

Воздействие температуры и фторидов на рост и развитие проростков *Crepis tectorum* L. из популяций загрязненных и незагрязненных местообитаний

М. Р. ТРУБИНА

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: mart@i pae.uran.ru

Статья поступила 19.03.2013

АННОТАЦИЯ

Экспериментально изучено воздействие температуры и загрязнения почвы фторидами на ранние этапы роста и развития скерды кровельной из загрязненных и незагрязненных местообитаний. Показаны характер и степень выраженности совместного эффекта загрязнения и температуры, разнонаправленность отклика в зависимости от температуры, рассматриваемого показателя и происхождения популяции, изменение фенотипической пластичности по отношению к температуре в популяциях из загрязненных местообитаний.

Ключевые слова: растения, стресс, адаптация, низкая и высокая температура, загрязнение, фенотипическая пластичность.

Фториды – одни из наиболее фитотоксичных воздушных загрязнителей, и концентрации фтористых соединений в атмосфере продолжают возрастать [Рожков, Михайлова, 1989; Weinstein, Davison, 2003]. Несмотря на возможность адаптации отдельных видов к загрязнению через отбор устойчивых экотипов, растительность в зонах сильного загрязнения остается существенно разреженной. При наличии жизнеспособных семян заселению свободного пространства препятствует высокая токсичность почв и продолжающееся поступление токсикантов [Kotulainen et al., 1994]. Еще одной причиной наблюдаемого феномена может быть повышенная восприимчивость растений загрязненных местообитаний к действию естественных стрессоров, особенно на ранних этапах роста.

Температура – один из наиболее важных факторов, определяющих реакцию растений на стресс, вызванный загрязнением. При высокой температуре растения поглощают большее количество токсикантов, и повреждения, обусловленные воздействием токсикантов, с увеличением температуры возрастают [Николаевский, 1979; Norby, Kozłowski, 1981; Taylor et al., 1985; Umbach, Davis, 1987]. Негативный эффект загрязнения также усиливается под воздействием низких температур [Kleier et al., 1998; Yoshida et al., 2004], и при добавлении поллютантов у растений увеличивается восприимчивость к заморозкам [Caporn et al., 2000; Laine et al., 1993; Power et al., 1998; Taulavuori et al., 2005].

Ранние этапы роста живых организмов являются наиболее чувствительными к действию неблагоприятных факторов среды. Учи-

тывая тесную связь между температурой, интенсивностью процессов роста и скоростью поглощения токсикантов, можно предположить, что в условиях загрязнения жизнеспособность проростков, развивающихся при повышенной температуре, будет ниже, чем при более низких температурах. Кроме того, большей повреждаемостью будут характеризоваться особи с ярко выраженной положительной реакцией на увеличение температуры. При длительном поступлении загрязняющих веществ может происходить элиминация таких особей из состава популяций и снижение фенотипической пластичности популяций по отношению к температуре в целом.

Для проверки высказанных предположений проведен эксперимент по оценке воздействия температуры и фтора на ранние этапы роста и развития *Crepis tectorum* L. из популяций загрязненных и незагрязненных местообитаний. Цель эксперимента – ответить на следующие вопросы. Как воздействие температуры модифицирует реакцию растений на загрязнение на ранних этапах роста? Зависит ли реакция проростков на загрязнение от их восприимчивости к температуре? Существуют ли различия между популяциями из загрязненных и незагрязненных мест по реакции на температуру и загрязнение на ранних этапах роста?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Скерда кровельная (*Crepis tectorum* L., сем. Asteraceae) – широко распространенный монокарпичный полурозеточный вид растений [Andersson, 1989]. В незагрязненных местообитаниях вид обычно ведет себя как летний или осенний однолетник [Andersson, 1989, 1992; Трубина, Махнев, 1999]. Произрастает преимущественно на культивируемых полях, обочинах дорог, а также в других местах с нарушенным растительным и почвенным покровом. В этом исследовании для эксперимента использовались семена скерды кровельной, произрастающей в разных зонах токсической нагрузки в окрестностях Полевского криолизитового завода, расположенного вблизи г. Полевского (Средний Урал). Завод основан в 1907 г., объем выбросов составляет 6–7 тыс. т в год, в составе выбросов преобладают дву-

окись серы и соединения фтора. Характеристика района исследований и особенности трансформации растительных сообществ, а также структура популяций скерды под воздействием загрязнения, были описаны ранее [Махнев и др., 1990; Трубина, Махнев, 1997, 1999; Трубина, 2005, 2011].

Семена для экспериментов собирали на расстоянии 300 м, 4 км и 50 км от источника выбросов в импактной, буферной и фоновой зонах загрязнения соответственно. Содержание кислоторастворимых соединений фтора в гумусовом горизонте почвы в импактной зоне составляет в среднем 420 мкг/г, в буферной – 93 мкг/г, в фоновой – 8 мкг/г [Трубина, 1990]. Семена собирали в июне – июле с 20 материнских растений индивидуально в каждой популяции. Средняя масса 100 семян в фоновой (ФП), буферной (БП) и импактной (ИП) популяциях составила $27,0 \pm 1,0$, $28,6 \pm 1,2$ и $32,5 \pm 1,1$ мг соответственно. Масса семян с разных материнских растений в пределах популяций варьировала от 20,0 до 36,4 мг (ИП), от 20,2 до 36,7 мг (БФ) и от 21,4 до 40,3 (ФН).

Семена хранились сухими при комнатной температуре в течение трех месяцев, и затем при нулевой температуре до начала эксперимента. Десять семян из каждой семьи в рулонах из фильтровальной бумаги помещались в пластиковые сосуды, содержащие почвенную суспензию (5 г почвы на 50 мл дистиллированной воды). Растения выращивались в климатических комнатах при 12-часовом фотопериоде и постоянной влажности 60 %, поддерживаемой с помощью парогенератора. Первоначальный объем суспензии поддерживался постоянным на протяжении всего эксперимента путем добавления воды. Сосуды ежедневно перемещали, чтобы минимизировать эффект положения. В экспериментах использовались три температурных режима (12, 22 и 32 °С) и две почвенной суспензии – не загрязненная (НС) и загрязненная (ЗС) фторидами. Почвы для экспериментов собраны в двух местах – в фоновой и импактной зонах загрязнения. Содержание $F_{(HClO_4)}$ в них составляло 6,3 и 358,2 мг/г, $pH_{вод}$ 4,96 и 5,39, C_{org} – 3,93 и 4,21 %, К – 11,38 и 15,73 мг/100 г, Р – 3,53 и 7,57 мг/100 г, Са – 12,0 и 16,0 мг-экв./100 г, Mg – 8,0 и 10,0 мг-экв./100 г, N_{hyd} – 157,2 и 262,0 мг/кг

соответственно. Полный экспериментальный дизайн был – три температурных режима × две почвы × три популяции. Каждая популяция представлена 20 семьями. Общее количество посеянных семян составило 3600 шт.

Интенсивность прорастания оценивалась с 3 по 12 день эксперимента. Доля проросших семян (всхожесть) и выживаемость проростков (доля выживших особей от числа проросших семян) оценивалась на 21 день после начала эксперимента. Кроме того, для каждого проростка определялись длина наибольшего листа, количество настоящих листьев, длина главного корня, доля проростков с нарушениями (хлорозами, некрозами, деформацией или отсутствием органов, нарушением гелиотропизма). Для каждого температурного режима рассчитывался индекс толерантности (IT) семьи по формуле: $IT = \frac{\text{среднее значение параметра проростков семьи в загрязненной суспензии}}{\text{среднее значение параметра в незагрязненной суспензии}}$. Негативный эффект ЗС проявился только в надземных частях растений, поэтому IT для семей и средние IT для популяций рассчитывались по длине листа (IT_{leaf}). Для оценки степени выраженности реакции семьи на изменение температуры (фенотипическая пластичность по отношению к температуре) использовали дисперсию значений длины листа в НС при разных температурах, стандартизованную с помощью среднего [Taylor, Aarssen, 1988].

Для оценки влияния обработок на интенсивность прорастания семян в экспериментах

использовался двух- и трехфакторный ковариационный анализ со смешанными эффектами и с повторяющимися измерениями. Для оценки влияния обработки на другие измеренные параметры использовался двух- и трехфакторный ковариационный анализ со смешанными эффектами. Во всех случаях температура и почва являлись фиксированными эффектами, популяция – случайным фактором. Масса семян использовалась как ковариата. В качестве повторностей использованы средние значения параметров проростков в семье. Для попарного сравнения средних значений показателей и распределений использовали непараметрический тест Манна – Уитни и критерий Колмогорова – Смирнова, для оценки зависимости между показателями – ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Совместный эффект температуры и фтора на прорастание семян и жизнеспособность проростков. Температура и загрязнение оказывали существенное влияние на прорастание семян и жизнеспособность проростков, и популяции отличались по реакции на действие этих факторов (табл. 1).

В НС самая высокая интенсивность прорастания семян из ФП наблюдалась при 32 °С, в ИП и БП – при 22 °С (рис. 1). При 12 °С интенсивность прорастания семян из ИП и БП была выше, чем в ФП, а при 32 °С,

Т а б л и ц а 1

Результаты дисперсионного анализа по оценке эффектов температуры, загрязнения, происхождения популяции и взаимодействия факторов

Источник вариации (df)	Параметр						
	IG ^a	G	LL	NL	RL	DIS	S
Популяция (2, 323)	5,53 ³	2,82 ¹	14,17 ⁴	2,82 ¹	4,82 ³	13,99 ⁴	7,30 ⁴
Загрязнение (1, 2)	2,24	4,41	50,71 ²	28,52 ²	29,92 ²	20,01 ²	12,10 ¹
Температура (2, 4)	39,51 ³	15,25 ²	32,08 ³	57,91 ³	12,85 ²	3,00	1,44
П × З (2, 323)	3,02 ¹	2,03	3,49 ²	2,63 ¹	7,26 ⁴	3,41 ²	4,44 ²
П × Т (4, 323)	5,09 ⁴	4,49 ³	9,86 ⁴	6,69 ⁴	6,56 ⁴	6,43 ⁴	9,51 ⁴
З × Т (2, 4)	1,68	51,03 ³	21,17 ³	3,53	1,69	1,81	0,55
П × З × Т (4, 323)	3,30 ²	0,41	2,73 ²	4,33 ³	3,24 ²	3,51 ³	10,07 ⁴

П р и м е ч а н и е. IG – интенсивность прорастания, G – всхожесть, LL – длина листа, NL – количество листьев, RL – длина корня, DIS – доля проростков с нарушениями, S – выживаемость. Приведены значения F-критерия и его значимости при $p < 0,1$ (¹), $p < 0,05$ (²), $p < 0,01$ (³) и $p < 0,001$ (⁴).

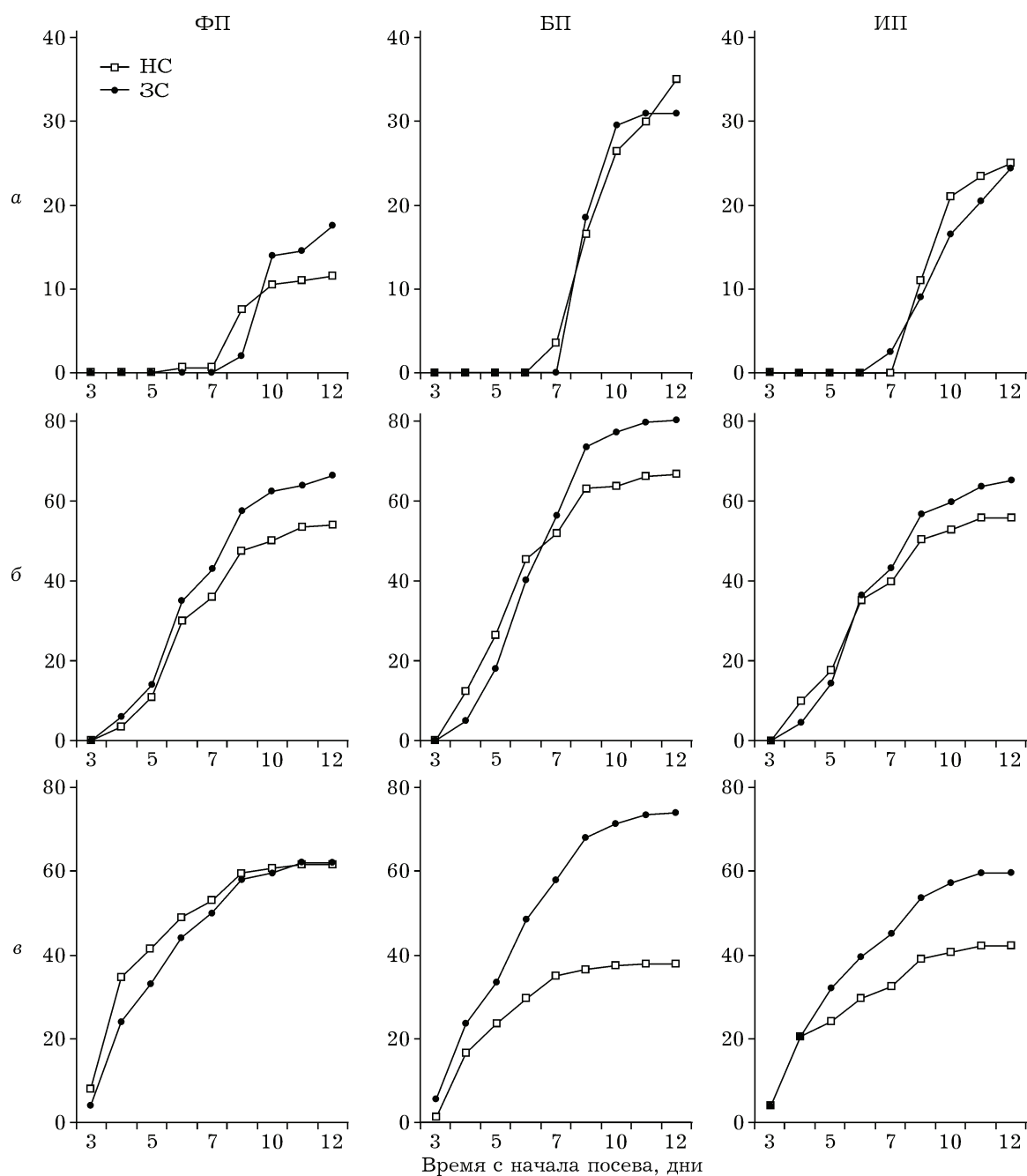


Рис. 1. Интенсивность прорастания семян в фоновой (ФП), буферной (БП) и импактной (ИП) популяциях при температуре 12 °С (а), 22 °С (б) и 32 °С (в) в не загрязненной (НС) и загрязненной (ЗС) фторидами суспензии

наоборот, существенно ниже ($F_{4,170} = 9,22$; $p < 0,001$). Загрязнение не влияло на интенсивность прорастания при 12 °С, но при 22 °С и 32 °С интенсивность прорастания в ЗС была выше, чем в НС. При 22 °С увеличение наблюдалось во всех популяциях, при 32 °С – только в БП и ИП. В ЗС популяции отличались между собой по данному показателю

только при 12 °С: на всем временном интервале интенсивность прорастания в БП и ИП наблюдалась выше, чем в ФП.

В НС всхожесть семян на 21 день после начала эксперимента в ФП была наименьшей при 12 °С, а в ИП и БП – при 12 и 32 °С (табл. 2). Значения показателя в ИП и БП при 32 °С были существенно ниже, чем в ФП.

Характеристики семенного потомства *Crepis tectorum* L. из популяций загрязненных и незагрязненных местообитаний при разных температурных режимах и почвах

Температура	Суспензия	Популяция		
		фоновая	буферная	импактная
Доля проросших семян				
12	НС	0,56 ± 0,05	0,62 ± 0,04	0,56 ± 0,04
	ЗС	0,40 ± 0,05	0,51 ± 0,06	0,54 ± 0,06 ¹
22	НС	0,76 ± 0,04	0,80 ± 0,03	0,71 ± 0,03
	ЗС	0,82 ± 0,03	0,88 ± 0,03 ¹	0,78 ± 0,04
32	НС	0,71 ± 0,03	0,61 ± 0,04 ¹	0,51 ± 0,05 ⁴
	ЗС	0,85 ± 0,03	0,81 ± 0,03	0,76 ± 0,03 ¹
Длина листа, см				
12	НС	0,45 ± 0,05	0,61 ± 0,02 ²	0,63 ± 0,02 ³
	ЗС	0,43 ± 0,02	0,41 ± 0,02	0,44 ± 0,02
22	НС	0,71 ± 0,03	0,81 ± 0,02 ²	0,79 ± 0,04 ²
	ЗС	0,74 ± 0,03	0,68 ± 0,02 ¹	0,74 ± 0,02
32	НС	1,32 ± 0,06	1,05 ± 0,09 ²	1,28 ± 0,08
	ЗС	0,84 ± 0,03	0,68 ± 0,02 ⁴	0,78 ± 0,03
Количество листьев				
12	НС	0,70 ± 0,21	1,49 ± 0,12 ³	1,33 ± 0,13 ²
	ЗС	0,71 ± 0,08	0,58 ± 0,09	0,76 ± 0,05
22	НС	2,13 ± 0,12	2,38 ± 0,07 ¹	2,21 ± 0,10
	ЗС	2,21 ± 0,09	2,05 ± 0,07	2,16 ± 0,09
32	НС	3,58 ± 0,16	2,91 ± 0,27 ²	3,09 ± 0,20 ¹
	ЗС	2,51 ± 0,09	2,28 ± 0,10	2,30 ± 0,11
Длина корня, см				
12	НС	2,99 ± 0,76	4,47 ± 0,31	4,12 ± 0,30
	ЗС	5,38 ± 0,54	6,65 ± 0,64	6,07 ± 0,55
22	НС	4,78 ± 0,30	6,13 ± 0,15 ⁴	5,41 ± 0,39 ¹
	ЗС	9,79 ± 0,47	7,95 ± 0,32 ³	9,45 ± 0,46
32	НС	6,56 ± 0,22	5,69 ± 0,39 ¹	7,20 ± 0,26 ²
	ЗС	10,48 ± 0,52	8,16 ± 0,26 ⁴	8,53 ± 0,41 ³
Доля проростков с нарушениями				
12	НС	0,81 ± 0,08	0,29 ± 0,06 ⁴	0,46 ± 0,08 ²
	ЗС	0,32 ± 0,06	0,15 ± 0,05 ²	0,23 ± 0,06
22	НС	0,81 ± 0,04	0,42 ± 0,07 ⁴	0,54 ± 0,06 ³
	ЗС	0,33 ± 0,03	0,28 ± 0,06	0,26 ± 0,04
32	НС	0,18 ± 0,03	0,28 ± 0,10	0,38 ± 0,08 ¹
	ЗС	0,21 ± 0,03	0,14 ± 0,03	0,23 ± 0,05

П р и м е ч а н и е. Уровни значимости различий между фоновой и другими популяциями (тест Манна – Уитни). ⁴ – $p < 0,001$; ³ – $p < 0,01$; ² – $p < 0,05$; ¹ – $p < 0,1$. Приведены средние значения ± стандартная ошибка.

Загрязнение во всех популяциях слегка ингибировало всхожесть семян при 12 °С, но близкое к статистически значимому ($p < 0,055$) влияние отмечено только для ФП. При 22 °С и особенно при 32 °С, загрязнение оказывало стимулирующий эффект на всхожесть. В ИП, в сравнении с ФП, зарегистрированы несколько более высокие значения показателя при 12 °С и более низкие при 32 °С.

Наиболее выраженная положительная реакция на температуру отмечена в ФП. При 12 и 22 °С размеры и количество листьев в ФП, как правило, были существенно меньше, чем в БП и ИП, а при 32 °С, наоборот, выше. Длина корня при всех температурных режимах в ФП наблюдалась меньшей, чем в БП и ИП. Загрязнение негативно влияло на размеры и количество листьев в ФП только при 32 °С, в БП – при всех температурных режимах, в ИП – при 12 и 22 °С. Длина корня в ЗС увеличивалась во всех популяциях при всех температурных режимах. Размеры проростков в ЗС при всех температурных режимах в популяциях отличались незначительно за несколькими исключениями: длина корней при 32 °С в ИП меньше, чем в ФП; размеры листьев и длина корней в БП при 22 и 32 °С меньше, чем в ФП и ИП.

Хлорозы и некрозы – наиболее часто встречающиеся нарушения развития проростков при всех обработках. В НС существенное влияние температуры на долю проростков с нарушениями обнаружили только в ФП: наименьшие значения отмечены при 32 °С. Доля проростков с нарушениями при 12 и 22 °С в ФП оказалась больше, чем в популяциях ИП и БП, а при 32 °С, наоборот, меньше. Загрязнение снижало количество нарушений в развитии проростков во всех популяциях, особенно при 12 и 22 °С, и статистически значимые отличия между популяциями по данному показателю, как правило, отсутствовали.

В НС температура существенно ($F_{2, 103} = 18,78$; $p < 0,001$) влияла на выживаемость проростков в ФП – с увеличением температуры значения возрастали (рис. 2). В БП выживаемость существенно снижалась при 32 °С ($F_{2, 103} = 6,96$; $p < 0,002$). Выживаемость в ФП, по сравнению с ИП и БП, наблюдалась ниже при 12 и 22 °С, но, наоборот, выше при 32 °С.

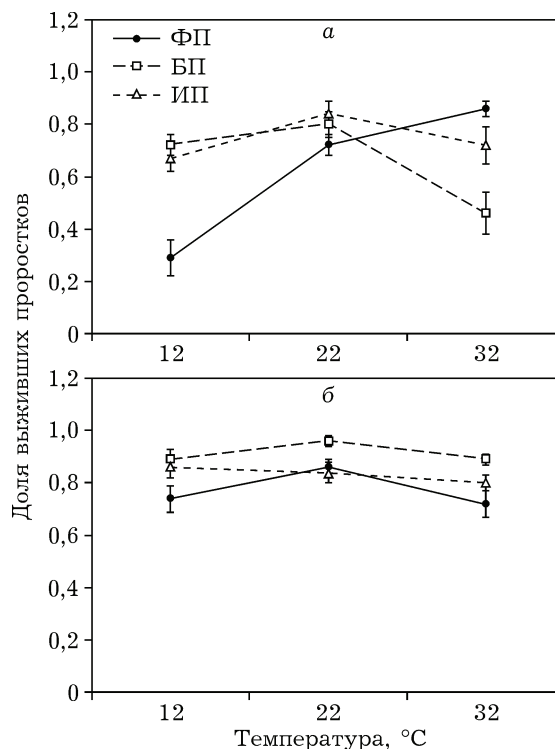


Рис. 2. Доля выживших проростков (приведены средние значения \pm стандартная ошибка) в фоновой (ФП), буферной (БП) и импактной (ИП) популяциях при разных температурных режимах в незагрязненной (а) и загрязненной (б) фторидами суспензии

Выживаемость проростков в ЗС во всех популяциях была существенно выше, чем в НС, за несколькими исключениями. При 32 °С значения параметра в ФП под воздействием загрязнения снижались ($p < 0,05$). В ИП статистически значимое увеличение показателя в ЗС отмечено только при 12 °С ($p < 0,01$). Результаты двухфакторного ковариационного анализа подтверждают наличие взаимодействия факторов “температура \times почва” в ФП ($F_{2, 103} = 15,28$; $p < 0,001$) и БП ($F_{2, 103} = 3,59$; $p < 0,05$). В ЗС выживаемость проростков в ФП существенно ниже, чем в ИП и БП, при двух температурных режимах – 12 и 32 °С.

Фенотипическая пластичность и индекс толерантности. Средние значения стандартизированной дисперсии размеров проростков оказались наибольшими в ФП, наименьшими – в БП, и для длины листа составили $0,26 \pm 0,04$, $0,07 \pm 0,01$ и $0,13 \pm 0,03$ в ФП, БП и ИП соответственно. Отличия дисперсий между ФП и двумя другими популяциями ста-

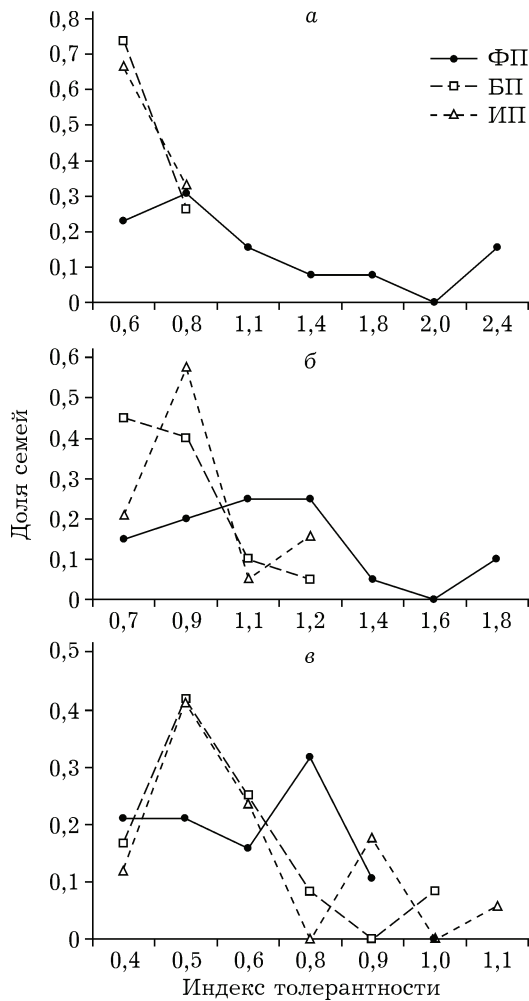


Рис. 3. Распределение семей из фоновой (ФП), буферной (БП) и импактной (ИП) популяций по индексу толерантности (IT_{leaf}) при температуре 12 °C (а), 22 °C (б) и 32 °C (в)

статистически значимы ($p < 0,023-0,001$), между ИП и БП – близки к значимым ($p < 0,087$). Значения стандартизированной дисперсии показателя среди семей в пределах популяции варьировали от 0,02 до 0,71 (ФП), от 0,0001 до 0,23 (БП) и от 0,01 до 0,46 (ИП).

При 12 °C снижение размеров листьев в ЗС отмечено во всех семьях из ИП и БП, и в этих популяциях преобладали семьи с сильно выраженной негативной реакцией на загрязнение (рис. 3). В ФП при 12 °C только половина семей отреагировала отрицательно, остальные семьи характеризовались нейтральной или положительной реакцией. Средние значения IT_{leaf} составили $1,17 \pm 0,19$, $0,68 \pm 0,03$ и $0,68 \pm 0,02$ в ФП, БП и ИП со-

ответственно. При 22 °C в ФП преобладали семьи с нейтральной и положительной реакцией на загрязнение, в БП – семьи с отрицательной и нейтральной, а в ИП со слабо выраженным негативным эффектом. Средние значения IT_{leaf} составили $1,10 \pm 0,07$, $0,85 \pm 0,04$ и $0,92 \pm 0,04$ в ФП, БП и ИП соответственно. При 32 °C все семьи из ФП негативно отреагировали на загрязнение. В ИП и БП также преобладали семьи с негативной реакцией, но встречались семьи с нейтральной реакцией. Средние значения IT_{leaf} составили $0,64 \pm 0,03$, $0,60 \pm 0,04$ и $0,64 \pm 0,04$ в ФП, БП и ИП соответственно. Распределения по IT_{leaf} существенно ($p < 0,05$) отличались в популяциях только при 12 и 22 °C.

При 12 °C семьи из ФП с высокими значениями дисперсии характеризовались высокими IT_{leaf} ($r = 0,62$, $p < 0,023$). При 22 °C связь между показателями была также положительной, но более слабой ($r = 0,41$, $p < 0,076$). В БП и ИП зависимость между дисперсией и IT_{leaf} при 12 и 22 °C отсутствовала. При 32 °C характер зависимостей между дисперсией и IT_{leaf} во всех популяциях наблюдался одинаковым – семьи с высокой дисперсией характеризовались наиболее низкими значениями IT_{leaf} (рис. 4). Коэффициенты корреляции между показателями составили: $-0,70$ ($p < 0,001$), $-0,89$ ($p < 0,001$) и $-0,77$ ($p < 0,002$) для ФП, БП и ИП соответственно.

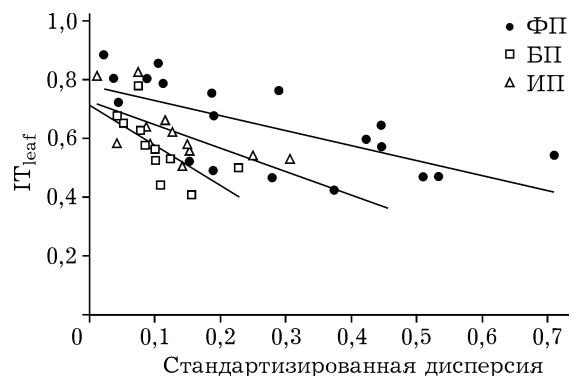


Рис. 4. Зависимость индекса толерантности (IT_{leaf}) при температуре 32 °C от фенотипической пластичности семей по отношению к температуре в фоновой (ФП), буферной (БП) и импактной (ИП) популяциях

Модифицирующее влияние температуры.

При низкой температуре загрязнение не оказывало влияния на интенсивность прорастания семян и слегка ингибировало всхожесть. При повышении температуры отмечен стимулирующий эффект, который может быть связан с более выраженным увеличением проницаемости оболочки семян под воздействием фтора в условиях повышенной температуры, а также с интенсификацией метаболических процессов, которая отмечается на начальных этапах воздействия фторидов или при их небольших концентрациях [Илькун, 1978].

Наиболее сильное негативное влияние загрязнения в фоновой популяции проявилось при высокой температуре и выражалось в сильном ингибировании роста ассимилирующих органов и снижении выживаемости проростков. При пониженных температурах значительная часть семей в фоновой популяции характеризовалась нейтральной и даже положительной реакцией на загрязнение. Более того, во всех популяциях семьи, сильно увеличивающие свои размеры при возрастании температуры, характеризовались и более выраженной негативной реакцией на загрязнение при высокой температуре.

Разная степень проявления негативного эффекта при низких и высоких температурах связана, вероятно, с разной интенсивностью ростовых процессов и скоростью поглощения фтора. Отсутствие видимых симптомов повреждения и стимулирование роста растений при небольших концентрациях токсикантов, в том числе и фтора, известный факт. В ряде экспериментов показано также, что с увеличением температуры скорость поглощения токсикантов и повреждаемость растений возрастают [Николаевский, 1979; Norby, Kozlowski, 1981; Taylor et al., 1985; Umbach, Davis, 1987], и результаты нашего эксперимента подтверждают это заключение. Более того, наблюдения за динамикой смертности проростков *Crepis tectorum* в естественных местообитаниях [Трубина, 2011] показывают, что наиболее высокая смертность среди проростков в условиях загрязнения происходит в августе, т. е. после самого жаркого месяца (июля). Вместе с тем

в контрольной популяции гибели проростков в течение лета не отмечалось.

При низкой и оптимальной температуре загрязнение в фоновой популяции способствовало снижению доли проростков с нарушениями и повышению их выживаемости. При высокой температуре выживаемость проростков под воздействием загрязнения в этой популяции снижалась. Положительный эффект при пониженных температурах связан скорее всего с интенсификацией защитных процессов под воздействием небольших концентраций токсиканта, а негативный эффект при высоких температурах, наоборот, с подавлением большинства процессов, в том числе и защитных, из-за избыточных концентраций токсиканта. В частности, в ряде экспериментов показано, что активность ферментов, выполняющих защитные функции на начальных этапах воздействия стрессорирующих факторов или при их низкой концентрации вначале существенно возрастает, но при увеличении концентраций или продолжительности воздействия подавляется [Илькун, 1978; Николаевский, 1979; Рожков, Михайлова, 1989; Demirevska-Kerova et al., 2004; Sharma, Dubey, 2005; Liu et al., 2004].

Интересно, что при всех температурных режимах загрязнение вызывало увеличение длины корней проростков и потомство скерды из загрязненных мест характеризовалось большей длиной корня. Интенсификация роста корней под воздействием фтора может быть связана с необходимостью повышенного синтеза цитокининов в условиях стресса. Цитокинины участвуют в регуляции большого количества процессов у растений, включая стимулирование синтеза прохлорофиллида, деление хлоропластов и ингибирование процессов деградации хлорофилла [Zubo et al., 2005; Yaronskaya et al., 2006; Srivastava et al., 2007]. Положительная роль цитокининов или цитокинин-подобных соединений в повышении толерантности растений к действию разнообразных стрессорирующих факторов показана в целом ряде экспериментальных работ [Gadallah, 1999; Gadallah, El-Enany, 1999; Musatenko et al., 2003; Lukatkin et al., 2007]. В исследованиях с другими видами растений [Stevens et al., 1998; Stevens

et al., 2000] показано, что фтор подавляет рост как надземных, так и подземных органов, а у некоторых видов – только подземных. Несоответствие с нашими данными может быть связано с видоспецифичностью реакции на загрязнение.

Особенности реакции популяций. При высокой температуре и в отсутствии загрязнения интенсивность прорастания и всхожесть семян, а также жизнеспособность проростков в популяциях из загрязненных мест были ниже, чем в фоновой популяции. В то же время при более низких температурах все показатели в этих популяциях оказались, наоборот, выше. Более того, фенотипическая пластичность по отношению к температуре в популяциях из загрязненных мест, в сравнении с фоновой, была существенно ниже, и в них отсутствовали семьи с ярко выраженной положительной реакцией на повышение температуры.

Выявленные особенности популяций из загрязненных мест, скорее всего, связаны с изменением их стратегии выживания в условиях длительного загрязнения. Как показали ранее проведенные исследования [Трубина, 2005, 2011], существование популяций *Crepis tectorum* в незагрязненных местах поддерживается в основном за счет использования весенне-летней стратегии прорастания семян и быстрой смены поколений из-за преобладания в составе популяции особей с высокой скоростью роста и развития. В загрязненных местах существование поддерживается за счет преимущественного использования осенней стратегии прорастания семян, значительной отсрочки размножения и увеличения продолжительности жизни особей (медленная смена поколений) из-за преобладания в составе популяций особей с низкой скоростью роста и развития. Результаты эксперимента в совокупности с демографическими исследованиями свидетельствуют, что в условиях хронического загрязнения отбор направлен против особей, требующих для развития повышенных температур и особей с ярко выраженной положительной реакцией на увеличение температуры, т. е. быстрорастущих особей. Как показывают результаты эксперимента, переход популяций из загрязненных мест к осенней стратегии прорас-

тания семян, а также элиминация из их состава особей с высокой пластичностью по отношению к температуре могут быть связаны с разным характером и интенсивностью воздействия токсикантов на растения при низких и высоких температурах.

Еще одна особенность популяций из загрязненных мест – более выраженное в сравнении с фоновой ингибирование роста ассимилирующих органов под воздействием фтора. Это является довольно неожиданным результатом эксперимента. Популяции скерды существуют в условиях загрязнения продолжительное время (более 20 лет). Примеры быстрой адаптации отдельных видов растений к избытку тяжелых металлов или двуокиси серы через отбор устойчивых экотипов хорошо известны и высокая толерантность к токсикантам растений из загрязненных мест показана в ряде работ [Taylor, Bell, 1988; Wilson, 1988; Lehman, Rebele, 2004; Liu et al., 2004]. В нашем эксперименте повышенная толерантность к фтору в популяциях из загрязненных местообитаний, в сравнении с фоновой, проявилась только в более высокой выживаемости проростков в загрязненной суспензии при низкой и высокой температуре.

Сильное ингибирование роста с одновременным повышением выживаемости в популяциях из загрязненных местообитаний могут быть связаны со значительным перераспределением энергетических ресурсов особей на защитные процессы. В ряде работ показано, что растения из загрязненных тяжелыми металлами мест характеризуются более высокой активностью супероксиддисмутазы и пероксидазы при провокационном воздействии токсикантов [Шаройко и др., 2002; Liu et al., 2004 и др.]. Сходные результаты получены нами в эксперименте с семенным потомством скерды из популяций загрязненных и незагрязненных фтором мест при провокационном воздействии NaF [Киселева, Трубина, 2008]. Сильно выраженное снижение роста проростков при воздействии фтора в популяциях из загрязненных местообитаний можно рассматривать как “цену” за адаптацию к хроническому загрязнению, а также как способ избегания стресса на ранних этапах роста, способствующих повышению выживаемости проростков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты эксперимента свидетельствуют, что характер и степень выраженности реакции на температуру и загрязнение зависят от рассматриваемого показателя и отличаются в популяциях из загрязненных и незагрязненных мест. Оценка совместного эффекта загрязнения и температуры в популяции из незагрязненного местообитания показывает, что при пониженных температурах фтор на начальных этапах его воздействия может не оказывать ингибирующего действия на процессы роста и даже способствовать некоторому повышению выживаемости проростков. Вместе с тем, при высоких температурах фтор существенно ингибирует процессы роста и развития ассимилирующих органов проростков и вызывает снижение их выживаемости. При этом во всех популяциях негативный эффект загрязнения наиболее сильно проявляется у особей с ярко выраженной положительной реакцией на увеличение температуры, т. е. у быстрорастущих особей. При длительном поступлении загрязняющих веществ разная степень проявления негативного эффекта загрязнения при низких и высоких температурах и избирательная смертность на ранних этапах роста и развития может приводить к изменению восприимчивости популяций к температуре и изменению стратегии выживания в целом. Переход популяций загрязненных местообитаний к осенней стратегии прорастания семян, элиминацию из их состава особей с ярко выраженной реакцией на повышение температуры, а также снижение уровня фенотипической пластичности по отношению к температуре в целом можно рассматривать как один из способов адаптации популяций *Crepis tectorum* к хроническому загрязнению среды кислыми газами, позволяющий избегать негативных последствий совместного воздействия токсикантов и высокой температуры. Полученные данные свидетельствуют также, что усиление в условиях загрязнения восприимчивости проростков к действию естественных стрессорирующих факторов (низких и, особенно, высоких температур) может не только ускорять процессы деградации растительно-

сти при поступлении поллютантов, но и сдерживать расселение толерантных к токсикантам видов растений на сильно загрязненных территориях.

Автор выражает признательность С. С. Чусовитиной за техническую помощь в проведении эксперимента. Работа завершена при поддержке РФФИ-Урал грант № 13-04-96073.

ЛИТЕРАТУРА

- Илькун Г. Н. Газоустойчивость растений. Киев: Наук. думка, 1978. 246 с.
- Киселева И. С., Трубина М. Р. Супероксиддисмутазная активность листьев семенного потомства растений из местообитаний с разным уровнем техногенной нагрузки // Физико-химические основы функционально-структурной организации растений: материалы Всерос. науч. конф., 6–10 октября, Екатеринбург. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. С. 209–210.
- Махнев А. К., Трубина М. Р., Прямоносова С. А. Лесная растительность в окрестностях предприятий цветной металлургии // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–40.
- Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 278 с.
- Рожков А. С., Михайлова Т. А. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1989. 158 с.
- Трубина М. Р. Аккумуляция фтора в лесных фитоценозах в районе криолитового завода // Естественная растительность промышленных и урбанизированных территорий Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 129–142.
- Трубина М. Р. Внутрипопуляционная дифференциация скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) по скорости роста розетки и темпам развития особей. Эффект последствия длительного стресса // Экология. 2005. № 4. С. 243–251.
- Трубина М. Р. Стратегия выживания *Crepis tectorum* L. в условиях хронического атмосферного загрязнения // Там же. 2011. № 2. С. 102–109.
- Трубина М. Р., Махнев А. К. Динамика напочвенного покрова лесных фитоценозов в условиях хронического загрязнения фтором // Там же. 1997. № 2. С. 90–95.
- Трубина М. Р., Махнев А. К. Возрастная структура популяций травянистых растений в условиях стресса (на примере *Crepis tectorum* L.) // Там же. 1999. № 2. С. 116–120.
- Шаройко В. В., Нуреева Г. А., Журавская А. Н., Кершенхольц Б. М. Влияние катионов свинца и некото-

- рых комплексов биологически активных веществ растительного происхождения на активность и устойчивость генома растений // Сиб. экол. журн. 2002. № 2. С. 127–135.
- Andersson S. Variation in heteroblastic succession among populations of *Crepis tectorum* // Nord. J. Bot. 1989. Vol. 8, N 6. P. 565–573.
- Andersson S. Phenotypic selection in a population of *Crepis tectorum* ssp. *pumila* (Asteraceae) // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. P. 89–95.
- Caporn S. J. M., Ashenden T. W., Lee J. A. The effect of exposure to NO₂ and SO₂ on frost hardiness in *Calluna vulgaris* // Environ. and Experim. Bot. 2000. Vol. 43. P. 111–119.
- Demirevska-Kepova K., Simova-Stoilova L., Stoyanova Z., Hölzer R., Feller U. Biochemical changes in barley plants after excessive supply of copper and manganese // Ibid. 2004. Vol. 52. P. 253–266.
- Gadallah M. A. A. Effects of kinetin on growth, grain yield and some mineral elements in wheat plants growing under excess salinity and oxygen deficiency // Plant Growth Regul. 1999. Vol. 27. P. 63–74.
- Gadallah M. A. A., El-Enany A. E. Role of kinetin in alleviation of copper and zinc toxicity in *Lupinus termis* plants // Ibid. 1999. Vol. 29. P. 151–160.
- Kleier C., Farnsworth B., Winner W. Biomass, reproductive output, and physiological responses of rapid-cycling Brassica (*Brassica rapa*) to ozone and modified root temperature // New Phytol. 1998. Vol. 139. P. 657–664.
- Komulainen M., Vieno M., Yarmishko V. T., Daletskaja T. D., Maznaja E. A. Seedling establishment from seeds and seed banks in forests under long-term pollution stress: a potential for vegetation recovery // Canad. Journ. Bot. 1994. Vol. 72: 143–149.
- Laine K., Lähdesmäki P., Pakonen T., Kontunen-Soppela S., Salonen E., Tolvanen A., Virtanen R., Mäenpää E., Saari E., Havas P. Environmental stress and the biochemical and physiological response of plants: Studies on the Scots pine and bilberry // Aquilo Ser. Bot. 1993. Vol. 32. P. 33–39.
- Lehmann C., Rebele F. Evaluation of heavy metal tolerance in *Calamagrostis epigejos* and *Elymus repens* revealed copper tolerance in a copper smelter population of *C. epigejos* // Environ. and Experim. Bot. 2004. Vol. 51. P. 199–213.
- Liu J., Xiong Z., Li T., Huang H. Bioaccumulation and ecophysiological responses to copper stress in two populations of *Rumex dentatus* L. from Cu contaminated and non-contaminated sites // Ibid. Vol. 52. P. 43–51.
- Lukatkin A. S., Gracheva N. V., Grishenkova N. N., Dukhovskis P. V., Brazaityte A. A., Cytokinin-like growth perulators mitigate toxic action of zinc and nickel ions on maize seedlings // Rus. Journ. Plant Physiol. 2007. Vol. 54, N 3. P. 381–387.
- Musatenko L. I., Vedenicheva N. P., Vasyuk V. A., Generalova V. N., Martyn G. I., Sytnik K. M., Phytohormones in seedlings of maize hybrids differing in their tolerance to high temperature // Ibid. 2003. Vol. 50, N 4. P. 444–448.
- Norby R. J., Kozlowski T. T. Relative sensitivity of three species of woody plants to SO₂ at high and low exposure temperature // Oecologia. 1981. Vol. 51. P. 33–36.
- Power S. A., Ashmore M. R., Cousins D. A., Sheppard L. J. Effects of nitrogen addition on the stress sensitivity of *Calluna vulgaris* // New Phytol. 1998. Vol. 138. P. 663–673.
- Sharma P., Dubey R. S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings // J. Plant Growth Regul. 2005. Vol. 46. P. 209–221.
- Srivastava S., Emery R. J. N., Rahman M. H., Kav N. N. V. A crucial role for cytokinins in pea ABR17-mediated enhanced germination and early seedling growth of *Arabidopsis thaliana* under saline and low-temperature stresses // Ibid. 2007. Vol. 26. P. 26–37.
- Stevens D. P., McLaughlin M. J., Alston A. M. Phytotoxicity of the fluoride ion and its uptake from solution culture by *Avena sativa* and *Lycopersicon esculentum* // Plant and Soil. 1998. Vol. 200. P. 119–129.
- Stevens D. P., McLaughlin M. J., Randal P. J., Keerthisinghe G. Effect of fluoride supply on fluoride concentrations in five pasture species: Levels required to reach phytotoxic or potentially zootoxic concentrations in plant tissue // Ibid. 2000. Vol. 227. P. 223–233.
- Taulavuori K., Prasad M. N. V., Taulavuori E., Laine K. Metal stress consequences on frost hardiness of plants at northern high latitudes: a review and hypothesis // Environ. Pol. 2005. Vol. 135. P. 209–220.
- Taylor G. E., Selvidge W. J., Crumbly I. J. Temperature effects on plant response to sulphur dioxide in *Zea mays*, *Liriodendron tulipifera*, and *Fraxinus pennsylvanica* // Water, Air, and Soil Pollution. 1985. Vol. 24. P. 405–418.
- Taylor H. J., Bell J. N. B. Studies on the tolerance to SO₂ of grass populations in polluted areas. V. Investigations into the development of tolerance to SO₂ and NO₂ in combination and NO₂ alone // New Phytol. 1988. Vol. 110. P. 327–338.
- Umbach D. M., Davis D. D. Influence of humidity and temperature during exposure on SO₂-induced leaf necrosis of Virginia pine and river birch // Can. J. For. Res. 1987. Vol. 17. P. 1213–1218.
- Weinstein L. H., Davison A. W. Native plant species suitable as bioindicators and biomonitors for airborne fluoride // Environ. Pol. 2003. Vol. 125. P. 3–11.
- Wilson J. B. The cost of heavy-metal tolerance: an example // Evolution. 1988. Vol. 42, N 2. P. 408–413.
- Yaronskaya E., Vershilovskaya I., Poers Y., Alawady A. E., Averina N., Grimm B. Cytokinin effects on tetrapyrrole biosynthesis and photosynthetic activity in barley seedlings // Planta. 2006. Vol. 224. P. 700–709.

Yoshida K., Shibasaki R., Takami C., Takenaka C., Yamamoto K., Tezuka T. Response of gas exchange rates in *Abies firma* seedlings to various additional stresses under chronic acid fog stress // J. For. Res. 2004. Vol. 9. P. 195–203.

Zubo Y. O., Selivankina S. Y., Yamburenko M. V., Zubkova N. K., Kulaeva O. N., Kusnetsov V. V. Cytokinins activate transcription of chloroplast genes // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2005. Vol. 400. P. 48–51.

The Affect of Temperature and Fluorides on the Growth of *Crepis tectorum* L. Sprouts in Polluted and Unpolluted Habitats

M. R. TRUBINA

*Institute of Plant and Animal Ecology, UrB RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: mart@i pae.uran.ru*

The affect of temperatures and soil pollution by fluorides on the early growth stages of *Crepis tectorum* from polluted and unpolluted habitats was studied experimentally. The character and degree of combined influence of pollution and temperature; different directions of rebound depending on temperature, the studied index and origin of the population; variations in phenotypic flexibility in connection with temperature in polluted habitats were discussed.

Key words: plants, stress, adaptation, low and high temperature, pollution, phenotypic flexibility.