

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО
ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Биолого-почвенный факультет

Кафедра биоэкологии

Хамидуллин Айрат Фердинантович

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФЛУКТУАЦИИ ТРАНСМЕМБРАННОГО
ОБМЕНА ВОДЫ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ ОДУВАНЧИКА
(*Taraxacum officinale* f. *dhlstedtii* Lindb. fil., *Taraxacum officinale* f.
pectinatiforme Lindb. fil.) ГОРОДСКИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ**

Выпускная квалификационная работа

Работа завершена

_____ 2012 г.

А.Ф. Хамидуллин

Рекомендуется к защите:

Научный руководитель,

доцент, к.б.н.

_____ 2012 г.

В.Н. Воробьев

Допускается к защите:

Заведующий кафедрой,

профессор, д.б.н.

_____ 2012 г.

И.И. Рахимов

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1 . Систематика	6
1.2 . Географическое распространение	6
1.3 . Морфологическое описание	7
1.4 . Онтогенез	11
1.5 . Ритм сезонной вегетации	15
1.6 . Способы размножения и распространения	18
1.7. Экология вида	20
1.8. Влияние антропогенных факторов на характеристики ценопопуляций одуванчика	23
1.8.1. Ценопопуляции <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами (ТМ) и радиоактивностью.	23
1.8.2. Перекисное окисление липидов и ТМ	24
1.8.3. Физиологические изменения вызванные действием ТМ.	25
1.8.4. Загрязнения атмосферы	26
1.8.5. Адаптационный потенциал и стратегии выживания <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. к антропогенной нагрузке	29
1.9. Основы метода ЯМР	30
1.9.1. Ядерная магнитная релаксация	31
1.9.2. Измерение времен релаксации	32
1.9.3. ЯМ-релаксация в двухкомпонентной системе	34
1.9.4. Двухкомпонентная протонная магнитная релаксация в тканях растений	36
ГЛАВА. 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	38
2.1.Объект исследования	38

2.2. Морфологические формы одуванчика лекарственного	38
2.3 Методы	39
2.3.1. Проращивание семян	39
2.3.2. Метод спинового эхо ЯМР	39
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	41
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	52

Введение

В настоящее время техногенное загрязнение городских территорий достигло уровня экологически значимого фактора, лимитирующего выживаемость многих видов растений. Большое внимание исследователей уделяется влиянию тяжелых металлов (ТМ), уровень которых в городских почвах превышает предельно допустимые концентрации. Действие ТМ на растения приводит к активизации перекисного окисления мембранных липидов (Савинов и др., 2007.), что приводит к изменению барьерных функций мембран. В качестве объекта исследований используется, как правило, одуванчик лекарственный. Он обычен в условиях антропогенно-трансформированной среды (Жуйкова, 2009). Обладает высокой жизнеспособностью в условиях токсического загрязнения почв и атмосферы. На фоне значительного интереса исследователей к загрязнению ТМ работы по влиянию атмосферного загрязнения летучими органическими соединениями на ценопопуляции одуванчика лекарственного редки.

На протяжении многих лет в атмосфере г. Казани фиксируется превышение ПДК по формальдегиду - одному из сильнейших токсикантов. В нашем городе имеются территории, где зафиксировано одиннадцатикратное превышение ПДК по формальдегиду. Представляет интерес сравнение физиологических характеристик одуванчика, ценопопуляции которого существуют в условиях, отличающихся по степени загрязнения атмосферы формальдегидом. На каком этапе онтогенеза морфологические формы одуванчика *Taraxacum officinale* f. *dahlstedtii* Lindb. fil. и *Taraxacum officinale* f. *pectinatiforme* Lindb. fil. реализуют адаптационный потенциал и как отличаются их адаптационные стратегии.

Цель - выяснение онтогенетических различий в адаптационных стратегиях, морфологических разновидностей одуванчика лекарственного, определяемых по корреляции энергопотребления и проницаемости

мембранного «сэндвича» (плазмалемма +тонопласт) у растений городских ценопопуляций

Задачи:

1. Разработать схему исследований, предполагающих проявление скоррелированных связей между проницаемостью мембранного сэндвича (плазмалемма+тонопласт) и энергетическими затратами растений одуванчика лекарственного в адаптации к неблагоприятному фактору среды;
2. Сравнить качество семян морфологических форм одуванчика *Taraxacum officinale* полученных от растений, произрастающих в условиях антропогенно-трансформированной среды;
3. Определить онтогенетические различия в проницаемости мембранного сэндвича (плазмалемма+тонопласт) клеток корней морфологических форм *Taraxacum officinale*.

Глава 1 *Taraxacum officinale* общие сведения

1.1 Систематика

Taraxacum officinale S.L. относится к надцарству – Ядерные (*Eucaryota*); царство – растения (*Plantae*); отдел – Цветковые (*Magnoliophyta*); класс – Двудольные (*Magnoliopsida*); порядок - Астровые (*Asterales*) ; семейство – Сложноцветные (*Asteraceae*); род - Одуванчик (*Taraxacum*); вид – Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*); подвид - *Taraxacum officinale subsp. Lindb.*

Ценопопуляции *Taraxacum officinale* S.L. представлены двумя морфологическими формами (*T. off. f. dahlstedtii Lindb. fil.*) и (*T. off. f. pectinatiforme Lindb. fil.*). (Жуйкова, 2009).

1.2. Географическое распространение

У одуванчика лекарственного – евроазиатский тип ареала (Валеева, 1976). Он произрастает на всей территории Северного полушария до арктических областей: в Гренландии и Исландии, почти по всей Европе, значительной части Азии, исключая Ближний Восток, Индию Гималаи, Китай; а так же в Африке. Занесен в Северную и Южную Америку, Южную Африку. В России распространен повсюду в европейской части и Западной Сибири кроме Арктики; в Восточной Сибири растет в Енисейском, Ангаро – Саянском и Даурском районах, на Дальнем Востоке – в Зее-Буреинском, Уссурийском районах и на Сахалине; в Средней Азии (в основном в оазисах) и Казахстане (Trautvetter, 1877; Сорные растения СССР, 1936; Topf, 1956; Флора СССР, 1964.Т.29; Faber, 1958; Rothmaler, 1972). Центр распространения рода – Западные Гималаи, где одуванчики появились во время мелового периода (Richards, 1973).

1.3. Морфологическое описание

Многолетний травянистый стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой побегов. По мнению С. А. Котта (1955), у этого вида происходит сближение стержнекорневого типа с корнеотпрысковым; В. Н. Голубев (1957) относит его в корневищно-стержнеклоневому типу.

Корень стержневой, вертикальный, отвесный, часто разветвленный уже у молодых растений, особенно сильно при механическом повреждении и при генерации, обладает высокой контрактильной способностью (Rimbach, 1926), на верхушке иногда многоглавый, толстый, конический, толщина у однолетнего от 1 до 35 мм, у взрослого растения – от 9,5 до 45 мм, длина в среднем 15-50 см – до 100 см (Kirchner, 1955). От главного корня могут отходить на определенных типах почв или при повреждении животными главного корня тонкие или толстые боковые корни; они располагаются в ряда по спирали (Kiel, 1940). Иногда главный корень бывает коротким, а от него отходят сильные боковые корни.

Молодой корень сочный, белый или желтоватый, при старении буреет, а затем покрывается темно-бурой почти черной растрескивающейся коркой. После линьки (опадения «чехла») корень снова становится светлым. При изломе из корня выделяется млечный сок-латекс, содержащийся и в других частях растения. Он образуется в млечной системе корня (Маршавина, 1953; Jancovu 1956).

В основании надземного побега имеется небольшая плагиотропная часть, которая функционирует как корневище (Голубев, 1957). Она образуется в результате втягивающей деятельности корней из основания надземных побегов и достигает 2-3 см длины (Sears, 1922). Вертикальное

корневище до 10-15 см, образуется при подрезке корней на земле и выносит розетки листьев на поверхность почвы (Котт, 1955).

Так называемая «корневая шейка» одуванчика шерстистая, редко голая, при анатомическом исследовании оказывается стеблем (Gier, Burren, 1942; Савченко, 1956). Надземный стебель круглый, гладкий, с рубцами от опавших листьев, короткий (1-2 см длиной), редко на уровне земли. Боковые ветви отходят косо вверх. Моноподиальные побеги трех типов: вегетативные розеточные, полурозеточные генеративные заканчивающиеся цветоносной стрелкой, безрозеточные генеративные лишенные ассимилирующих листьев и состоящие из одной цветоносной стрелки.

Листорасположение спиральное. Цветоносные побеги удлиненные, ортотропные, неветвящиеся, достигают высоту от 5 до 80 см в зависимости от фенологической фазы, погодных и других условий (Grayet al. ,1973; Kirchner, 1955; Ковалевская, 1962; и др.).

Листья, собранные в розетку, простые, лежащие или приподнимающиеся, или вверх торчащие, 5-30 см длиной (длина листьев в малом цикле побега изменяется по двухвершинной кривой с максимумами на 10 и 17 листьях), 1,5-6 см шириной, струговидно-перисто-рассеченные, перистораздельные или перистолопастные, с более или менее вниз отклоненными линейными или широко – треугольными, часто зубчатыми по краю боковыми долями и более крупной копьевидной конечной долей, реже цельные, по краю выемчато-зубчатые. Верхушка листа тупая или слегка заостренная, основание суженное, переходит в крылатый, длинный, равный по длине пластинки, черешок. Соотношения длины и ширины варьируют, поэтому форма листа может быть от обратнойцевидной до обратноланцетной, окраска от светло – до темно-зеленой. Листья бывают от паутинисто – опушенных с нижней стороны, рассеянно–волосистых, опушенных уплощенными редкими или густыми волосками и до совершенно

голых (Kirchner, 1955; Ковалевская, 1962; Флора СССР, 1964). Молодые листья всегда имеют волоски (Torf, 1956). Форма листьев, их изрезанность, размеры изменяются в онтогенезе каждой особи, а также в течение вегетационного сезона и под влиянием экологических условий. Листья без прилистников. Жилкование перистое, главная жилка полуцилиндрическая, полая, сильно выдается с нижней стороны листа, у крупных листьев ширина ее достигает 0,5 см. Жилки в некоторых случаях розовые, красноватые или коричневые.

Соцветие – одиночная корзинка до 20-30мм, обертка колокольчатая, 10-25 длиной, сперва опушенная, потом гладкая, зеленая, серо-зеленая или слегка фиолетовая, состоит из трех рядов черепитчато-сложенных листочков; наружные листочки обертки 5-12 мм длиной, 2-2,5 мм шириной, от широколанцетных до ланцетно-линейных, более или менее вниз отогнутые уже до цветения, почти равные по ширине внутренним листочкам или немного более широкие, во время цветения немного короче их, по краю без перепончатой каймы или с очень узкой перепончатой каймой, без рожков. Внутренние листочки, в числе 15-20, продолговато-линейные, в 1,5 раза длиннее самых длинных наружных листочков, без рожков, редко с неясными рожками. В корзинке на полем, голем, слегка вогнутом, почти плоском (после цветения слегка выпуклом) цветоложе диаметром 7-15 мм сидят в многочисленных маленьких спирально расположенных углублениях 54-250 цветков размером 0,9-1,5 см. Цветок имеет 2 круга околоцветника. Наружный состоит из длинных (5-6мм) простых шелковистых волосков, венчик сrostнолепестный, зигоморфный, язычковый. Все язычковые цветки имеют на вершине 5 зубчиков, окраска желтая, от светло - до темно – золотисто – желтой, чаще ярко – желтая и очень редко красная, с запахом. Крайние цветки крупнее, на нижней стороне язычка обычно с темными полосками, опушены густыми длинными волосками или длинными извитыми и короткими прямыми, или голые. Тычинок 5, прикреплены к трубке

венчика, их нити свободные, а пыльники обращены внутрь и образуют путем срастания трубочку. Пыльца оранжевая, нормально развитая или совсем отсутствует, или дегенеративная (может быть даже у одного растения разная). Длина нормального пыльцевого зерна 27,9-37,2, ширина – 18,6 – 34,1. Оно сферическое, бородавчатое, с гребневидными ребрами, несущими каждое в виде гребня по 6-7 треугольных зубчиков - щетинок с 3 порами по экватору (Андреев, 1925; Губин, 1937; Аревшатын, 1937). Завязь нижняя одногнездная с 1 прямостоящей семяпочкой, пестик с 1 желтым столбиком и двулопастным темно-коричневым рыльцем. Лопасты, удлиненные до 1-2 мм длины и 0,6 мм в диаметре. Наружная поверхность рылец покрыта тонкими шипиками. Нектарники овальные, расположены вокруг основания трубки венчика (Gier, Burress, 1942; Kirchner, 1955; Malecka, 1971).

Плод – семянка веретеновидной формы, немного сплюснутая, слегка скрюченная, с короткой, вдруг притупленной верхушкой и тонким носиком, который в 2-3 раза длиннее самой семянки. Длина семянки 3,7-4,3 мм, ширина – 0,9-1,1 мм, толщина – 0,5-0,7 мм. Ширина основания семянки 0,4. Отношение ширины к длине 0,23. Цвет оливково – бурый, светло – бурый или буроватый, поверхность с 12-15 ребрами, шипики на них длиной 0,05-0,25 мм, шириной 0,02 мм. Пирамидка 0,4- 1,0 мм длиной и 0,2-0,3 мм шириной, оливково – бурая. Носик длиной 7-15 мм, отношение длины носика к длине семянки 2,8:3,5. Летучка (хохолок) белая из простых волосков 6-8 мм. Вес 1000 семян от 0,2 до 1,17 г. Среднее число семян в 1 кг – 1400000 (Королева, 1940; Котт, 1969; Kirchner, 1955). Семянки имеют развитый многослойный околоплодник, который неплотно прилегает к семенной коже, состоящей из нескольких рядов сдавленных клеток.

Число хромосом $2n = 8, 16, 18, 19-29, 24-2В, 30, 32-34, 36-40, 44, 48, 50, 52, 68, 76$ (Hofsten, 1954; Аревшатын, 1970, 1973; Gill, 1971). Морфологически отличаются растения не только разных хромосомных типов, но и внутри одного типа.

1.4. Онтогенез

Семена одуванчика не имеют периода покоя и могут прорасти сразу после осыпания (всхожесть 72-100%), поэтому, как правило, в почве не накапливаются (Зеленчук, 1968). При хранении способность к прорастанию сначала постепенно, а потом быстро снижается, особенно резко через 1,5 года хранения (Hofsten, 1954; Зеленчук, 1968; Тихомирова, 1968). По данным Д.П. Проценко (1947) за три года хранения всхожесть семян уменьшилась на 88%. На способность к сохранению всхожести влияют способы хранения. При температуре ниже 0° жизнеспособность семян сохраняется в течение 12 лет, при 5° и повышенной влажности, а так же при комнатной температуре и ограниченной влажности сохранность плохая (Faber, 1958). В почве семена сохраняли жизнеспособность от 20 месяцев до 50 лет (Потульницкий, 1952; Котт, 1955; Hofsten, 1954).

Семянки одуванчика прорастают как с поверхности почвы, так и с небольшой глубины; максимальное прорастание с 1,5 см при 80% влажности почвы, с 3 см при 60% и с 2,5 см при 40%, с 3 см при 20% влажности. Успешное прорастание прекращается на глубине 4 см (Проценко, 1947), однако даже на глубине 30 см сеянки начинают прорастать, но всходы не могут пробиться через такой слой почвы (Hofsten, 1954). Максимальное прорастание наблюдается при температуре 20°C и при 60-100% влажности, при 40% происходит резкое снижение, при 30-20% влажности из семян одуванчика проросло только 0-18% (Проценко, 1947; Hofsten, 1954). Сильное освещение ингибирует прорастание. Недозрелые семена имеют 20-20%-ную всхожесть (Корсмо, 1933; Котт, 1969). В корзинке, срезанной при наступлении цветения, все зародыши отмерли, в полном цветении – 4 % проросло.

Первые проростки при проращивании семян появляются на 3-4-й день, с 5-го по 9-й прорастает большинство, затем количество проросших семянок резко убывает до 40-го дня, когда прорастают последние (Kirchner, 1955).

При посеве на Ленинских горах в Москве всходы появились на 7-129-й день (Маршавина, 1953). В посевах ячменя, пшеницы, многолетних травах семена одуванчика прорастали в разные сроки, прорастание затянулось на 1,5 месяца. Подрост, появившийся осенью, хорошо сохраняется до зимы и зимует (Зеленчук, 1956). От летней засухи всходы в массе гибнут (Kirchner, 1955).

При прорастании первым показывается корешок, потом через 1-2 дня – семядоли. Иногда наоборот, корешок появляется через 1-2 дня после семядолей. Иногда в семянках бывают 3 семядоли или плоды имеют 2 эмбриона. Скорость развития проростков зависит от условий местообитания и от генетической неоднородности. Опыты Д.П. Проценко (1947) показывают, что оптимальный рост корней и листьев у проростков происходит при 20°C и 60% влажности. Запаса питательных веществ в семени хватает на 25 дней.

Стебель проростка состоит из укороченной части с хорошо развитой сердцевинной и подсемядольного колена (гипокотиля), в котором сердцевина занимает незначительное место. Гипокотиль растет и развивается одновременно с активным формированием семядолей, с отмиранием семядолей прекращается дальнейший рост его в длину. Семядоли округло – эллиптические, 5-6 мм длиной, 4,5 мм шириной, на черешке в 4-5 мм. Первый лист обратнойцевидно-продолговатый (0,3-0,7 см длиной, 0,3-0,5 см шириной), на верхушке закруглен, к основанию постепенно сужен в довольно длинный черешок (0,4см). Край листа с 1-2 слабовыраженными зубцами и одной выемкой между ними («ювенильный» лист). У второго и третьего листьев, которые могут разворачиваться у пророста до засыхания семядолей, эти зубцы более выражены и листья несколько крупнее.

Таким образом, проросток одуванчика лекарственного на лугах имеет две семядоли, 1-3 маленьких обратнойцевидных или ромбических листа с

закругленной верхушкой и суженным в черешок основанием и 1-2 зубцами по краям листа (или край цельный). В посевах до засыхания семядолей образуется еще 1-2 листа. Корень тонкий, меньше 1 мм в диаметре, длиной 2-3 см, у некоторых особей появляются боковые корни.

У ювенильных растений семядоли отмирают, в розетке 2-3 листа ювенильного типа и 1-3 листа переходных к взрослым.

У имматурных растений одуванчика в посевах сохраняются 1-2 ювенильных листа, на лугах они не сохраняются. Листья в розетке (4-5) по форме напоминают взрослые обратноланцетные или продолговатые. Верхушка листьев слегка заостренная. Изрезанность от 1/5 до 1/3 ширины полуластинки. Корень упругий.

Взрослые вергинильные растения одуванчика – с 4-5 обратноланцетными или продолговатыми листьями, со слегка заостренной или острой верхушкой. Край листа может быть изрезан на 1/3 ширины полуластинки и даже больше. Корень молодой, светлый, упругий.

Смертность особей вергинильного периода, начиная с ювенильных растений, колеблется на лугах в разные годы от 15 до 48% с мая по август и от 9 до 30% с августа по май следующего года. В посевах с июля до начала сентября погибло 28% особей вергинильного периода, с сентября по июль следующего года – 0.

В посевах готовность к цветению наступает или в конце лета или осенью года посева, или у большинства весной следующего года, или на 3-4-й год (Королева, 1940; Kirchner, 1955). Задержка в цветении наблюдается в густых культурах (Сукачев, 1941). На незадерненных и слабозадерненных нарушенных местах на лугах одуванчик зацветает на 2-4 год жизни (Работнов, 1956). На задерненных лугах – на 3-4-й год и позже (Perttula, 1941). В густых травостоях одуванчик только вегетирует (Серебрякова, 1953).

В генеративном периоде выделяется три этапа: молодого генеративного растения, средневозрастного и старого. У молодого генеративного растения нет остатков отмерших генеративных побегов. Изрезанность листьев $1/3-1/2$ ширины полупластинки. Генеративных побегов – 1, развивается из верхушечной почки (или два при наличии двух розеток). Корень еще светлый (если цветет в 1-й год жизни), упругий. Средневозрастные растения отличаются наличием следов отмерших генеративных побегов, мощностью, сильной рассеченностью листовой пластинки. Корень твердый, светлый или покрыт темной слущивающейся после цветения коркой, под которой вновь образуется светлая. На разломе корня темных отмерших частей мало.

В этом возрастном состоянии одуванчик находится от 1 до 2 и более и часто отмирает. Гибель вызывается тем, что в этом состоянии образуется много генеративных побегов, после цветения корень сильно расщепляется и часто распадается. В этом случае образуются ослабленные особи, которые быстро погибают. У старых генеративных особей уменьшается мощность, изрезанность листа уменьшается до $1/3$ ширины полупластинки (как у молодых генеративных растений, от которых отличается наличием следов от отмерших генеративных побегов и мягким корнем, у которого на разломе видно много темных отмерших тканей).

В субсенильном возрастном состоянии растения не цветут. У них корень расчленен на продольные части, мягкий, при разломе видно много темных участков. Изрезанность листьев всего $1/3-1/5$ ширины полупластинки.

Последний этап жизни растения – сенильное возрастное состояние, в котором растение представлено одной розеткой листьев, с 2-4 листьями, формой и размерами напоминающими листья ювенильных и имматурных растений. Отличается от молодых растений мягким гнилым корнем (Ермакова, 1984).

Весь жизненный цикл растение проходит на лугах за 10-20 и более лет (Perttula, 1941). Растение поликарпичное.

1.5. Ритм сезонной вегетации

Всходы одуванчика в посевах культурных растений появляются в мае-июне (Валеева, 1976). Побеги взрослых растений моно-, ди- и полициклические. Побег проходит фазы внутривершинного развития, розетки и образования цветочной стрелки. Иногда фаза розетки выпадает, особенно часто у средневозрастных генеративных растений. У молодого растения фаза розетки в посевах длится около одного месяца или даже меньше, столько же или немного более месяца длится, и последняя фаза от начала бутонизации до конца плодоношения (через 15-20 дней после окончания плодоношения побег отмирает) (Маршавина, 1953). После отмирания цветочной стрелки в июле, по наблюдениям Котта (1955, 1969) в Московской обл. на целинных землях растение переходит в состояние летнего покоя.

После покоса в августе отрастают новые розетки с менее изрезанными листьями (Sears, 1922), которые зимуют и весной переходят к цветению. Вторичное цветение менее обильно. Летний покой наблюдается не всегда, и тогда верхушечная точка роста растет непрерывно (Маршавина, 1953; Работнов, 1956; и др.). Наибольший прирост в Москве надземной массы в посевах первого года - в августе, второго - с мая по июнь. Ростовые процессы затухают в середине октября, но к концу ноября появляется несколько зеленых листьев, которые зимуют. Зимой наблюдается массовое отмирание листьев. С весны до осени листья функционируют 35-40 дней (Маршавина, 1953; Савченко, 1956).

Корневая масса в первый год жизни одуванчика нарастает до конца вегетации, самый большой прирост - в августе-сентябре, на второй год - в

конце июля-сентябре, (Маршавина, 1953). Рост корня в толщину, как показали опыты М.И. Савченко (1956), тесно связан с новообразованием листьев. Начиная с ювенильного возрастного состояния, корень периодически покрывается «чехлом», состоящим из отмерших клеток коры. Чехол периодически спадает, и корень одевается пробкой, а затем вновь образуется чехол.

Линьку корней после отцветания М.И. Савченко (1956) связывает с новообразованием и отмиранием надземных органов, главным образом листьев, многие авторы - с цветением (Работнов, 1956). После линьки в августе корень снова начинает утолщаться. Иногда при сильной линьке он распадается на несколько корней.

Содержание основного запасного вещества инулина в растении повышается от весны до осени в пределах от 1,7 до 24,3%, к весне уменьшается. В корнях содержание всех углеводов с периода формирования новых листьев до образования плодов уменьшается. Затем следует подъем содержания инулина и всех углеводов за счет притока ассимилянтов из листьев (до 1 октября), после чего наблюдается легкое снижение (Любименко, Рубинов, 1929; Faber, 1958). В сентябре корни содержат горькое вещество танацетин, или тараксантин ($C_{40}H_{56}O_4$), в августе более богаты инулином, в октябре – левулином, в марте – экстрактом. Содержание витамина С от 14 мг % в апреле уменьшается до 3,5 мг % в ноябре (Faber, 1958)

Соцветия закладываются в пазухах зимующих листьев в Московской обл. с лета, часто наблюдается цветение части из них в этот же год, но большая часть цветет после перезимовки с мая по начало июля (Серебрякова, 1953). В Москве средний срок зацветания – 7 мая (Глухов, 1950). В первый год жизни растения цветут позже – с середины июля (Королева, 1940). Вторичное цветение начинается со второй половины августа и продолжается

до наступления заморозков, нередко бутоны уходят под снег (Королев, 1940; Серебрякова, 1953). В посеве растения цветут между 140-240 днями после посева вне зависимости от количества образовавшихся листьев в вергинильном периоде (их может образоваться 100 и больше). На время зацветания, кроме разности в географическом местоположении влияет направление склонов, и даже экспозиция отдельных сторон дорог и улиц (различия в сроках зацветания – 12-22 дня; Hofsten, 1954), режим хозяйственного использования (на пастбище раньше, чем на сенокосе; Конюшков, 1930). Растения могут цвести в очень широком диапазоне условий, но возраст, в котором они переходят к цветению, зависит от условий освещения (Listowski, Jackowska, 1965).

Раскрытие цветков в соцветии продолжается 3 дня, причем в первый день раскрывается, только часть цветков, полное цветение наступает на третий день (Kirchner, 1955). Среднее количество дней, когда цветы открыты, колеблется от 1,6 до 3,2. Во время пика цветения весной корзинки открыты от восхода до заката, в июне-августе закрываются перед полуднем (Gray, 1973). На открывание корзинки оказывает влияние температура и ее резкие изменения и влажность (а не солнечное облучение – она открывается и в пасмурный день, но не дождливый). Раскрывание цветков происходит в центропетальной последовательности (Kirchner, 1955). При раскрывании внешних цветков они давят на листочки внутренней обертки и отгибают их до $2/3$ - $1/3$. Повторное открытие цветков проходит значительно быстрее, чем первое (при хорошей погоде за 20-100 мин), начиная со второй половины утренней части дня до раннего послеобеденного времени. Перед дождем корзинки в полном цветении или близком к концу цветения закрываются не совсем полностью, могут быть залиты водой до краев, но при этом отцветание и созревание плодов проходят нормально. После цветения внутренние листочки обертки закрываются плотно.

Для образования плодов нужно 15-20 дней (Костина, Портянко, 1972), по другим данным (Gray, 1973) от начала цветения до полного созревания при средней температуре 10-16⁰ проходит 8-16 дней. К концу этого срока цветочная стрелка становится эластичной, потом, после разбрасывания плодов, дряблой, ссыхается и отмирает за 15-20 дней. Раскрытие созревшего соплодия в солнечный день вызывается сокращением набухшей ткани в цветоложе, так что внешний край его при открытом соплодии отгибается. При полностью открытом соплодии внешние листочки обертки свисают вниз, прилегают к стеблю, высыхают. Открывшиеся соплодия уже не закрываются. В дождливую погоду оно складывается более или менее плотно в форме кисточки и выглядит грязно-серым. В сухую погоду снова превращается в большой белый шар.

Благодаря загибанию края корзинки при созревании плодов цветоложе получается сводчатым, происходит расширение альвеол, и плоды с этого момента сидят более свободно. Из-за недостатка воды цветоложе несколько съеживается и ослабевают связи с плодами. Теперь как хохолок имеет большую парусную поверхность.

Массовое созревание плодов и их распространение под Москвой происходит в конце мая - начале июня, к середине июня заканчивается.

После дефолиации одуванчик хорошо отрастает, хорошо выносит выпас и сенокос, но частые срезания его угнетают.

1.6. Способы размножения и распространения

Одуванчик лекарственный – факультативный апомиктический вид. У большинства растений наблюдается автономный нередуцированный партеногенез (Поддубная – Арнольди, Дианова, 1937; Аревшатын, 1970; Gill, 1971; и др.). Зародыш развивается из неоплодотворенного нередуцированного диплоидного яйца, типичное пыльцевое зерно также диплоидно. Пыльца частично или полностью нежизнеспособная или

отсутствует (Аревшатын, 1971). Однако у одуванчика сохранились атавистические приспособления к половому процессу: цветки, собранные в яркое пахнущее соцветие, пестики с рыльцами, образование пыльцы. Цветы посещаются насекомыми, но к моменту распускания цветка в нем уже имеется крупный многоклеточный зародыш (Поддубная – Арнольди, Дианова, 1937; Цингер и др., 1956).

На факультативный характер апомиктичности указывает факт нахождения в районе Вены многочисленной популяции *Taraxacum officinale* размножающийся половым путем (Петровская-Баранова, Цингер, 1965). В Нижней Австрии встречаются смешанные популяции, в которых среди апомиктов есть половые полиплоидные особи (Furnkranz, 1966).

Гибриды с *T. palustris* (Lyons) Symous Sl. и с *T. laevigatum* (Willd) Dc. Sl. обнаружены в Австрии (Furnkranz, 1966), с *T. Koksaghus* (Malescka, 1971) и с микровидами группы *T. Vulgaria* Dt. – в Дании (Richards, 1970). Число соцветий, образующихся на одном растении одуванчика, колеблется в зависимости от возраста растения, возрастного состояния и условий жизни от 1 до 105, число семян в каждом – от 54 до 250, одно растение образует от 150 до 7 тыс. семян, на 1 м² попадает от 195 до 2433 штук, на 1 га – 170-459 млн. (Корсмо, 1933, Работнов, 1956; Котт, 1969; и др.).

Одуванчик – анемохор. При благоприятных условиях семянки относятся на 250-500 м, при неблагоприятных (сильный дождь, уборка урожая, прикосновения) они падают на землю в радиусе 40 м (Kirchner, 1955). Дальность полета семянки зависит от их веса, высоты цветоноса и силы ветра. Дальность полета наиболее легких в 3 раза больше, чем наиболее тяжелых. Незначительное количество семянки аккумулируются вокруг материнских растений на расстоянии 2-3 м. Чем дальше от материнского растения опадают плоды, тем среди них больше пустых. Ветер и вода помогают им перемещаться по земле. Они задерживаются в трещинах,

впадинах, вблизи препятствий в виде взрослых растений одуванчика, других видов, канав, деревьев и т.п. Отсюда наблюдаемая в природе пятнистость распределения одуванчика.

Семенное размножение у одуванчика – основной способ самоподдержания популяции в условиях лугов. Специализированных органов вегетативного размножения у него нет, но корень обладает высокой способностью к регенерации, образует розетки из почек, возникших на перерезанном главном корне, и отрастает от корневых черенков длиной не менее 6-10 мм и диаметром 1,25 мм или длиной 4 мм и диаметром 2 мм. На морфологически дистальном конце отрезка образуются корни, на другом – розетка листьев. Это связано с тем, что в дистальном конце имеется больше ауксина (Warmke, 1950). Изредка розетки образуются на обоих концах (при малом содержании ауксина). При продольном разрезе они распределяются равномерно по всему разрезу, По данным Котта (1955) количество отмерших черенков при закладке в почву уменьшается с весны до осени, а их укорененность улучшается. У черенков с корневой шейкой розетка на поверхности почвы сформировалась на 13-20-й день, а без нее на 26-36-й. Новые особи цветут на следующий год после подрезки. Высота и количество цветоносов уменьшается при более поздних посадках. Размножение отрезками корней происходит на полях, огородах, реже на лугах при повреждении корней животными.

1.7. Экология вида

Одуванчик лекарственный – мезофит. Встречается единично от сухостепных до сыролуговых сообществ (ступени 32-87 шкалы Раменского), но обильно – только на умеренно и сильно увлажненных почвах свежих и влажнолуговых сообществ (ступени 61-66 шкалы Раменского, 5-я ступень шкалы Элленберга), зависит также от переменности увлажнения: на почвах с

переменным водным режимом мало обилен, при умеренно и сильно переменных условиях увлажнения обилен. На местах, подверженных засухе, мелких и каменистых почвах растет плохо (Прозорова, 1973). Скудость воды лимитирует распространение одуванчика. Наиболее чувствительны в засухе молодые и генеративные растения (Hofsten, 1954). Структура корневой системы во многом зависит от глубины залегания грунтовых вод. При глубоких грунтовых водах, равномерно увлажняющих почву, вырастает хорошо развитый главный корень, при недоступности грунтовых вод на песчаной бедной почве главный корень слабый, развиваются немногочисленные тонкие глубоко устремляющиеся корни (Kiel, 1940). Полив способствует увеличению численности в 2-8 раз (Timmons, 1950). Однако в засушливые годы одуванчик разрастается на пастбищах, что связано с ослаблением конкуренции. Летнюю засуху часто переносит в состоянии вторичного покоя (Работнов, 1956).

Содержание воды в листьях одуванчика в середине лета в севера – восточной части Карельского перешейка составило 78,4%, интенсивность транспирации – 0,77г/г.ч. Скорость расхода водного запаса в 1 ч – 98,3%, время полной смены водного запаса – 1,02 ч, за день происходит 17,6 смены водного запаса (при 18 часовом учетном дне). Изменение величины водного дефицита в течение дня во время цветения утром – 5,5% в 1 ч, днем – 14,1, вечером – 11,8% (Алексеев, 1976).

Экологические факторы сильно влияют на размеры, форму и изрезанность листа одуванчика. Одуванчик выносит небольшое затопление и заиление (Работнов, 1956).

Одуванчик лекарственный – светолюбивое растение, не выносит сильного затенения (Работнов, 1956), полусветовое (7-я ступень шкалы Элленберга). Недостаток света сказывается в первую очередь на исчезновении в травостое цветущих растений (при высоте травостоя на

пастбище 6-10 см, при котором освещенность равна 45-55% от полной), при высоте 20 см (освещенность 12%) исчезают проростки, при дальнейшем увеличении высоты травостоя уменьшается численность вегетирующих растений (Molgaard, 1972). Количество и качество света влияет на соотношение длины и ширины листа, его изрезанность (Sears, 1922; Curtis, 1940; и др.).

У подростка, находящегося при малой освещенности, лист более округлый и почти цельный, а у более высоких взрослых растений, у которых листья направлены вверх и получают больше света, листовая пластинка более вытянута и сильно изрезана.

Одуванчик лекарственный – растение умеренного климата. Вегетация у него начинается рано, при низких температурах. Ростовые процессы идут нормально при температуре 11-20⁰С. При менее низкой и более высокой они замедляются. Заложение генеративных органов происходит при средней суточной температуре 4-6⁰, цветение – весной и осенью, перерывы в вегетации при 22-23⁰ и среднем количестве осадков 20,4-34 мм (Костина, Портянко, 1922). Температура влияет на форму листьев: в природе ранневесенние и позднеосенние листья более сильно изрезаны и меньше по размерам, имеют расширенный черешок и антоциановую окраску.

Эутроф, одуванчик встречается в наибольших количествах на достаточно богатых почвах (Hofsten, 1954; Раменский и др., 1956; Работнов, 1956; Прозорова, 1973). Под влиянием удобрений конкурентоспособность одуванчика повышается мало (Лопатин, 1973). Произрастает на богатых азотом почвах (7-я ступень шкалы Элленберга), благоприятно реагирует на внесение азота, особенно на навозную жижу, но существует мнение, что нитраты предотвращают омоложение 7-8 летних растений, так как вызывают усиление конкурентности в ценозе (Работнов, 1956). Соли аммония вместе с сульфатом железа убивают его, и одуванчик не появляется на лугах в течение

20 лет. Однако внесение NPK благоприятствует росту и распространению одуванчика (Hofsten, 1954; Минина, 1974), отсутствие одного из элементов угнетает растение, причем для отдельных частей растений элементы необходимы в разной степени. Отсутствие фосфора плохо сказывается на развитии всех частей проростка. Одуванчик особенно реагирует на калий (Kirchner, 1955). На почвах, богатых калием и фосфором, листья у одуванчика сильно изрезаны (Curtis, 1940).

Одуванчик лекарственный встречается при pH от 4,8 до 7,2 (степени 5,7 шкалы Элленберга), но лучше растет при реакции почвы, близкой к нейтральной (Hofsten, 1954), избегает каменистой почвы.

1.8. Влияние антропогенных факторов на характеристики ценопопуляций одуванчика

1.8.1. Ценопопуляции *Taraxacum officinale* Wigg. в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами (ТМ) и радиоактивностью.

Ценопопуляции *Taraxacum officinale* Wigg. представлены двумя морфологическими формами (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.), обладающими разнонаправленными онтогенетическими стратегиями, различной чувствительностью к погодноклиматическим и токсическому факторам (Жуйкова, 2009). 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 погодноклиматические 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 ценофитического барьера, который, наряду с барьерами организменного уровня, как правило, ограничивает избыточное вовлечение тяжелых металлов в биогенный обмен.

1.8.2. Перекисное окисление липидов и ТМ

В экосистеме организмы растений испытывают воздействие многих стрессоров как природного, так и антропогенного происхождения, причем роль последних непрерывно возрастает (Калашников, 1992; Лукаткин и др., 1995; Духовский и др., 2003). К антропогенным стрессорам относят техногенные токсичные газы, пестициды, тяжелые металлы и другие, которые существенно модифицируют все метаболические процессы растений (Xiang, Oliver, 1998; Серегин, Иванов, 2001; Sandalio et al., 2001; Weng et al., 2004). Важнейшей неспецифической реакцией аэробных организмов на неблагоприятные факторы внешней среды является активация в клетках молекулярного кислорода с образованием его полувостановленных форм. Этот процесс и индуцированное им перекисное окисление липидов (ПОЛ) рассматриваются в качестве медиаторов стресса (Владимиров, 1979, 2000; Барабой, 1991, 1992; Курганова и др., 1997, 1999, 2005; Башмаков, 2002). Процессы ПОЛ характеризуют состояние важнейших клеточных структур – биомембран, которые одними из первых испытывают воздействие стрессирующих факторов (Владимиров, 1979; Чиркова, 1997).

Загрязнение почвы тяжелыми металлами активирует системы защиты растительного организма, поддерживающих гомеостаз, в частности происходит активация ферментов стресса (каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутаза), усиливается продукция осмолитов под влиянием металл-индуцированного водного стресса, изменяются физико-химические свойства клеточных оболочек, происходит синтез полиаминов, изменяется гормональный баланс, инициируется синтез металлсвязывающих соединений и стрессовых белков (Серегин, Иванов, 2001).

Одуванчик лекарственный реагирует на повышенное содержание тяжелых металлов в почвах усилением процессов ПОЛ. (Савинова, 1998; Жуйкова и др., 2002; Северюхина, 2004; Курганова и др., 2005), в таких условиях возрастает семенная продуктивность (при одновременном уменьшении длины и массы семян), количество недоразвитых семян и фенотипическая гетерогенность ценопопуляций одуванчика.

1.8.3 Физиологические изменения вызванные действием ТМ.

Образование и накопление в растениях биологически активных веществ является динамическим процессом, изменяющимся в онтогенезе растения, а также зависящим от многочисленных факторов окружающей среды, в том числе антропогенных. Так, негативное воздействие оказывает антропогенное загрязнение ареала, поскольку поллютанты часто выступают в роли ингибиторов основного процесса жизнедеятельности растений – фотосинтеза, благодаря которому происходит образование различных органических соединений, в том числе и биологически активных (Лотош, 2001; Пахарькова, 2001). К тому же ряд наиболее опасных загрязнителей – тяжелые металлы, обладающие высокой токсичностью, способны включаться в биологический круговорот и аккумулироваться в организме человека.

Способность растений накапливать тяжелые металлы реализуется на разных уровнях организации: клеточном, тканевом и органном, что связано, прежде всего, со способностью растений накапливать металлы в клеточных оболочках и вакуолях клеток разных тканей и органов, а также с существованием барьерных тканей, ограничивающих передвижение ряда тяжелых металлов. Накопление тяжелых металлов в метаболически-малоактивных компартментах клеток и в органах, которых растение может впоследствии лишиться, а также связывание металлов с хелаторами и их выделение в корневую слизь могут являться механизмами детоксикации тяжелых металлов, в результате чего тяжелые металлы исключаются из активного метаболизма. Благодаря эффективным механизмам детоксикации металлов растения продолжают расти при повышенном их содержании в среде.

Многие виды растений способны накапливать тяжелые металлы, причем их содержание в органах растений может в десятки и даже сотни раз превышать их содержание в окружающей среде. По способности к аккумуляции тяжелых металлов выделяют две контрастные группы растений: исключатели, у которых тяжелые металлы накапливаются, главным образом, в корневой системе, и аккумуляторы, у которых они накапливаются в больших количествах в надземных органах (Baker, 1981).

1.8.4. Загрязнения атмосферы.

Оценка уровня загрязнения. Для сравнительной оценки уровня загрязнения атмосферного воздуха урбоэкосистем и выявления тенденций его изменения используют стандартный индекс СИ (наибольшая измеренная разовая концентрация примеси, деленная на предельно допустимую концентрацию максимально разовую – ПДК м.р.), наибольшую повторяемость НП (наибольшее из всех значений повторяемости превышения ПДК м.р. по данным измерений на всех постах) и комплексный индекс загрязнения атмосферного воздуха (КИЗА₅) (Пинигин, 1976). Величина КИЗА₅

показывает, какому уровню загрязнения атмосферы (в единицах ПДК диоксида серы) соответствует наблюдаемое содержание загрязняющих веществ в атмосферном воздухе, т.е. во сколько раз уровень загрязнения атмосферного воздуха превышает допустимое значение (Ежегодник, 1996).

Систематическое наблюдение за состоянием атмосферного воздуха и его загрязнением в г. Казани осуществляется на 6 стационарных постах (ПНЗ) государственной службы наблюдений Управлений по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды РТ (УГМС РТ), а также промышленных лабораториях различных предприятий.

В пробах атмосферного воздуха определяются следующие вредные примеси: основные – пыль, диоксид серы, диоксид азота, оксид углерода; специфические – оксид азота, фенол, формальдегид, аммиак, сероводород растворимые сульфаты, аэрозоль, серной кислоты, бенз(а)пирен и тяжелые металлы (свинец, марганец, медь, цинк, никель, железо, кадмий, хром, алюминий).

По данным наблюдений за состоянием воздушного бассейна, осуществляемых ГУ «УГМС РТ», в 2010 г. уровень загрязнения атмосферного воздуха в г. Казань характеризовался как «высокий».

Среднегодовые концентрации в 2010 г. превышали предельно допустимые концентрации (ПДК) по 3 ЗВ:

- г. Казань: по бенз(а)пирену в 2,4 раза, диоксиду азота в 2,0 раза, формальдегиду в 3,0 раза;

Содержание взвешенных веществ в атмосферном воздухе по сравнению с 2009 г. возросло. Средняя годовая концентрация составила 0,15 мг/м (1,00 ПДК). Максимальная из разовых концентраций составила 1,8 (3,60 ПДК). Средняя годовая концентрация диоксида серы в атмосфере по сравнению с 2009 г. не изменилась и составила 0,001 мг/м (0,02 ПДК). Максимальная из разовых концентраций зарегистрирована на уровне 0,02

мг/м (0,04 ПДК). Среднее годовое содержание оксида углерода по сравнению с 2009 г. не изменилось и составило 0,9 мг/м(0,30 ПДК). Максимальная из разовых концентраций составила 28 мг/м (5,60 ПДК). Содержание диоксида азота в атмосферном воздухе по сравнению с 2009 г. снизилось. Средняя годовая концентрация составила 0,08 мг/м (2,00 ПДК). Максимальная из разовых концентраций зарегистрирована на уровне 1,10 мг/м (5,50 ПДК). Среднее годовое содержание оксида азота по сравнению с 2009 г. не изменилось и составило 0,01 мг/м (0,17 ПДК). Максимальная из разовых концентраций снизилась и составила 0,13 мг/м (0,33 ПДК). Максимальная из разовых концентраций сероводорода уменьшилась по сравнению с 2009 г. и зарегистрирована на уровне 0,003 мг/м (0,38 ПДК). Среднее годовое содержание фенола по сравнению с 2009 г. не изменилось и составило 0,001 мг/м (0,33 ПДК). Максимальная из разовых концентраций составила 0,010 мг/м (1,00 ПДК). Средняя годовая концентрация бензола в атмосфере составила 0,001 мг/м (0,01 ПДК). Максимальная из разовых концентраций зарегистрирована на уровне 0,050 мг/м (0,17 ПДК). Максимальная из разовых концентраций толуола зарегистрирована на уровне 0,1 мг/м (0,17 ПДК). Максимальная из разовых концентраций этилбензола зарегистрирована на уровне 0,03 мг/м (1,50 ПДК). Максимальная из разовых концентраций ксилола зарегистрирована на уровне 0,1 мг/м(0,50 ПДК). Средняя годовая концентрация стирола в атмосфере составила 0,001 мг/м (0,50 ПДК). Максимальная из разовых концентраций зарегистрирована на уровне 0,010 мг/м (0,25 ПДК).

В течение 2010 г. в г. Казани было зафиксировано 1311 случаев превышения ПДКм.р., в т.ч. 20 случаев превышений 5 ПДКм.р., из них: по взвешенным веществам – 160 превышений, по оксиду углерода – 50 превышений, по диоксиду азота – 620 превышений, по аммиаку – 161 превышение, по формальдегиду – 320 превышений. (Государственный доклад, 2010)

1.8.5. Адаптационный потенциал и стратегии выживания *Taraxacum officinale* Wigg к антропогенной нагрузке.

Под термином адаптация подразумевается поддержание популяцией некоторого нормального уровня ее функционирования за счет толерантности особей, их фертильности, плодовитости, а так же наличия генетической гетерогенности, достаточной для того, чтобы посредством отбора приспособиться к изменившимся условиям среды. Наличие в популяции особей, в разной степени приспособленных к экстремальным условиям минерального питания, способствует возникновению устойчивых сообществ (Алексеева – Попова и др., 1984; Семериков, Завьялова, 1990; Безель и др., 1998; Bradshaw, 1952).

Ценопопуляции растений имеют определенный адаптивный потенциал к природным и техногенным факторам и реагируют на комплексное воздействие среды в рамках этих возможностей (Безель и др., 2001). Механизмы адаптации разнообразны, каждая ценопопуляция, обитающая длительное время в условиях определенного техногенного стресса проходит, многие этапы естественного отбора и приобретает специфические черты.

Устойчивость ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l. 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.

У *Taraxacum officinale dahlstedtii* проявляется защитная компонента в стратегии выживания: в градиенте возрастающей токсической нагрузки происходит усиление морфологической интеграции. У *Taraxacum officinale pectinatiforme* выявлена комбинированная стрессово-защитная стратегия: при усилении стресса происходит вначале дезинтеграция морфофизиологических структур, проявляющаяся до среднего уровня загрязнения и свидетельствующая об ослаблении морфологической интеграции.

Дальнейшее усиление стресса включает защитные механизмы регуляции взаимоотношенности развития морфологических структур, что проявляется в усилении морфологической интеграции. Наличие двух противоположно направленных онтогенетических стратегий у *f. dahlstedtii* и *f. rectinatiforme* выступает в качестве одного из механизмов популяционной адаптации к токсическому стрессу (Жуйкова и др., 1999).

1.9. Основы метода ЯМР

Основы теории ЯМР подробно изложены, например, в (Гюнтер, 1984; Маклаков, 1987), остановимся лишь на принципиальных моментах. В основе явления ЯМР лежат магнитомеханические свойства атомного ядра. Некоторые ядра, например, ядро водорода (протон), обладают угловым моментом \mathbf{P} , который, в свою очередь, обуславливает появление у этого ядра ядерного магнитного момента $\boldsymbol{\mu}$: $\boldsymbol{\mu} = \gamma\mathbf{P}$, где γ – гиромагнитное отношение, являющееся характеристикой рассматриваемого ядра. Для ^1H $\gamma = 26.8 \cdot 10^{-7}$ рад/(Тл·с).

В однородном постоянном магнитном поле B_0 возникает прецессия магнитных моментов вокруг направления поля с ларморовой частотой $\omega_0 = -\gamma B_0$. В результате прецессии магнитных моментов множества ядер, входящих в состав вещества, в системе появляется вектор макроскопической намагниченности \mathbf{M} , направленный вдоль внешнего поля: $\mathbf{M} = \sum \boldsymbol{\mu}_i$.

При воздействии на систему дополнительного переменного магнитного поля B_1 с ларморовой частотой ω_0 , направленного перпендикулярно B_0 , вектор намагниченности будет прецессировать вокруг направления поля B_1 с частотой $\omega = -\gamma B_1$ в системе координат, вращающейся с частотой ω_0 , относительно направления, задаваемым вектором B_0 .

Облучение системы в течение времени t переменным радиочастотным полем V_1 с частотой ω_0 , направленным перпендикулярно полю V_0 , приводит к отклонению вектора намагниченности от направления V_0 на угол $\theta = \gamma V_1 t$. При этом в приемно-передающей катушке, ось которой направлена перпендикулярно полю V_0 , регистрируется сигнал свободной индукции (ССИ) с амплитудой $A(0)$, пропорциональной проекции вектора \mathbf{M} на плоскость xy лабораторной системы координат.

1.9.1. Ядерная магнитная релаксация

С течением времени после прекращения воздействия поля V_1 вектор \mathbf{M} возвращается (релаксирует) к своему первоначальному состоянию, и амплитуда сигнала свободной индукции затухает. Различают два вида релаксации вектора намагниченности \mathbf{M} . Первый связан с уменьшением составляющей вектора намагниченности, перпендикулярной полю V_0 и обусловлен спин-спиновыми взаимодействиями. Второй связан с увеличением составляющей вектора намагниченности, параллельной полю V_0 и обусловлен передачей энергии возбужденных ядерных спинов решетке. Каждый из процессов характеризуется своей временной константой, зависящей от ряда макроскопических и микроскопических параметров системы – временем спин-спиновой, или поперечной, (T_2) и спин-решеточной, или продольной, (T_1) релаксации, соответственно.

Потеря продольной намагниченности связана с обменом энергией между ядром и окружающей его решеткой. При перемещении молекул в пространстве друг относительно друга магнитные моменты, входящие в состав их ядер, так же перемещаются, создавая флуктуирующее магнитное поле. В спектре частот этого поля есть частота ω_0 , которая удовлетворяет условию резонанса и может вызвать переходы между стационарными состояниями спиновой системы.

Поперечная релаксация осуществляется за счет обмена энергией между индивидуальными спинами. Любой переход ядра между его спиновыми состояниями приводит к изменению локальных полей на соседних ядрах на частоте, которая вызывает переход в обратном направлении. В результате этого время жизни спинового состояния сокращается. Общая энергия системы при этом остается постоянной, т.к. разбегание ларморовых частот из-за различия локальных полей приводит лишь к расфазировке спинов. В жидкостях наиболее важным фактором, влияющим на временную зависимость поперечной намагниченности, является неоднородность магнитного поля, т.к. наложение на индивидуальные спины различных внешних полей ускоряет их расфазировку.

1.9.2. Измерение времен релаксации

Измерение времени спин-решеточной релаксации

Для измерения значения времени спин-решеточной релаксации часто используется метод «инверсии-восстановления» $(180^\circ - t_n - 90^\circ - T_0^-)_n$ (Вашман, 1979; Фаррар, 1973). Сначала 180° -ный импульс инвертирует намагниченность \mathbf{M} вдоль оси z . Под влиянием процесса спин-решеточной релаксации M_z изменяется от значения $(-M_0)$, проходит через нуль и стремится к своему равновесному значению M_0 . Если через время t_n после 180° -ного импульса к системе приложить 90° -ный импульс (оба используемых импульса направлены вдоль оси x), то вектор намагниченности \mathbf{M} повернется и окажется направленным по оси y . В результате будет наблюдаться ССИ, начальная амплитуда которого пропорциональна величине M_z в момент времени t_n . Если теперь позволить системе вернуться к равновесию, для чего необходимо выждать по крайней мере время $T_0 = 5 \cdot T_1$ (после этого $M_z \cong 0,993 \cdot M_0$), и снова воздействовать на нее последовательностью импульсов $(180^\circ - t_n - 90^\circ - T_0^-)_n$, но с другим

значением t_n , то можно найти скорость спада M_z (из получившейся зависимости начального значения ССИ от t_n).

Для пояснения вышесказанного обратимся к уравнению Блоха, описывающему спад продольной составляющей намагниченности M_z при $M_x = M_y = 0$:

$$\frac{dM_z}{dt} = -\left(\frac{M_z - M_0}{T_1}\right), \quad (1)$$

где T_1 – время спин-решеточной релаксации. Интегрирование уравнения (1) с начальным условием $M_z = -M_0$ при $t = 0$ дает:

$$M_z = M_0(1 - 2\exp(-t/T_1)). \quad (2)$$

Выражение (2) описывает эволюцию начального значения ССИ с ростом t_n , откуда и определяется значение времени спин-решеточной релаксации.

Измерение времени спин-спиновой релаксации

Для измерения значения времени спин-спиновой релаксации используются импульсные последовательности, основанные на явлении спинового эхо (Вашман, 1979; Фаррар, 1973). Рассмотрим последовательность Хана 90° - t - 180° . В момент $2 \cdot t$ наблюдают «эхо-сигнал» свободной индукции. Суммарная намагниченность \mathbf{M} может быть представлена как векторная сумма отдельных макроскопических намагниченностей \mathbf{m}_i , соответствующих ядрам, находящимся в разных частях образца, поскольку поле в образце не может быть идеально однородным. Следовательно, имеется набор частот прецессии при средней величине ω_0 , которую мы приняли за частоту вращения системы координат. После 90° -ного импульса в плоскости OXY происходит «разбегание» \mathbf{m}_i , поскольку некоторые ядра прецессируют быстрее, а некоторые – медленнее, чем система координат. Под действием второго, 180° -ного импульса каждый из векторов \mathbf{m}_i поворачивается вокруг оси x' . В результате скорости движение векторов \mathbf{m}_i меняют свое значение на противоположное, следовательно, происходит принудительная фазировка \mathbf{m}_i ,

и в момент $2t$ все \mathbf{m}_i оказываются совпадающими по фазе, и сигнал свободной индукции достигает максимума (эхо). За счет процессов поперечной релаксации амплитуда эхо меньше начального значения ССИ после 90° -ного импульса. Все \mathbf{m}_i спадают в течение времени $2t$ вследствие естественных процессов, обуславливающих поперечную релаксацию, с характеристическим временем T_2 . Поэтому амплитуда эхо зависит от T_2 , что можно использовать для определения T_2 .

Для ослабления влияния диффузии на измеряемые значения T_2 и уменьшении длительности эксперимента была предложена импульсная последовательность $90^\circ-t-180^\circ-2t-180^\circ-2t-\dots$, называемая обычно последовательностью Карра-Парселла.

Для решения проблемы, связанной с неточной установкой длительности 180° -ного импульса, Мейбумом и Гиллом предложена модификация последовательности Карра-Парселла: $90^\circ_x - (\tau - 180^\circ_y - \tau)_n$. Отличие в том, что 180° -ные импульсы прикладываются со сдвигом фазы импульса на 90° по отношению к начальному 90° -ному импульсу. Это приводит к тому, что все четные эхо имеют правильную амплитуду, а нечетные – несколько меньшую, но ошибка не накапливается. Зависимость амплитуды эхо от времени τ (3) позволяет определить время поперечной релаксации T_2 :

$$A = A_0 \exp(-t/T_2) \quad (3)$$

1.9.3. ЯМ-релаксация в двухкомпонентной системе

Реальные системы чаще всего имеют сложную гетерогенную структуру и характеризуются несколькими компонентами времен релаксации (поперечной или продольной). Надо отметить, что в ЯМР принято выделять в

«фазы» системы спинов, характеризующимися собственным уникальным значением исследуемого параметра, в данном случае значением времени релаксации.

Рассмотрим двухфазную систему с фазами А и фазой В, характеризующимися населенностями P_a и P_b и временами релаксации T_a и T_b (здесь T символизирует как T_1 , так и T_2). Пусть между фазами А и В существует обмен молекулами жидкости, происходящий со скоростями k_a от А к В и k_b от В к А, обеспечивающий перенос намагниченности от одной фазы к другой и влияющий на наблюдаемую скорость релаксации.

ЯМ-релаксация в двухфазной системе с обменом описывается уравнениями Блоха, модифицированными с учетом обмена. Их общее решение, полученное в работе: (Hazlewood, 1974).

$$M(t) = P_a' \exp(-t/T_a') + P_b' \exp(-t/T_b'), \quad (4)$$

где наблюдаемые «кажущиеся» времена релаксации внутри- и внеклеточной жидкости, а также их относительные доли, обозначаемые как T_a' , T_b' , p_a' и p_b' связаны с истинными значениями времен релаксации T_a , T_b и относительных долей p_a , p_b компонент а и б с помощью уравнений:

$$\frac{1}{T_{a;b}'} = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{T_a} + \frac{1}{T_b} + \frac{1}{\tau_a} + \frac{1}{\tau_b} \mp \sqrt{\left(\frac{1}{T_a} - \frac{1}{T_b} + \frac{1}{\tau_a} - \frac{1}{\tau_b} \right)^2 + \frac{4}{\tau_a \tau_b}} \right); \quad (5)$$

$$P_a' = \frac{1}{2} - \frac{1}{2} \frac{(P_a - P_b) \left(\frac{1}{T_a} - \frac{1}{T_b} \right) + \frac{1}{\tau_a} + \frac{1}{\tau_b}}{\sqrt{\left(\frac{1}{T_a} - \frac{1}{T_b} + \frac{1}{\tau_a} - \frac{1}{\tau_b} \right)^2 + \frac{4}{\tau_a \tau_b}}}; \quad (6)$$

$$P_a' + P_b' = 1; \quad (7)$$

$$\tau_a P_b = \tau_b P_a; \quad (8)$$

$$P_a + P_b = 1, \quad (9)$$

где τ_a и τ_b – средние времена жизни молекул воды в фазах а и б.

В предельном случае отсутствия обмена ($k_a = \tau_a^{-1} = k_b = \tau_b^{-1} = 0$) намагниченность описывается с помощью уравнения (4), где наблюдаемые параметры совпадают с истинными.

В случае же быстрого обмена (по сравнению с временами релаксации), т.е. при условии $\tau_a, \tau_b \ll T_b, T_a$, релаксация описывается уравнением:

$$M(t) = \exp(-t(P_a/T_a + P_b/T_b)) \quad (10)$$

В этом случае наблюдаемое релаксационное затухание одноэкспоненциально, не зависит от скорости обмена, а компоненты кривой «замаскированы».

1.9.4. Двухкомпонентная протонная магнитная релаксация в тканях растений

В большинстве случаев в растительных тканях имеет место двухкомпонентная протонная магнитная релаксация. Двухкомпонентный характер наблюдается в спадах как продольной, так и поперечной релаксации. В таких случаях удобно использовать модельные представления, развитые в работах (Fitzgerald, 1992; Фаррар, 1973). При наличии двух, обменивающихся между собой состояний (а) и (б), наблюдаемые в эксперименте релаксационные параметры, характеризующие эти состояния, связаны с истинными параметрами выражениями

$$1/T_{1a} = A_1 - B_1 C_1 [(1 - P_a)/P_a]^{1/2} \quad (11)$$

$$1/T_{1b} = A_1 + B_1 C_1 [P_a/(1 - P_a)]^{1/2} \quad (12)$$

$$1/\tau_a = B_1 D_1 (1 - P_a) + B_1 C_1 (1 - 2P_a) [(1 - P_a)/P_a]^{1/2} \quad (13)$$

$$1/\tau_b = B_1 D_1 P_a + B_1 C_1 (1 - 2P_a) [P_a/(1 - P_a)]^{1/2} \quad (14)$$

$$1/T_{2a} = A_2 - B_2 C_2 [(1 - P_a)/P_a]^{1/2} \quad (15)$$

$$1/T_{2b} = A_2 + B_2 C_2 [P_a/(1 - P_a)]^{1/2} \quad (16)$$

$$1/\tau_a = B_2 D_2 (1 - P_a) + B_2 C_2 (1 - 2P_a) [(1 - P_a)/P_a]^{1/2} \quad (17)$$

$$1/\tau_b = B_2 D_2 P_a + B_2 C_2 (1 - 2P_a) [P_a/(1 - P_a)]^{1/2} \quad (18)$$

$$A_2 = P'_{2a}/T'_{2a} + P'_{2b}/T'_{2b}, \quad (19)$$

$$C_2 = (P'_{2a} P'_{2b})^{1/2}, \quad (20)$$

$$D_2 = 1 - 2P'_{2b}. \quad (21)$$

Для определения населенности P_a приравняются выражения 13 и 17.

Получим:

$$(1 - 2P_a)/[P_a/(1 - P_a)]^{1/2} = (B_2 D_2 - B_1 D_1)/(B_1 C_1 - B_2 C_2) \quad (22)$$

Данное уравнение имеет два корня:

$$P_{a1,2} = 1/2 \{ 1 \pm [m/(m+4)]^{1/2} \}, \quad m = [(B_2 D_2 - B_1 D_1)/(B_1 C_1 - B_2 C_2)]^2 \quad (23)$$

Правильное значение корня P_a должно быть выбрано с учетом знака правой части уравнения (22). Если один из корней (23) является искомым значением P_a , то другой представляет собой P_b .

ГЛАВА. 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Объект исследования.

Объектом исследования были ценопопуляции одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l. (Определитель..., 1994). Вид полиморфный. Установлено, что структуру ценопопуляций составляют две морфологические формы *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*

(Жуйкова, 1999). *T. officinale s.l.* — многолетнее травянистое растение, триплоид, размножающийся вегетативно и семенами. По типу полового размножения это факультативный апомикт. Семена его образуются посредством нередуцированного партеногенеза, благодаря чему последние в корзинке являются генетически идентичными. Повсеместная встречаемость, существование в широком диапазоне экологических условий, легкость и доступность идентификации в природе, длительная продолжительность жизни обуславливают возможность использования данного вида для оценки ответной реакции репродуктивной структуры популяций на токсическое загрязнение среды.

2.2. Морфологические формы одуванчика лекарственного.

В структуре ценопопуляции одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* - выделяют две морфологические формы *T. Dahlstedtii* (Дальштедта) и *T. pectinatiforme* (гребенчатолистный). Которые в генеративной форме четко различаются морфологически по рассеченности листовой пластинки: у *T. dahlstedtii*. боковые доли листа дельтовидные, а у *T. pectinatiforme*. сильно рассечены (Жуйкова, 2009).

Выборки растений одуванчика были сделаны из ценопопуляций, произрастающих вблизи асфальтового покрытия на трассах с большим потоком автомобильного транспорта. Первая ценопопуляция – площадь Тысячелетия. Вторая и третья ценопопуляции вблизи стационарных постов (ПНЗ) г. Казани (ПНЗ, № 4 - ул. Горьковское шоссе–вторая, - ул. Татарстан, № 5,. Четвертая - фоновая (контрольная) Лаишевский район с. Усады

2.3. Методы

Сбор плодов одуванчика лекарственного осуществляли в августе - сентябре. Плоды собирали в сухую погоду, хранили в бумажных пакетах при комнатной температуре в сухом месте.

В каждой ценопопуляции был проведен анализ массы (100 штук) и пигментации семян двух морфологических форм *T. officinale s.l.* Масса 100 семян определялась на аналитических весах с точностью до третьего знака. Определялось процентное соотношение семян отличающихся по цвету (пигментация).

2.3.1. Проращивание семян.

В лабораторных условиях семена после предварительной обработки (просушивание и обработка от мусора) и прохождения латентного периода проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной водопроводной водой при комнатной температуре. Для характеристики одной популяции проращивали не менее 50 семян в чашке. Оценивали следующие параметры: на 7-е сутки проращивания определяли энергию прорастания, на 45-е жизнеспособность проростков по длине корня, которую измеряли с помощью линейки с точностью до 1 мм.

2.3.2. Метод спинового эхо ЯМР

Для оценки проницаемости мембран использовался метод спинового эхо ЯМР (Анисимов, Раткович, 1992). Времена спин-решеточной – T_1 (Идиятуллин и др., 1990) и спин-спиновой – T_2 релаксации измерялись на частоте протонного резонанса 19,2 МГц с точностью лучше 5%. Из полного набора релаксационных данных путем решения обратной задачи обмена (Балла, 1985) нами определялась проницаемость мембранного сэндвича (плазмалемма + тонопласт) клеток корня в апикальной зоне для воды у морфологических разновидностей одуванчика лекарственного - разных возрастных состояний произрастающих в условиях антропогенного прессинга.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В структуре популяции одуванчика лекарственного выделяют две морфологические формы (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.), которые в генеративной форме четко различаются морфологически по рассеченности листовой пластинки. У *T. off. f. dahlstedtii* боковые доли листа дельтовидные, а у *T. off. f. pectinatiforme* сильно рассечены. Одуванчик растет небольшими куртинами или в виде отдельных экземпляров. Общее покрытие, вблизи активного транспортного потока не более 35%, из них, в городских ценопопуляциях, доля дальштедти составляла 80-90%. Данные морфологические формы на популяционном уровне проявляют различия в устойчивости к химическому загрязнению среды (Жуйкова, 2009).

На рис. 1 показаны массы семян собранных с растений, произрастающих в условиях различной антропогенной нагрузки. Наименьшие значения по массе у семян из первой ценопопуляции, а наибольшее у семян из третьей. Данные различия объясняются тем, что городские ценопопуляции существуют в условиях искусственного полива, а контрольная в естественных условиях. Известно, что одуванчик чувствителен к недостатку влаги (Hofsten, 1954; Жуйкова, 2009) и, следовательно, выявленные различия не связаны с антропогенной нагрузкой, а являются следствием условий произрастания. Показателем, чувствительным к загрязнению является пигментация семян (Евсеева и др., 2002). В таблице 1 приведены процентные соотношения светлых семян к норме. Известно, что с ростом загрязнения увеличивается доля аномально окрашенных семян (Евсеева и др., 2002), что позволяет выделить ценопопуляции с ул. Татарстан и ул. Горьковское шоссе как подверженные наибольшему влиянию антропогенного фактора. Семена *Taraxakum officinale pectinatiforme* с пл. Тысячелетия пигментированы не значительно (14%), а *Taraxakum officinale*

dahlstedtii все нормально окрашенные. Их уровень пигментации даже ниже чем у контрольных семян из с. Усады. Ценопопуляция *Taraxakum officinale* на пл. Тысячелетия искусственна она появилась при облагораживании парковой зоны газонным дерном.

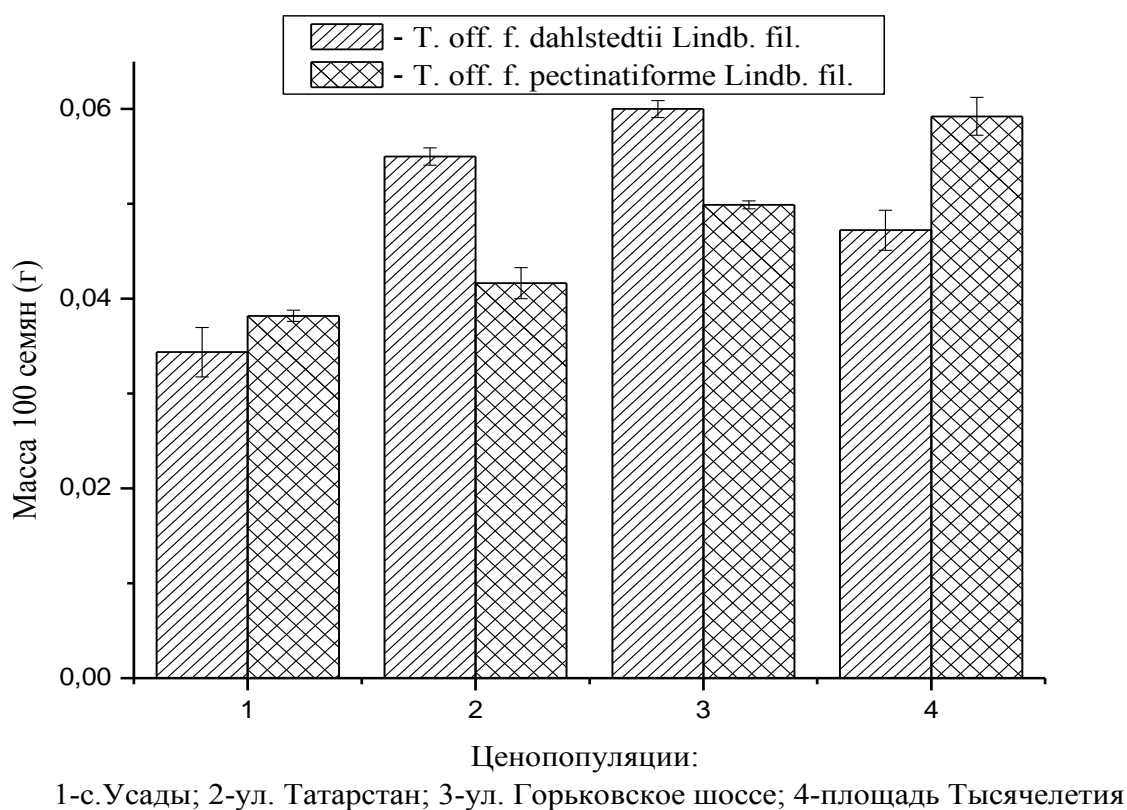


Рис. 1. Масса 100 семян в г. (среднее±ошибка, $n=5$)

Ярко выраженное отличие в пигментации семян наблюдается у растений *Taraxakum officinale pectinatiforme* - Горьковское шоссе. По данным наблюдений за состоянием воздушного бассейна, осуществляемых ГУ «УГМС РТ», в 2010 г. уровень загрязнения атмосферного воздуха в г. Казань характеризовался как «высокий». Среднегодовые концентрации в 2010 г. превышали предельно допустимые концентрации (ПДК) по 3 загрязняющим веществам: по бенз(а)пирену в 2,4 раза, диоксиду азота в 2,0 раза, формальдегиду в 3,0 раза. На стационарном посту № 4 (Горьковское шоссе, 2) зафиксировано три случая высокого загрязнения формальдегидом: 23.06.2010 в 13.00 мск. концентрация формальдегида составила $0,457 \text{ мг/м}^3$

(13.1 ПДК), 19.07.2010 в 01.00 мск. – 0,390 мг/м³ (11.1 ПДК) 12.08.2010 г. в 13.00 мск. – 0,447 мг/м³ (12.8 ПДК). Формальдегид сильнейший мутаген. Ожидалось, что он окажет влияние на физиологические показатели растений. В табл. 2 показаны различия во всхожести семян *T. off. f. pectinatiforme* и *T. off. f. dahlstedtii* из ценопопуляций ул. Татарстан и ул. Горьковское шоссе.

Таблица 1 Пигментное соотношение в %

Название ул	<i>T. off. f. pectinatiforme</i>		<i>T. off. f. dahlstedtii</i>	
	светлые	норма	Светлые	норма
Усады	23	77	7	93
Татарстан	22	78	30	70
Горьковское шоссе	46	54	27	73
Пл. Тысячелетия	14	86	0	100

Таблица 2. Всхожесть семян в % (среднее±ошибка).

Название ул	<i>T. off. f. pectinatiforme</i>		<i>T. off. f. dahlstedtii</i>	
	светлые	норма	Светлые	норма
Татарстан	33±6	36±11,5	50±9,8	50±11
Горьковское шоссе	3,3±1,3	20±5,8	15±8,5	58±11,3

Наименьший процент всхожести показали семена *T. off. f. pectinatiforme* из ценопопуляции «Горьковское шоссе», причем светлые при высоком процентном соотношении проросли хуже (табл.2). Худшая всхожесть наблюдается и у светлых семян *T. off. f. dahlstedtii*. По данным Мартинковой с соавторами опубликованным в журнале *Weed Research* (Martinkova et al., 2011) средняя всхожесть семян одуванчика, произрастающих на экологически чистых территориях равна 90%.

При данных отличиях по всхожести семян логично предположить, различия в накоплении питательных веществ. Для подтверждения данного

предположения проведен анализ ЯМР спектров, полученных от семян (рис. 2). Во всех исследуемых образцах выделяются два пика. Пик, находящийся в области трех ppm относится к протонам входящим в состав жиров. Второй к белкам. При соотнесении населенности пиков к массе образца различий в накоплении питательных веществ у исследованных образцов не обнаружено. Вероятно, что различия в прорастании обусловлены генетическими нарушениями вызванными действием высоких концентраций формальдегида в атмосфере.

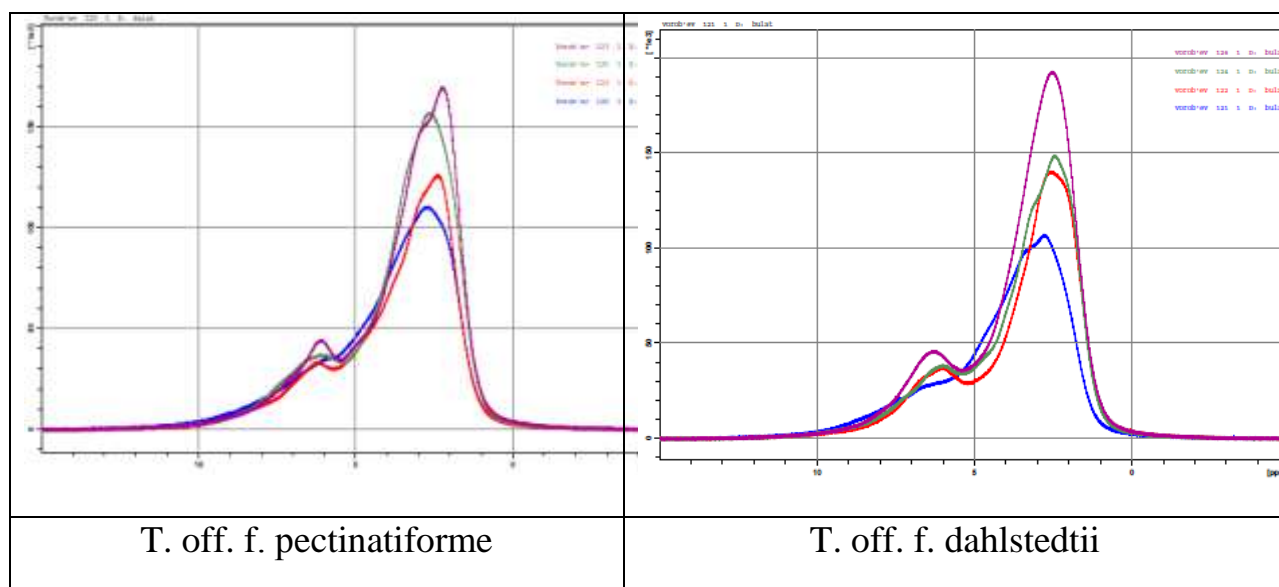


Рис. 2. ЯМР спектры семян одуванчика.

Поскольку мембраны являются первичной мишенью действия токсикантов логично предположить, что это действие может привести к нарушению барьерных функций мембран и, как следствие, изменению устойчивости растений к неблагоприятному фактору.

Методом импульсного ЯМР из полного набора релаксационных данных путем решения обратной задачи обмена (Анисимов, Раткович, 1992) нами определялась проницаемость мембранного сэндвича (плазмалемма + тонопласт) клеток корня в апикальной зоне для воды у морфологических разновидностей одуванчика лекарственного - разных возрастных состояний произрастающих в ценопопуляциях «Татарстан» и «Горьковское шоссе».

Во всех исследуемых возрастных состояниях в ценопопуляции «Горьковское шоссе» проницаемость мембран *T. off. f. pectinatiforme* выше (рис.3). Наибольшая проницаемость фиксируется у особей в виргинильном онтогенетическом состоянии, а наименьшая у особей старого генеративного состояния (q_3). В ценопопуляции «Татарстан» (рис. 4) различия в проницаемости сохраняются для растений виргинильного и молодого генеративного (q_1) онтогенетических состояний. У особей старого генеративного состояния (q_3) проницаемость клеток корня *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* практически не различается.

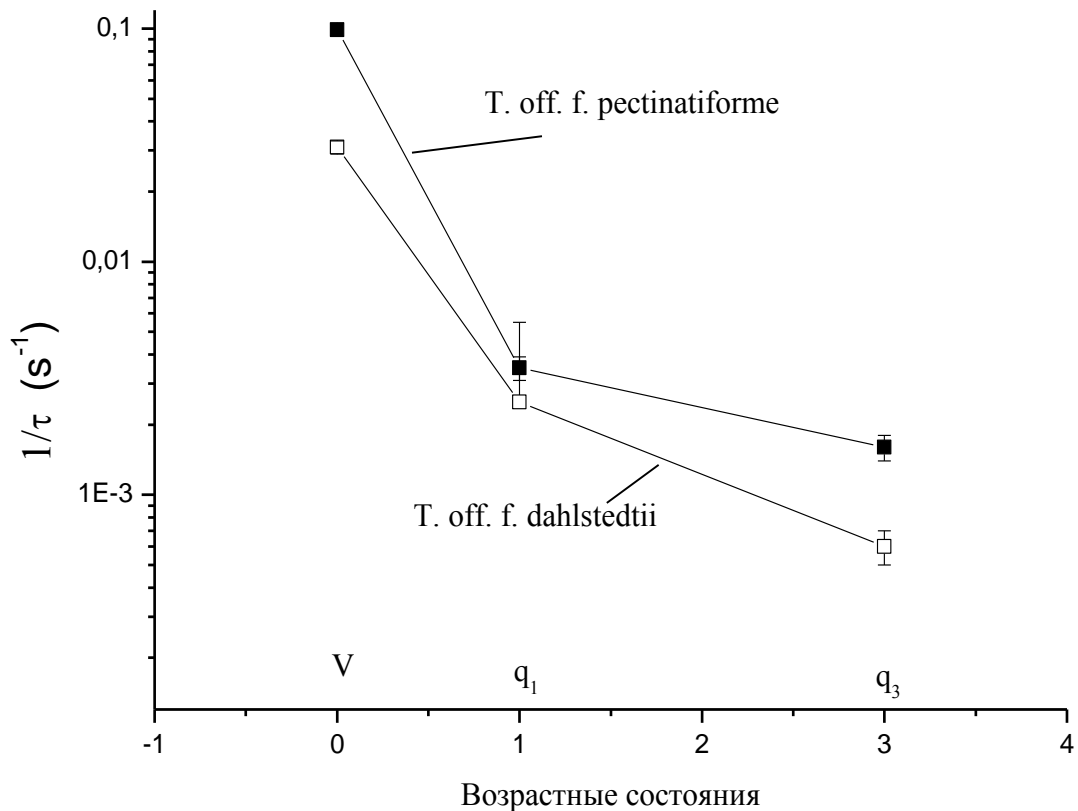


Рис. 3. Возрастные изменения водной проницаемости клеток корней одуванчика ценопопуляции «Горьковское шоссе».

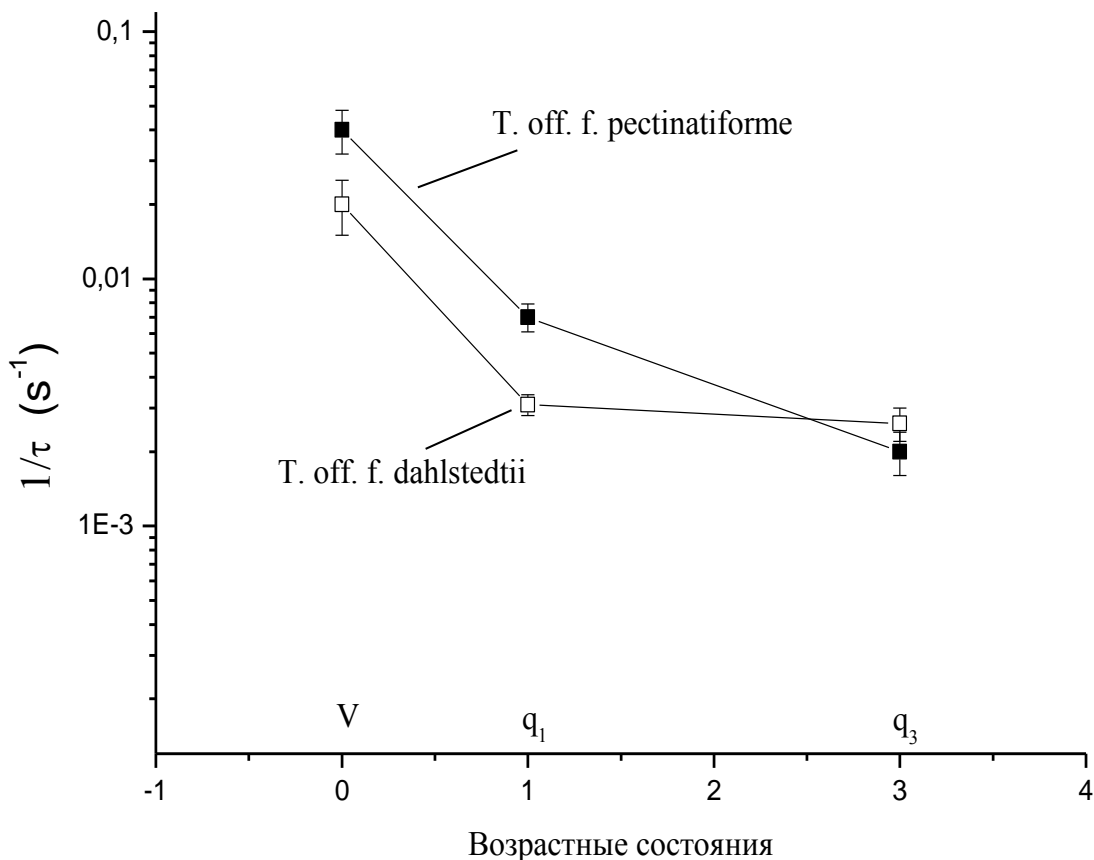


Рис. 4. Возрастные изменения водной проницаемости клеток корней одуванчика ценопопуляции «Татарстан».

Для оценки влияния неблагоприятных факторов на растения городских ценопопуляций одуванчика лекарственного нами взято отношение проницаемостей мембран клеток корня растений ценопопуляции «Горьковское шоссе» к ценопопуляции «Татарстан». На рис. 5. представлены значения данного отношения. Наблюдается увеличение проницаемости растений молодого генеративного (q₁) онтогенетического состояния *T. off. f. pectinatiforme* в два раза, тогда как *T. off. f. dahlstedtii* только на 23%. К старому генеративному состоянию (q₃) отношение меняется.

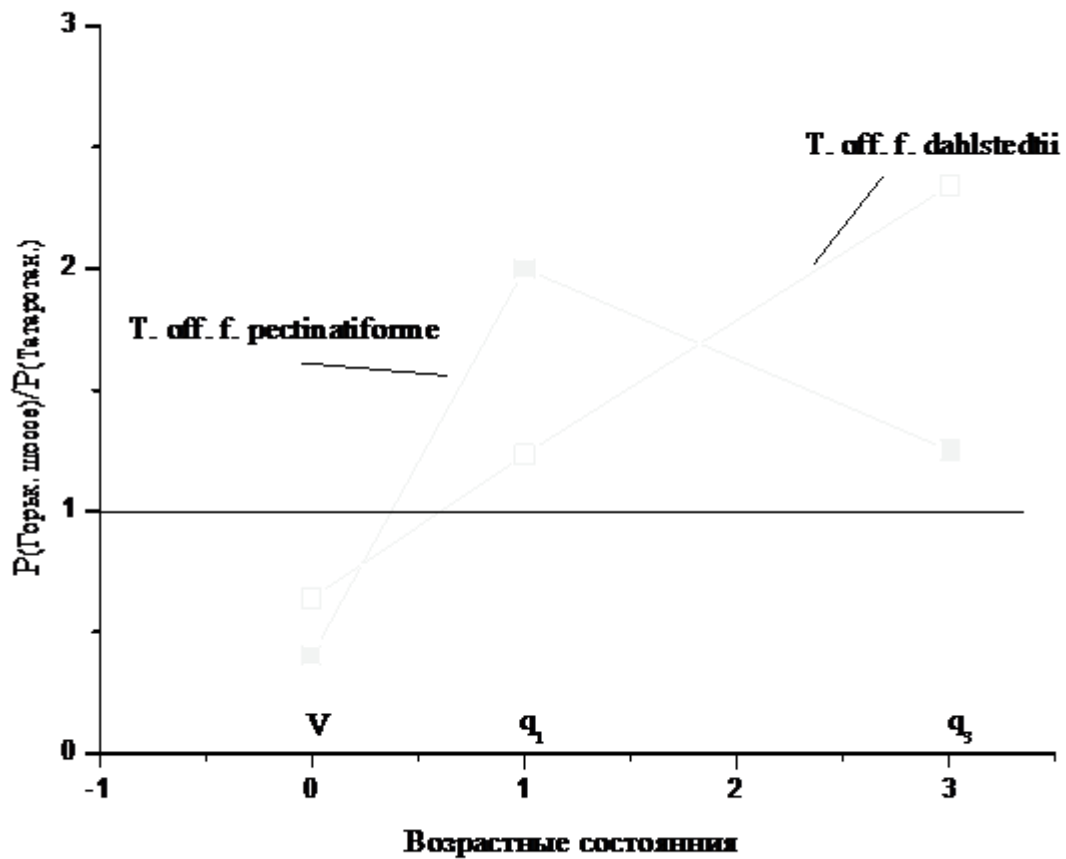


Рис. 5. Относительное изменение проницаемости клеток корня.

Калориметрические исследования растений импактной зоны показали (рис. 6), что тепловыделение у молодых (q_1) *T. dahlstedtii* ($5.3 \mu\text{W} / \text{г. сырого веса}$) почти в два раза больше чем молодых *T. pectinatiforme* ($3.4 \mu\text{W} / \text{г. сырого веса}$).

Большие энергетические затраты *T. dahlstedtii* на стадии q_1 позволяют минимизировать повреждающее действие неблагоприятных факторов на мембраны, что отражается в меньшей проницаемости.

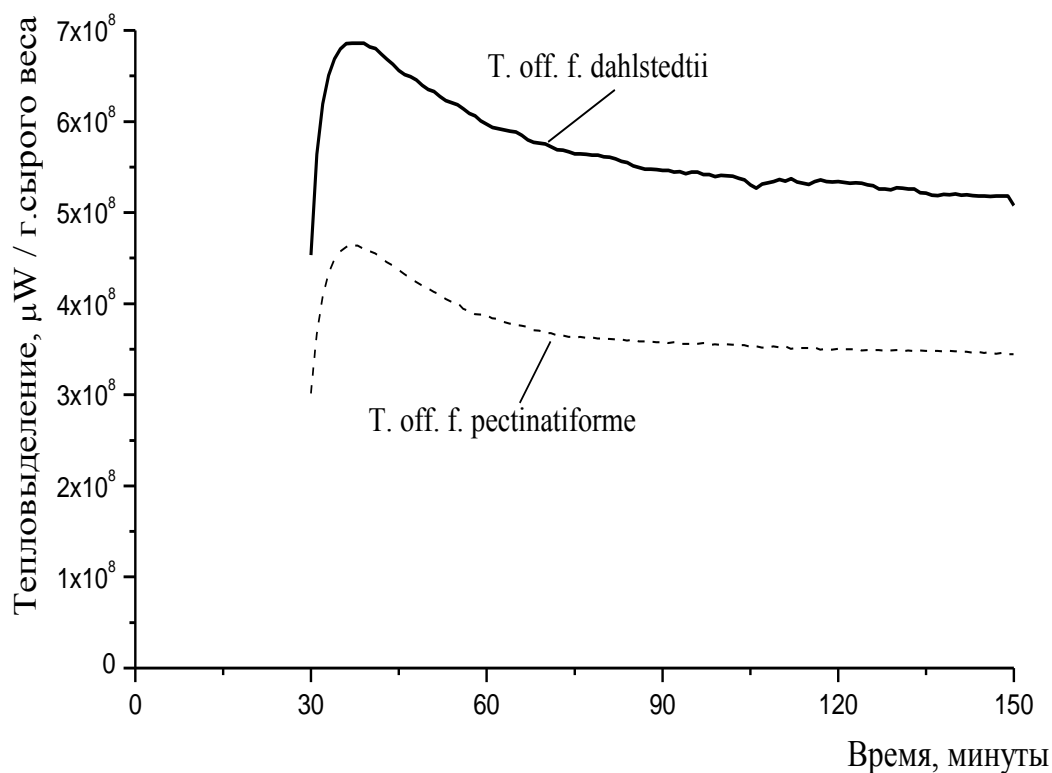


Рис. 6. Тепловыделение сегментов корня одуванчика ценопопуляции «Татарстан» молодого (q_1) генеративного состояния.

К старому генеративному состоянию энергетические затраты выравниваются, как и проницаемость мембранного сэндвича (рис. 7).

Основные различия в трансмембранной проницаемости и тепловыделении наблюдаются у растений молодого онтогенетического состояния. Повышенное тепловыделение наряду со сниженной проницаемостью *T. dahlstedtii* свидетельствует о больших энергетических затратах на нивелирование действия неблагоприятных факторов городской среды. Ограниченность ресурсов не позволяет поддерживать низкую

проницаемость в следующих генеративных состояниях, что приводит к росту проницаемости к старому генеративному состоянию.

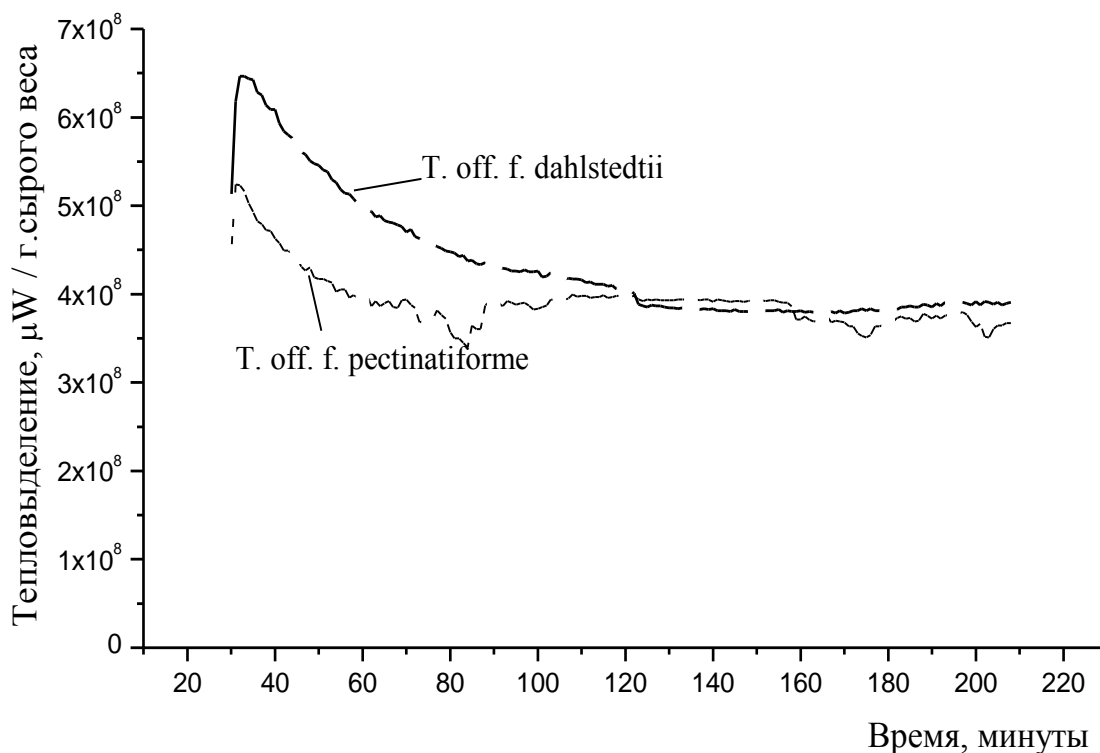


Рис. 7. Тепловыделение сегментов корня одуванчика ценопопуляции «Татарстан» старого (q_3) генеративного состояния.

Отсутствие различий в тепловыделении молодых и старых *T. pectinatiforme* при повышении проницаемости у молодых и при ее снижении у старых позволяет предположить иной механизм приспособляемости к неблагоприятным факторам городской среды.

Известно, что исследуемые морфологические формы одуванчика лекарственного проявляют различия в стратегии выживания. Согласно данным (Жуйкова, Базель, 2009) у *T. dahlstedtii* проявляется защитная компонента в онтогенетической стратегии выживания, а у *T. pectinatiforme*

комбинированная стрессово-защитная. Тип стратегии был определен из уровня сопряженности морфометрических признаков. Растения проявляют два типа защитных реакций на внешнее воздействие: сопротивление (снижает повреждающее действие фактора) и устойчивость (минимизирует негативный эффект) при этом они способны на онтогенетические переключения от сопротивления к устойчивости при минимизации энергетических затрат с возрастом (Voege, 2007).

Полученные в ходе исследования результаты позволяют выделить онтогенетическое состояние (q_1), в котором морфологические формы одуванчика проявляют различия в адапционных реакциях:- *T. off. dahlstedtii* – сопротивление (большие энергозатраты при меньшей проницаемости); - *T. rectinatiforme* – устойчивость (меньшие энергозатраты при большей проницаемости).

Выводы

1. Анализ процентных соотношений светлых семян к норме показал, что с ростом загрязнения увеличивается доля не пигментированных семян, всхожесть которых снижена по сравнению с нормой..
2. Методом импульсного ЯМР установлено, что в условиях техногенного загрязнения проницаемость мембранного сэндвича клеток корней у *T. off. f. Pectinatiforme* выше по сравнению с *T. off. f. dahlstedtii*.
3. На основе ЯМР данных и результатов калориметрических исследований выявлено онтогенетическое состояние, в котором морфологические формы одуванчика проявляют различия в адаптационных реакциях:- *T. off. dahlstedtii* – сопротивление (большие энергозатраты при меньшей проницаемости); - *T. pectinatiforme* – устойчивость (меньшие энергозатраты при большей проницаемости).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

1. Алексеенко Л.Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л., 1976.
2. Алексеева-Попова Н.В., Косицин А.В., Игошина Т.И., Ильинская Н.Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* (Asteracia) на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР // Бот. Журн. 1984.Т. 69. №4. С. 466-469.
3. Аревшатян И.Г. *Taraxacum Weber.* Во флоре Армении // Биологический журнал Армении. 1971. Т.24, №3.
4. Анисимов А.В., Раткович С. Транспорт воды в растениях. Исследование импульсным методом ЯМР./М.:Наука.-1992-135с.
5. Барабой В.А. Механизмы стресса и перекисное окисление липидов // Усп. соврем. биол. 1991. Т. 11. Вып. 6. С. 923–931.
6. Барабой В.А. Перекисное окисление и стресс. СПб.: Наука, 1992. С.148.
7. Башмаков Д.И. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2002. С.18.
8. Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376-382.
9. Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.
10. Валеева З.В. Агрофитоценологическая характеристика посевов ведущих сельскохозяйственных культур Удмуртской АССР./ канд.дис. Казань, 1976.

- 11.Вашман А.А., Пронин И.С. Ядерная магнитная релаксация и ее применение в химической физике //Москва: Наука, 1979.-236с.
- 12.Владимиров Ю.А. Биологические мембраны и патология клетки. М.: Знание, 1979. С. 47.
- 13.Владимиров Ю. А. Свободные радикалы в биологических системах // Сорос, образов. журн. 2000. Т. 6. № 12. С. 13–20.
- 14.Владимиров Ю.А. Биологические мембраны и патология клетки. М.: Знание, 1979. С. 47.
- 15.Глухов М.М. Медоносные растения. М., 1974.
- 16.Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений //Бот.журн. 1957. Т.42. №7.
- 17.Губин А.Ф. Кормовая база пчеловодства // Пчеловодство. М., 1937.
- 18.Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды РТ. Отпечатано в Центре Оперативной Печати. г. Казань, 2010.
- 19.Гюнтер Х. Введение в курс спектроскопии ЯМР. // М.: Мир, 1984.- С.478.
20. Духовский П., Юкнис Р., Бразайтите И., Жукаускайте Л. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессоров // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 2. С. 165–173.
21. Ермакова И.М. Динамика ценопопуляций растений на пойменных лугах р. Угры //Динамика ценопопуляций травянистых растений. Львов, 1984.
- 22.Ермакова И.М Одуванчик лекарственный. Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области // Под ред. Павлова В.Н., Работнова Т.М. М., 1990. Т.8. С.210-269.
- 23.Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Фролова Н.П., Храмова Е.С. Использование природных популяций *Taraxacum officinale* Wigg для

- оценки состояния техногенно нарушенных территорий. // Экология, 2002, № 5, с. 393-396.
24. Ежегодник состояния загрязнения атмосферы в городах на территории России 1995 г. (Под ред. Э.Ю. Безуглой). – С.-Пб., 1996. С. 302.
25. Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н., Северюхина О.А. Репродуктивные возможности растений в градиенте химического загрязнения среды // Экология. 2002. № 6. С. 432–437.
26. Жуйкова Т.В., Безель В.С. Адаптация растительных систем к химическому стрессу: популяционный аспект. // Вестник удмуртского университета. 2009. Вып. 1. С.31-42.
27. Жуйкова Т.В. Реакция Ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды:// Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2009.
28. Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С., Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale s.l.*) // Экология. 1999. № 3. С. 189–196.
29. Зеленчук Т.К. Видовой состав и количество жизнеспособных семян в почве и на ее поверхности под луговой растительностью // Бот. журн. 1968. Т.53. №12.
30. Идиятуллин Д.Ш., Скирда В.Д., Смирнов В.С. Способ измерения T1 продольной магнитной релаксации.//Авт.свид. №1578608 (СССР). Оpubл. БИ 1990, №26.
31. Ковалевская С.С. Род *Taraxacum* Wigg. // Флора Узбекистана. 1962.
32. Конюшков Н.С. Влияние запаса на растительный покров луга // Бюл. Ин-та лугов и пастбищ им. проф. Вильямса. 1930. №5.
33. Королев В.А. Биологические особенности кок-сагыза и засоряющих его плантации не каучуконосных одуванчиков // Вест. соц. растениеводства. 1940. №2.

34. Корсмо Э. Сорные растения современного земледелия. М., Л., 1933.
35. Костина Г.О., Портянко О.В. Экологические особенности лекарственных культур (*Taraxacum officinale* Web. ex Wigg.) // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. №1.
36. Котт С.А. Сорные растения и борьба с ними. М., 1969.
37. Котт С.А. Сорные растения и меры борьбы с ними. 2-изд. М., 1955.
38. Калашников Ю. Е. Действие почвенной засухи и переувлажнения на активацию кислорода и систему защиты от окислительной деструкции в корнях ячменя // Физиол. раст. 1992. Т. 39. Вып. 2. С. 263–269.
39. Курганова Л.Н., Веселов А.П., Гончарова Т.А., Сеницына Ю.В. Перекисное окисление и антиоксидантная система защиты в хлоропластах гороха при тепловом шоке // Физиол. раст. 1997. Т. 44. № 5. С. 725–730.
40. Курганова Л.Н., Веселов А.П., Сеницына Ю.В., Еликова Е.А. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры развитием стресс-реакции у растений // Физиол. раст. 1999. Т. 46. № 2. С. 218–222.
41. Курганова Л.К., Шекунов Ю.И., Савинов А.Б. Перекисное окисление липидов и фенотипическая структура ценопопуляций одуванчика лекарственного в урбозкосистемах // Популяции в пространстве и времени: Мат-лы докл. VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 189–190.
42. Лопатин В.Д. Определение относительной конкурентности растений и ее изменение на сеяных лугах и под воздействием удобрений // Бот. журн. 1973. №6.
43. Лотош, В.Е. Экология природопользования // Екатеринбург: Полиграфист, 2001. с. 540.

- 44.Любименко В.Н. , Рубинов К.М. О превращениях растворимых углеводов в корнях одуванчика в связи с развитием растений // Изв. Главного бот. сада. М. , 1929.
- 45.Лукаткин А.С., Шаркаева Э.Ш., Зауралов О.А. Изменение перекисного окисления липидов в листьях теплолюбивых растений при различной длительности стресса // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 4. С. 607–611.
- 46.Маклаков А.И., Скирда В.Д., Фаткуллин Н.Ф. //Казань: Изд. Казанского государственного университета, 1987.-224с.
- 47.Маршавина З.В. Биологические особенности некоторых видов рода одуванчиков // Автореферат дис. канд. биол. наук. М. ,1933.
- 48.Минина И.П. Принципы формирования высокопродуктивных сеяных луговых сообществ // Кормопроизводство. 1974. Вып. 9.
- 49.Никольский В.И. Одуванчик *Taraxacum officinale* как возможный объект фенотипического мониторинга природных экосистем. Харьков. 1990, С. 99-102.
- 50.Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.
- 51.Пахарькова Н.В., Сорокина Г.А., Григорьев Ю.С. Оценка состояния древесных растений в условиях промышленного загрязнения воздуха // Всероссийская научно-практическая конференция "Проблемы экологии и развития городов": Сборник материалов. Красноярск, 2001.- т.1 - С. 116-120
- 52.Поддубная – Арнольди В. ,Дианова В. Характер размножения некоторых каучуконосных и не каучуконосных видов рода *Taraxacum* // Бот. журн. 1937. Т.22. №3.
- 53.Потульницкий П.М. О происхождении не каучуконосных одуванчиков, засоряющих кок-сагыз // Агробиология. 1952. №2.

- 54.Прозорова М.М. Луговая флора Ярославской области (хозяйственный, экологический, биологический и морфологический анализ) // Сб.науч.трудов Ярославского пед.ин-та. 1973. №104.
- 55.Проценко Д.П. Особенности прорастания некоторых каучуконосных культур // Укр. ин-т Социал. земледовства. Киев. Труды. Киев – Харьков, 1947. Т.5.
- 56.Пинигин М.А. Научные основы санитарной охраны атмосферного воздуха городов. – М.: Медицина, 1976. – С. 15-47.
- 57.Работнов Т.А. *Taraxacum officinale* Wigg. // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М., 1956. Т.3.
- 58.Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.,1956.
- 59.Савинов А.Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362–365.
60. Савинов А.Б., Курганова Л.Н., Шекунов Ю. И. Интенсивность перекислого окисления липидов у *Taraxacum officinale* Wigg. И *Vicia cracca* L. В биотопах с разными уровнями загрязнения почв тяжелыми металлами. // Экология, 2007, № 3, с. 191-197.
- 61.Северюхина О.А. Репродуктивные особенности *Taraxacum officinale* s.l. в условиях химического загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 23 с.
- 62.Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. // Канд.дис. М., 1953.
- 63.Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1934.
- 64.Серёгин И.В., Иванов В.Г. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиол. раст. 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.

65. Семериков Л.Ф., Завьялова Н.С. Влияние нефтяных загрязнений на изменчивость канареечника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea*) // Экология. 1999. №2. С. 31-33.
66. Фаррар Т., Беккер Э. / Импульсная и Фурье-спектроскопия ЯМР; пер. с англ., под ред. Федина Э.П. // М.: Мир, 1973.- 164с.
67. Флора СССР. М.; Л., 1964. Т.29.
68. Цингер Н.В., Поддубная – Арнольди В.А. Петровская Т.П., Полунина Н.Н. К вопросу о причинах апомикса (Гистологическое исследование женских генеративных органов апомиктических представителей *Taraxacum* и *Citrus*) // Тр. МОИП. 1965. Т.13.
69. Чиркова Т.В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Сорос, образов. журн. 1997. № 9. С.12-17.
70. Baker A.J.M. Accumulators and excluders strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant Nutr. 1981. V. 3, N 1/4. P. 643–654.
71. Bradshaw A.D. Population of agrostistenuis resistant to and zink poisoning // Nature. 1952. V.169. №3. P. 1098.
72. Boege K., Dirzo R., Siemens D., Brown P. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age // Ecology Letters, 2007. Vol.10. P. 177-187.
73. Curtis W.M. The structure and development of some apomicts of *Taraxacum*. // Bull. Misc. Inform. Roy. Bot. Garden, Kew. 1940. №1.
74. Faber K. Der Lowenzahn – *Taraxacum officinale* Webex // Arzneipflanz. Umsch. 1958. Bd.5, №37.
75. Fitzgerald, K. A., A. Davies, and A. D. Russell Sensitivity and resistance of *Escherichia coli* and *Staphylococcus aureus* to chlorhexidine // Lett. Appl. Microbiol.-1992.-V.14.-P.33–36.
76. Gier L.J., Burres R.M. Anatomy of *Taraxacum officinale* Weber // Trans. of the Kansas academy of science, Naus, Kansas, 1942. Vol.6.

77. Gill L.S. A note on the cytomorphology of *Taraxacum officinale* complex from N.W. Himalayas // Bull. Bot. Survey of India. 1971. Vol.11, № 1-2.
78. Gray E., Mc Gehee E.M., Carlisle D.E. Seasonal variation in flowering of common dandelion // Weed Sci. 1973. Vol.21, №3.
79. Hofsten D.G. Studier over slaktet *Taraxacum Wigg.* Med sarstad hanvishing till Gruppen *Vulgaris*. Stockholm, 1954.
80. Hazlewood, C. Nuclear Magnetic Resonance Transverse Relaxation Times of Water Protons in Skeletal Muscle/ Hazlewood C., Chang D., Nichols B., Woessner D. // Biophys. J.-1974.-V.14.-P.583-606.
81. Kiel G. Das Wurzelwerk von *Taraxacum officinale* Weber. Eine untersuchung uber den Bewuzelung und seine Beeinflussung durch den Boder // Beih. Bot. Centralbl. 1940, Abt.4, Vol.60, № ½.
82. Kirchner A. Der gemaine Lowenzahn *Taraxacum officinale* Web. Der Versuch in Monographie in Landschaftliche Betrachtung // L. Asker – Pflanzenbau, 1955. Bd.99, 4.
83. Listowski A., Jakowska I. Observations on plant development. XI. On the rhytm.of flowering of *Taraxacum officinale* // Acta Soc. Bot. Polon. 1965. Vol.34, №3.
84. Malecka J. Cytotaxonomical and embryological investigation on a natural hybrid between *kok-saghus* Rodin and *Taraxacum officinale* Web. And their putative parent species // Acta Biol. Cracoviensis. Ser.bot. 1971. Vol.14, №2.
85. Martinkova Z, Honek, Lukas J. Viability of *Taraxacum officinale* seeds after anthesis// Weed Research, 2011. V.5. P. 508-515
86. Molgaard P. Maelkebotins spring og blomsting forhold til Graeshojde // Udeskr. Agron. Hotou, 1972. Agr. I, № 35.
87. Perttula U. Untersuchungen Uber die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen // Ann. Ac. Sci. Fenn. Ser. A. 1941, № 158.

88. Richards A. Hybridization in *Taraxacum* // *New Phytologist*. 1970. Vol. 69, № 4.
89. Richards A. The origin of *Taraxacum agamospecies* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1973. Vol. 66, № 3.
90. Rimbach A. Über Verkürzung von Stengeln (contraction of stem) // *Ber. Deut. Bot. Gess.* 1926. Vol. 4 (5).
91. Rothmaler W. Weitergefuhrn von H. Meusel und R. Schibert. Excursion. Flora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin, 1972.
92. Sears F. Variation in cytology and drass morphology of *Taraxacum*. I. Senescens rejuvenescence and leaf variation in *Taraxacum* // *Bot. Gaz.* 1922. Vol. 73.
93. Sandalio L.M., Dalurzo H.C., Gomez M. et al. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants // *J. Exp. Botan.* 2001. V. 52. № 364. P. 2115–2126.
94. Timmons E.L. Comparative relationships of four different laws grasses with field bindweed and dandelion under frequent close clipping // *Ecology*. 1950. Vol. 31, № 1.
95. Topf H. Der Lowenzahn (*Taraxacum officinale*) Wittenberg // *Die neue Brehm – Bucherei*. 1956. Vol. 171.
96. Trautvetter E.R. *Plantas sibiria borealis*. 1877. Vol. 5.
97. Warmke H.E., Warmke O.I. The rofe of auxin in the differentiation of root and shoot primordis from root cuttings of *Taraxacum* and *Cichorium* // *Amer. J. Bot.*, 1950. Vol. 37, № 4.
98. Weng L.P., Wolthoorn A., Lexmond T.M. et al. Understanding the effects of soil characteristics on phytotoxicity and bioavailability of nickel using speciation models // *Environ. Sci. and Technol.* 2004. V. 38. № 1. P. 156–162.
99. Xiang Ch., Oliver D. J. Glutathione metabolic genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in *arabidopsis* // *Plant cell*. 1998. V. 10. P. 1539–1550.