные различия в доле жизнеспособных пыльцевых зерен исследуемых форм одуванчика, произрастающих на разных участках в пределах агроземов и техноземов, статистически значимы, в то время как между обобщенными группами почв и морфологическими формами одуванчика незначимы. Это позволяет рассматривать усиление амфимиктических свойств в градиенте ценотической конкурентности как общую закономерность. Полученные данные согласуются с мнением Мэйнарда Смита (цит. по: Гиляров, 1982), который считал, что начальные стадии сукцессии (открытые экологические ниши) более благоприятны для апомиктов, чем для амфимиктов.

ВЫВОДЫ

1. Фертильность пыльцевых зерен является более эколого-зависимым свойством мужского гаметофита по сравнению с его жизнеспособностью. В целом фертильность пыльцы у одуванчика, произрастающего на агроземах выше, чем на техноземах, и различна у двух исследуемых морфологических форм.

2. В благоприятных условиях доля фертильной пыльцы у *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* различается незначительно. В условиях стресса наблюдается усиление различий между формами одуванчика по данному показателю, что, возмож-

ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

но, является механизмом адаптации вида к неблагоприятным факторам окружающей среды. Морфологические формы, реализуя в условиях стресса две различные репродуктивные стратегии, обеспечивают поддержание, с одной стороны, численности, с другой – генетической гетерогенности ценопопуляций.

3. Доля жизнеспособных пыльцевых зерен увеличивается в градиенте ценогической конкурентности только до определенного уровня, что можно рассматривать как проявление свойств факультативного апомикта.

Работа выполнена в рамках Государственного заказа Института экологии растений и животных УрО РАН за 2019 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атабекова А. И., Устинова Е. И.* Цитология растений. М. : Агропромиздат, 1987. 246 с.
- Безель В. С., Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н.* Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // *Экология*. 1998. № 5. С. 376 – 382.
- Гиляров М. С.* Экологическое значение партеногенеза // *Успехи современной биологии*. 1982. Т. 93, вып. 1. С. 10 – 22.
- Глазунова К. П.* Апомиксис у восточноевропейских представителей рода *Alchemilla* L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 16 с.
- Ереценко О. В.* Влияние экологических факторов на процесс формирования пыльцы березы повислой в условиях городской экосистемы // *Изв. Алт. гос. ун-та*. 2014. № 1–3 (83). С. 25 – 28.
- Ермакова И. М.* Одуванчик лекарственный : Номенклатура и систематическое положение // *Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова, Т. М. Работнова, В. Н. Тихомирова*. М. : Изд-во МГУ, 1990. С. 210 – 269.
- Жуйкова Т. В., Северюхина О. А., Безель В. С., Прушинская Н. М.* Реакция мужского гаметофита *Taraxacum officinale* s. l. на химическое загрязнение среды // *Сиб. экол. журн.* 2007. № 3. С. 511 – 516.
- Жуйкова Т. В., Мелинг Э. В., Кайгородова С. Ю., Безель В. С., Гордеева В. А.* Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // *Экология*. 2015. № 3. С. 163 – 172.
- Иванов А. И., Стаценко А. П., Селина Е. Е., Скобанева О. В.* Использование пыльцы древесных и травянистых растений для биоиндикации загрязнения окружающей среды // *Вестн. ДВО РАН*. 2009. № 6. С. 68 – 73.
- Ивишина И. Б., Костина Л. В., Каменских Т. Н., Жуйкова В. А., Жуйкова Т. В., Безель В. С.* Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами // *Экология*. 2014. № 2. С. 83 – 90.
- Кистерный Г. А., Паничева Д. М.* Жизнеспособность пыльцы сосны обыкновенной из насаждений, подверженных хроническому воздействию щелочных и фтористых промвыбросов // *Вестн. Моск. гос. ун-та леса. Лесной вестник*. 2012. № 1 (84). С. 145 – 147.
- Кончина Т. А., Яшина К. О.* Оценка состояния городских пришкольных территорий по реакции пыльцы травянистых растений // *Молодой ученый*. 2015. № 23. С. 114 – 118.
- Коршиков И. И., Лаптева Е. В., Белоножко Ю. А.* Качество пыльцы сосны обыкновенной и цитогенетические изменения у ее семенного потомства как показателя влияния техногенного загрязненной среды Криворожья // *Сиб. экол. журн.* 2015. № 2. С. 310 – 317.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И.* Современная наука о растительности : учебник. М. : Логос, 2001. 264 с.
- Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М. : Агропромиздат, 1988. 271 с.

- Плиско М. А. Эмбриологическое изучение апомиксиса у представителей Rosaceae и Compositae // Апомиксис и селекция. М. : Наука, 1969. С. 134 – 141.
- Поддубная-Арнольди В. А., Дианова В. Характер размножения некоторых каучуконосных и не каучуконосных видов рода *Taraxacum* L. // Бот. журн. СССР. 1937. Т. 22, № 3. С. 267 – 295.
- Позолотина В. Н., Антонова Е. В., Шималина Н. С. Адаптация *Plantago major* к длительному радиационному и химическому воздействию // Экология. 2016. № 1. С. 3 – 13.
- Работнов Т. А. *Taraxacum officinale* Wigg. // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР / под ред. И. В. Ларина. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1956. Т. 3. С. 665 – 671.
- Третьякова И. Н., Носкова Н. Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 296 – 300.
- Тупицын С. С., Рябогина Н. Е., Тупицына Л. С. Уровень тератогенеза как показатель состояния биообъекта в разных экологических условиях // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1–3. С. 822 – 828.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 326 с.
- Флора СССР / под ред. Н. Н. Цвелева. М. : Наука, 1964. Т. 29. 797 с.
- Черепянина С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств: (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шварцман П. Я. Полевая практика по генетике с основами селекции : учеб. пособие для студентов. М. : Просвещение, 1986. 111 с.
- Шималина Н. С., Позолотина В. Н., Орехова Н. А., Антонова Е. В. Оценка биологических эффектов у семенного потомства *Plantago major* L. в зоне воздействия медеплавления производства // Экология. 2017. № 6. С. 420 – 430
- Calabrese E. J. Hormesis : why it is important to toxicology and oxicologists // Environmental Toxicology and Chemistry. 2008. Vol. 27, iss. 7. P. 1451 – 1474. DOI: 10.1897/07-541
- Elkarmi A., Eideh R. A. Photosynthetic rates and antioxidant enzyme activity of *Platanus occidentalis* growing under two levels of air pollution along the streets of Seoul // J. of Plant Biology. 2006. Vol. 49, iss. 1. P. 9 – 15. DOI: 10.1007/BF03031162
- Foster C. B., Afonin S. A. Abnormal pollen grains: an outcome of deteriorating atmospheric conditions around the Permian-triassic boundary // J. of the Geological Society. 2005. Vol. 162, № 4. P. 653–659. DOI: 10.1144/0016-764904-047
- Hofsten D. G. Studier oder staktet *Taraxacum* Wigg. med sarstad hanvishing till Gruppen Vulgaris. Stockholm : Dts Forl., 1954. 124 S.
- Pozolotina V. N., Antonova E. V., Bezel V. S. Comparison of remote consequences in *Taraxacum officinale* seed progeny collected in radioactively or chemically contaminated areas // Ecotoxicology. 2012. Vol. 21, iss. 7. P. 1979 – 1988. DOI: 10.1007/s10646-012-0932-1
- Rothmaler W. Weitergefuhm von H. Meusel und R. Schibert // Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin, Volk und Wissen, 1972. S. 254 – 279.
- Tretjakova I. N., Bagina E. V. Structure of crown as well pollen and seed viability of fie (*Abies sibirica* Ledeb.) in disturbed forest ecosystems of the Khamar-Daban MTS near Baical lake // Ecologia (Bratislava). 2000. Vol. 19. P. 280 – 294.
- Zvereva E. L., Lanta V., Kozlov M. V. Effects of sap-feeding insect herbivores on growth and reproduction of woody plants : a meta-analysis of experimental studies // Oecologia. 2010. Vol. 163, iss. 4. P. 949–960. DOI: 10.1007/s00442-010-1633-1

ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

**Fertility and Viability of Pollen Grains of *Taraxacum officinale* Wigg. s.l.
(Asteraceae, Magnoliopsida)
in the Gradient of an Anthropogenically Transformed Environment**

Tatyana V. Zhuikova^{1,2}, hbfnt@rambler.ru

Viktor S. Bezel², bezel@ipae.uran.ru

Igor' E. Bergman², <https://orcid.org/0000-0002-5587-3840>; 5554505@mail.ru

Eleonora V. Meling¹, meling-e@mail.ru

Anna V. Krivosheeva¹, krivosheevaanna1997@gmail.com

¹ Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute
of Russian State Vocational Pedagogical University

57 Krasnogvardeyskaya St., Nizhny Tagil 622031, Russia

² Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences
202 8 Marta St., Yekaterinburg 620144, Russia

Received 14 April 2019, revised 12 May 2019, accepted 17 June 2019

Zhuikova T. V., Bezel' V. S., Bergman I. E., Meling E. V., Krivosheeva A. V. Fertility and Viability of Pollen Grains of *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. (Asteraceae, Magnoliopsida) in the Gradient of an Anthropogenically Transformed Environment. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2019, no. 3, pp. 275–290 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-275-290>

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 License

The fertility and viability of pollen grains of two morphological forms of *Taraxacum officinale* Wigg. s.l were estimated. These forms compose common coenopopulations growing in various coenotic and edaphic conditions. The studied forms have a developed gynoecea – a large number of fertile pollen grains capable of germination under certain temperature conditions. This points to the amphimictic properties of the plants. Comparison of data on the fraction of fertile pollen grains and seed productivity allows one to assume that some seeds develop without going through fertilization. This can be treated as evidence of the apomictic properties of the plants. Therefore, the presence of optional apomixis in the species in question was indirectly confirmed in the course of our work. The fertility of pollen grains was shown to be a more ecology-dependent property of the male gametophyte than its viability. In the favorable conditions the part of fertile pollen grains in f. *dahlstedtii* and f. *pectinatiforme* differs insignificantly. Under stress conditions, the differences between the forms of the dandelion by this indicator amplify. This can be considered as a mechanism of adaptation to adverse environmental factors. The revealed differentiation of the morphological forms of the dandelion by the indicator of the fertility of pollen grains enables one to assume that edaphic and coenotic stresses lead to an increase in the differences between them by the degree of apomictic and amphimictic properties. The morphological forms of the dandelion, realizing two reproductive strategies under stress conditions, support both the quantity and genetic heterogeneity of the coenopopulations. The morphological forms studied do not differ in the proportion of viable pollen grains. This indicator rises to a certain ex-

tent only in the gradient of coenotic competition. This can be considered as a manifestation of the properties of optional apomict.

Keywords: *Taraxacum officinale*, male gametophyte, fertility and viability of pollen grains, coenotic and edaphic conditions.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-275-290>

Acknowledgments: This work was carried out in the framework of the governmental contractual work by the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 2019.

REFERENCES

- Atabekova A. I., Ustinova E. I. *Tsitologiya rasteniy* [Plant Cytology]. Moscow, Agropromizdat, 1987. 246 p. (in Russian).
- Bezel V. S., Zhuikova T. V., Pozolotina V. N. The structure of dandelion cenopopulations and specific features of heavy metal accumulation. *Russian J. of Ecology*, 1998, vol. 29, no. 5, pp. 331–337 (in Russian).
- Gilyarov M. S. Ecological significance of parthenogenesis. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1982, vol. 93, iss. 1, pp. 10–22 (in Russian).
- Glazunova K. P. *Apomixis u vostochnoevropeyskikh predstaviteley roda Alchemilla L.* [Apomixis in East European plants *Alchemilla L.*]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1983. 16 p. (in Russian).
- Ereschenko O. V. The Influence of Environmental Factors on the Formation of Birch (*Betula pendula* Roth.) Pollen in Urban Ecosystems. *Izvestiya of Altai State University*, 2014, no. 1–3, pp. 25–28 (in Russian).
- Ermakova I. M. Oduvanchik lekarstvennyy: Nomenklatura i sistematischeskoe polozhenie [*Taraxacum officinale*: nomenclature and systematic position]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti*. Pod red. V. N. Pavlova, T. M. Rabotnova, V. N. Tikhomirova [V. N. Pavlov, T. M. Rabotnov, V. N. Tikhomirov, eds. Biological flora of Moscow Region]. Moscow, Izdatel'stvo Moskovskogo universiteta, 1990, pp. 210–269 (in Russian).
- Zhuikova T. V., Severyukhina V. S., Bezel V. S., Prushinskaya N. M. Reaction of male gametophyte of *Taraxacum officinale* s. l. to chemical pollution of environment. *Contemporary Problems of Ecology*, 2007, no. 3, pp. 511–516 (in Russian).
- Zhuikova T. V., Meling E. V., Kaigorodova S. Yu., Bezel' V. S., Gordeeva V. A. Specific Features of Soils and Herbaceous Plant Communities in Industrially Polluted Areas of the Middle Urals. *Russian J. of Ecology*, 2015, vol. 46, no. 3, pp. 213–221.
- Ivanov A. I., Statsenko A. P., Selina E. E., Skobaneva O. V. Ispol'zovanie pyl'tsy drevesnykh i travyanistykh rasteniy dlya bioindikatsii zagryazneniya okruzhayushchey sredy [Using of pollen of woody and herbaceous plants as bioindicators of environmental pollution]. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*, 2009, no. 6, pp. 68–73 (in Russian).
- Ivshina I. B., Kostina L. V., Kamenskikh T. N., Zhuikova V. A., Zhuikova T. V., Bezel' V. S. Soil Microbiocenosis as an Indicator of Stability of Meadow Communities in the Environment Polluted with Heavy Metals. *Russian J. of Ecology*, 2014, vol. 45, no. 2, pp. 83–89.
- Kisterniy G. A., Panicheva D. M. Vital Capacity of *Pinus silvestris* from the Plantations that are Constantly Under Influence of Alkaline and Fluoric Industrial Emissions. *Forestry Bulletin*, 2012, no. 1 (84), pp. 145–147 (in Russian).
- Konchina T. A., Yashina K. O. Expertise of urban school areas as regards to reaction of herbaceous plants pollen. *Young Scientist*, 2015, no. 23, pp. 114–118 (in Russian).

ФЕРТИЛЬНОСТЬ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Korshikov I. I., Lapteva E. V., Belonozhko Yu. A. Quality of Pollen and Cytogenetic Changes of Scotch Pine as Indicators of the Impact of the Technogenically Polluted Environment of Krivoy Rog. *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 250–255.

Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch L. G. *Sovremennaya nauka o rastitel'nosti* [Contemporary Plant Science]. Moscow, Logos Publ., 2001. 264 p. (in Russian)

Pausheva Z. P. *Praktikum po tsitologii rasteniy* [Plant Cytology Tutorial]. Moscow, Agropromizdat, 1988. 271 p. (in Russian).

Plisko M. A. Embryological Study of Apomixis in Rosaceae and Compositae. In: *Apomixis i selektsiya* [Apomixis and Selection]. Moscow, Nauka Publ., 1969, pp. 134–141 (in Russian).

Poddubnaya-Arnoldi V. A., Dianova V. Reproduction peculiarities of some rubber-bearing and non-rubber-bearing species of *Taraxacum* L. *Botanicheskii Zhurnal*, 1937, vol. 22, no. 3, pp. 267–295 (in Russian).

Pozolotina V. N., Antonova E. V., Shimalina N. S. Adaptation of Greater Plantain, *Plantago major* L., to Long-Term Radiation and Chemical Exposure. *Russian J. of Ecology*, 2016, vol. 47, no. 1, pp. 1–10.

Rabotnov T. A. *Taraxacum officinale* Wigg. *Kormovye rasteniya senokosov i pastbishch SSSR*. Pod red. I. V. Larina [I. V. Larin, ed. Forage herbs in hayfields and pastures in the USSR]. Moscow, Leningrad, Sel'khozgiz Publ., 1956, vol. 3, pp. 665–671 (in Russian).

Tretyakova I. N., Noskova N. E. Pollen of *Pinus sylvestris* under conditions of ecological stress. *Russian Journal of Ecology*, 2004, no. 1, pp. 296–300 (in Russian).

Tupitsyn S. S., Ryabogina N. E., Tupitsyna L. S. Level of teratogenesis as an indicator of the state of a biological object in different environmental conditions. *Izvestiya of the Samara Russian Academy of Sciences Scientific Center*, 2012, vol. 14, no. 1–3, pp. 822–828 (in Russian).

Uitteker R. *Communities and Ecosystems*. Moscow, Progress Publ., 1980. 326 p. (in Russian).

Flora SSSR. Pod red. N. N. Tsveleva [N. N. Tsvelev, ed. Flora USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1964, vol. 29. 797 p. (in Russian).

Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular Plants of Russia and Adjacent States (Within the Area of Former USSR)]. Saint Petersburg, Mir i sem'ya Publ., 1995. 992 p. (in Russian).

Shvartsman P. Ya. *Polevaya praktika po genetike s osnovami selektsii* [Field practice on genetics with the basics of selective breeding]. Moscow, Prosveshchenie Publ., 1986. 111 p. (in Russian).

Shimalina N. S., Pozolotina V. N., Orekhova N. A., Antonova E. V. Assessment of Biological Effects in *Plantago major* L. Seed Progeny in the Zone of Impact from a Copper Smelter. *Russian J. of Ecology*, 2017, vol. 48, no. 6, pp. 513–523.

Calabrese E. J. Hormesis: why it is important to toxicology and ecotoxicologists. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2008, vol. 27, iss. 7, pp. 1451–1474. DOI: 10.1897/07-541

Elkarmi A., Eideh R. A. Photosynthetic rates and antioxidant enzyme activity of *Platanus occidentalis* growing under two levels of air pollution along the streets of Seoul. *J. of Plant Biology*, 2006, vol. 49, iss. 1, pp. 9–15. DOI: 10.1007/BF03031162

Foster C. B., Afonin S. A. Abnormal pollen grains: an outcome of deteriorating atmospheric conditions around the Permian-triassic boundary. *J. of the Geological Society*, 2005, vol. 162, no. 4, pp. 653–659. DOI: 10.1144/0016-764904-047

Hofsten D. G. *Studier oder staktet Taraxacum Wigg. med sarstad hanvishing till Gruppen Vulgaris*. Stockholm, Dts Forl., 1954. 124 S.

Pozolotina V. N., Antonova E. V., Bezel V. S. Comparison of remote consequences in *Taraxacum officinale* seed progeny collected in radioactively or chemically contaminated areas. *Ecotoxicology*, 2012, vol. 21, iss. 7, pp. 1979–1988. DOI: 10.1007/s10646-012-0932-1

Т. В. Жуйкова, В. С. Безель, И. Е. Бергман и др.

Rothmaler W. Weitergeföhrn von H. Meusel und R. Schibert. *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD*. Berlin, Volk und Wissen, 1972, S. 254–279.

Tretjakova I. N., Bagina E. V. Structure of crown as well pollen and seed viability of fie (*Abies sibirica* Ledeb.) in disturbed forest ecosystems of the Khamar-Daban MTS near Baical lake. *Ecologia* (Bratislava), 2000, vol. 19, pp. 280–294.

Zvereva E. L., Lanta V., Kozlov M. V. Effects of sap-feeding insect herbivores on growth and reproduction of woody plants: a meta-analysis of experimental studies. *Oecologia*, 2010, vol. 163, iss. 4, pp. 949–960. DOI: 10.1007/s00442-010-1633-1