

На правах рукописи

ПОЛОВНИКОВА Марина Григорьевна

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ГАЗОННЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ
ОНТОГЕНЕЗА В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ**

03.00.12 – физиология и биохимия растений
03.00.16. – экология

Автореферат
диссертации на соискание степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород - 2007

Диссертация выполнена на кафедре экологии Марийского государственного университета.

Научный руководитель:	кандидат биологических наук, доцент Воскресенская Ольга Леонидовна
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук, профессор Лобов Виктор Павлович доктор биологических наук, профессор Винокурова Раиса Ибрагимовна
Ведущая организация:	Кубанский государственный аграрный университет

Защита состоится «13» ноября 2007 г. в 15.00 часов на заседании диссертационного совета К 212.166.06 в Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского по адресу:

603950 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1, биологический факультет. E-mail: kfr@bio.unn.ru. Факс: (831) 434-50-56.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Автореферат разослан «__» _____ 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Александрова И.Ф.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В последнее время в связи с обострением экологической ситуации, связанной с увеличением антропогенного загрязнения окружающей среды, чрезвычайно важное значение приобретает изучение комплексного воздействия антропогенных факторов на растительные организмы, и, в частности, на газонные растения, произрастающие в условиях экологического стресса в урбофитоценозах. Газоны являются неотъемлемой частью современного города. Они широко используются в общем ландшафтно-декоративном оформлении садов и парков, в том числе служат фоном для размещения древесно-кустарниковых и декоративных растений, а также самостоятельно оформляют территории (Газоны..., 1977). Создать красивый газонный травостой и оценить роль растений в улучшении качества среды можно лишь на основе знания биологических особенностей видов.

Однако вопросы, связанные с адаптацией растений к условиям урбанизированной среды, остаются малоизученными. Без решения данной проблемы, на которую неоднократно в своих трудах указывали многие ученые (Николаевский, 1979, 1998; Артамонов, 1986; Тарабрин, 1990; Чиркова, 2002; Mittelер, 2002 и др.), нельзя осуществить работы по экологической оптимизации города. В условиях городской среды защитные адаптационные механизмы растений обеспечивают не просто выживание организма, а направлены на реализацию онтогенетической программы при длительном воздействии загрязняющего фактора. В то же время существует сравнительно мало работ, в которых бы рассматривались особенности эколого-физиологической приспособленности растений на разных этапах онтогенеза к ряду антропогенных факторов городской среды. К числу малоизученных относятся вопросы о роли низкомолекулярных компонентов антиоксидантной системы защиты в адаптационных процессах, хотя предположительно, именно эти вещества обеспечивают устойчивость растений в условиях стресса (Кения, 1993; Siess, 1997; Тарчевский, 2002). Кроме того, нет четкого представления об участии газонных трав в биогеохимическом круговороте металлов в урбофитоценозах. Таким образом, изучение эколого-физиологических особенностей газонных растений в районах с различной антропогенной нагрузкой позволит вскрыть механизмы экологической устойчивости и возможности корректирования условий их произрастания.

Цель и задачи исследований. Цель данной работы – выявление эколого-физиологических особенностей у некоторых видов газонных растений (овсяницы луговой, ежи сборной, клевера лугового) на разных этапах онтогенеза в условиях урбанизированной среды на основе комплексного изучения.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Изучить анатомо-морфологические показатели у газонных растений разных онтогенетических состояний в условиях антропогенного загрязнения.
2. Оценить жизненное состояние газонных растений на разных этапах онтогенеза в условиях городской среды.
3. Проанализировать особенности водного режима газонных растений в ходе онтогенеза в условиях г. Йошкар-Олы.

4. Определить роль компонентов антиоксидантной системы защиты (АОС) и некоторых окислительно-восстановительных ферментов в приспособительных реакциях растений разных онтогенетических состояний к урбанизированным условиям среды.

5. Исследовать процессы передвижения, распределения и накопления тяжелых металлов в системе «почва-растение» в условиях городской среды.

Научная новизна. Впервые в г. Йошкар-Оле проведен комплексный анализ состояния газонных растений на разных этапах онтогенеза с использованием физиолого-биохимических и анатомо-морфологических методов. Выявлены экологически значимые физиолого-биохимические показатели (антиоксидантная система защиты, особенности водного режима), отражающие реакцию растений на техногенное загрязнение и обеспечивающие механизмы адаптации. Изучены особенности распределения тяжелых металлов в различных органах газонных растений в зависимости от онтогенетического состояния особей и условий произрастания. Разработана классификация исследованных видов растений по жизненному состоянию особей; выявлены факторы, снижающие их виталитет в урбанизированной среде. На основе полученных данных проведена оценка устойчивости газонных растений к условиям городской среды.

Практическая значимость. Результаты исследований по газонным растениям представлены в Комитет экологии и природопользования Администрации городского округа «Город Йошкар-Ола» и МУП «Город». Данные, полученные в диссертационной работе, используются в научной работе кафедры экологии МарГУ и в учебном процессе при чтении курсов «Общая экология» и «Физиология растений»; спецкурсов «Экологическая физиология растений», «Урбоэкология» и на большом практикуме для студентов специальности «Биоэкология». Материалы диссертации вошли в книги: «Большой практикум по биоэкологии» (2006) (учебное издание) и «Экология города Йошкар-Олы» (2007) (научное издание).

Апробация работы. Результаты исследований и материалы диссертационной работы были представлены на «Научной конференции студентов по итогам научно-исследовательской работы за 2004 год» (Йошкар-Ола, 2004), двух Всероссийских научных конференциях «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004, 2006), Всероссийской научной конференции «Современные аспекты экологии и экологического образования» (Казань, 2005), Всероссийской конференции с международным участием «Безопасность человека, общества, природы в условиях глобализации как феномен науки и практики. Девятые Вавиловские чтения» (Йошкар-Ола, 2005), IX-ом Всероссийском популяционном семинаре «Особь и популяция – стратегии жизни» (Уфа, 2006), Годичном собрании общества физиологов растений «Физиология растений – фундаментальная основа современной фитобиотехнологии» (Ростов-на-Дону, 2006), 3-ей Республиканской научно-практической конференции «Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения» (Йошкар-Ола, 2006), 60-ой научной студенческой конференции биологического факультета ННГУ «Биосистемы: организация, поведение и управление» (Нижний Новгород, 2007), Международной научно-практической конференции «Актуальные вопросы

совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства. Мосоловские чтения» (Йошкар-Ола, 2007), Международном научно-техническом конгрессе «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов. ЕLPIT-2007» (Тольятти, 2007).

На защиту выносятся следующие положения:

1. Загрязнение городской среды приводит к изменению анатомо-морфологических показателей исследуемых видов газонных растений (овсяницы луговой, ежи сборной, клевера лугового) и снижению их жизненного состояния.

2. Устойчивость газонных растений в условиях антропогенных воздействий обусловлена комплексом физиолого-биохимических параметров: изменением соотношения свободной и связанной воды, сохранением стабильности внутренней среды путем поддержания невысокой проницаемости клеточных мембран, лабильностью окислительно-восстановительных процессов и изменением доли вклада различных компонентов антиоксидантной системы в общий метаболизм растений.

3. В условиях урбанизированной среды нарушаются процессы передвижения, распределения и накопления тяжелых металлов в системе «почва-растение».

Публикации результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 10 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка использованной литературы, 10 приложений. Работа изложена на 176 страницах основного текста, включает 37 рисунка и 8 таблиц. Список литературы содержит 432 источника, из которых 89 на иностранных языках.

Проведение исследований поддержано грантами РФФИ: № 04-04-49152 «Экологические механизмы адаптаций растений к среде обитания и устойчивость популяций»; № 07-04-96619 «Эколого-физиологические адаптации растений в условиях городской среды»; № 07-04-00952 «Оценка роли экологического и морфо-физиологического разнообразия в устойчивости популяций растений и сообществ» и НИР по тематическому плану Федерального агентства по образованию «Исследования функциональных особенностей биосистем в изменяющейся среде».

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе проанализированы данные литературы об истории развития газонного дела в России и за рубежом, значение и классификация газонов, ассортиментный состав газонных растений; описаны онтогенезы исследуемых видов; дана характеристика адаптационных процессов растений в условиях урбанизированной среды.

ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Характеристика района исследований

На протяжении 2000-2006 годов в г. Йошкар-Оле прослеживается устойчивая тенденция увеличения доли выбросов от автотранспорта от 70 до 85% в общей доле загрязнения атмосферного воздуха. Немаловажное значение в загрязнении воздушного бассейна города имеют промышленные предприятия, поскольку здесь сосредоточено около 80% всех предприятий Республики Марий Эл.

Наиболее распространенными загрязняющими веществами в атмосферном воздухе г. Йошкар-Олы являются пыль, сернистый ангидрид, сероводород, окись углерода, окислы азота, аммиак, углеводороды, свинец, ацетон, сажа. Основной вклад в загрязнение почвы города вносят соли тяжелых металлов, которые образуются в результате выбросов теплоэлектростанций, строительных работ, работ промышленных предприятий, автомобильного и железнодорожного транспорта.

2.2. Объекты исследований

Объектами исследования служили газонные растения: овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) – многолетние рыхлодерновинные травянистые растения, представители семейства Poaceae (Monocotyledones), и клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) – многолетнее стержнекорневое травянистое растение, представитель семейства Fabaceae (Dicotyledones).

2.3. Материалы и методы исследований

Для характеристики экологической ситуации в г. Йошкар-Оле нами был проведен анализ проб атмосферного воздуха и почвы на базе филиала Центра лабораторного анализа и технических измерений по Республике Марий Эл.

В пробах атмосферного воздуха определяли концентрацию пыли фильтром АФА-ВП-20, аммиака – фотометрическим методом с индофенолом, диоксида азота – фотометрически с азокрасителем, диоксида серы – турбодиметрическим методом с хлоридом бария, сероводорода – фотометрически с нитратом серебра. Измерение содержания оксида углерода осуществлялось на приборе Анкат – 7654-01 (Руководство по контролю..., 1979; Сборник методик..., 1993). Для сравнения качества атмосферного воздуха в различных районах города использовался комплексный индекс загрязнения атмосферы (КИЗА) (Экологический мониторинг..., 2000).

В почвенных образцах анализировали содержание тяжелых металлов: меди – фотометрическим методом с диэтилдитиокарбаматом свинца, цинка – фотометрически с дитизином, кадмия и свинца – методом инверсионной вольтамперометрии (ИВ), а также железа – фотометрическим методом с роданидом аммония (Геохимия..., 1990; МУ 08-47/56, 1999; Практикум по..., 2001). Оценку степени опасности загрязнения почвы химическими веществами осуществляли на основе коэффициента превышения (K_o) и суммарного показателя загрязнения (Z_c) (Экологический мониторинг..., 2003).

В результате анализов в районах исследования не обнаружено превышение предельно допустимых концентраций (ПДК) газообразных загрязняющих веществ согласно санитарно-гигиеническим нормативам. ПДК для растений было превышено в среднезагрязненном и загрязненном районах. В промышленной зоне концентрация диоксида серы была равна 20 ПДК, пыли – 15 ПДК, диоксида азота – 5 ПДК и аммиака – 4 ПДК, а в парковой зоне – концентрация SO_2 составила 9 ПДК, NO_2 – 1,5 ПДК и NH_3 – 1,4 ПДК.

Почвы, исследуемые в промышленном районе г. Йошкар-Олы, отнесены к категории умеренно опасных ($Z_c=21,02$); почвы в парковой зоне имеют допустимый уровень загрязнения ($Z_c=4,01$); в контрольной зоне не выявлено превышение концентраций загрязняющих веществ.

На основе данных результатов нами было выделено три района исследования с разной степенью антропогенного загрязнения:

1. *Условно чистое местообитание* (контроль) – территория ООПТ «Сосновая роща».

2. *Среднезагрязненный район* – территория парка им. XXX-летия Победы.

3. *Загрязненный район* – промышленная зона города, вблизи ЗАО «Завод Искож» и крупных автомагистралей с высоким уровнем движения автотранспорта.

При изучении онтогенеза *T. pratense*, *D. glomerata* и *F. pratensis* была использована концепция дискретного описания онтогенеза растений, предложенная Т.А. Работновым (1950) и А.А. Урановым (1975), дополненная другими авторами (Ермакова, 1980; Григорьева и др., 1980; Бахматова, Матвеев, 1983; Жукова, 1995). В работе рассматривались три периода онтогенеза (I – прегенеративный, II – генеративный и III – постгенеративный) с одним возрастным состоянием в каждом: виргинильные (v), средневозрастные генеративные (g₂) и субсенильные (ss) растения.

У растений в ходе онтогенеза в различных районах обитания учитывались изменения в анатомической структуре листа: число устьиц на единицу поверхности пластинок, толщина листовой пластинки, толщина мезофилла и эпидермы, палисадной и губчатой ткани, коэффициент палисадности. Среди морфологических показателей рассматривались: высота побега, число листьев на побеге, длина и ширина листовой пластинки, площадь листовой пластинки, число и длина генеративных побегов, биомасса надземных и подземных органов, отношение биомассы надземных органов к биомассе подземных органов, общая биомасса. Кроме того, для характеристики влияния условий мест обитания на растения был рассчитан показатель фитотоксичности по высоте побега (Ф₁) и площади листовой пластинки (Ф₂) (Фелленберг, 1997; Куксанов, 1999).

Об уровне жизнестойкости особей разного онтогенетического состояния в различных условиях произрастания судили по анализу виталитетного состава популяций по методике Ю.А. Злобина (1989), были выделены три класса градаций: I – высший, II – средний и III – низший.

При изучении водного режима растений анализировали общую оводненность тканей (в % от сырой массы). Фракционный состав воды (свободная и связанная) определяли рефрактометрически по методу Окунцова-Маринчик (Практикум..., 1996). Водоудерживающую способность тканей устанавливали методом подсушивания и рассчитывали по потере воды в % от общего его содержания (Николаевский, 1979; Практикум..., 2001). Проницаемость клеточных мембран определяли кондуктометрическим методом (Гужова и др., 1984). Интенсивность транспирации – весовым методом по Л.А. Иванову (Практикум..., 1996).

Для характеристики окислительно-восстановительных процессов растений определяли содержание пероксидных группировок спектрофотометрическим методом с роданидом аммония (Summer, 1943), общую антиоксидантную активность – биохемиллюминисцентным методом (Бабенко, Гонский, 1983; Конторщикова, 2000) и активность ферментов: общей пероксидазы (КФ 1.11.1.7) и полифенолоксидазы (КФ 1.14.18.1) – фотометрическим методом по А.Н. Бояркину (Бояркин, 1951; 1954), каталазы (КФ 1.11.1.6) – газометрическим (Prasad et al., 1999) и аскорбатоксидазы (КФ

1.10.3.3) – спектрофотометрическими методами (Методы биохимического..., 1987). Определение содержания аскорбиновой кислоты (витамина С) (Чухаина, 1974), общее содержание фенольных соединений (Запрометов, 1968) и каротиноидов (Lichtenthaler, 1987) осуществляли спектрофотометрическим методом.

В вегетативных органах газонных растений определяли содержание ионов железа фотометрическим методом с роданидом аммония; ионов меди – фотометрически с дитилдидитиокарбаматом свинца; цинка – фотометрически с дитизионом (Чернавина и др., 1978). Также изучали действие металлов (медь, кадмий, свинец, цинк) на всхожесть и скорость прорастания семян исследуемых видов по методике Н.В. Реутова (1992). Исследования проводились с растворами солей CuSO_4 , ZnSO_4 , CdSO_4 , PbSO_4 в трех концентрациях: 0,01 М, 0,05 М, 0,1 М.

Были проведены по 3 независимых эксперимента, каждый из которых осуществлялся в 3-5-кратной повторности. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы «STATISTICA 6.0». В работе использовались следующие статистические характеристики: среднее арифметическое, ошибка среднего арифметического, минимальные и максимальные значения в выборке, коэффициент корреляции, t-критерий Стьюдента с поправкой Бонферони, двух- и четырехфакторный дисперсионный анализ, множественные сравнения.

ГЛАВА 3. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГАЗОННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

У растений в условиях антропогенного загрязнения среды могут изменяться морфологические особенности и анатомическая структура органов. Анатомо-морфологические изменения растений являются одним из параметров фитоиндикационного метода при различных дозах воздействия загрязняющих веществ (Экологический мониторинг, 1995).

3.1. Изменение анатомической структуры листьев газонных растений

При анатомических исследованиях, проводимых параллельно с физиологическими, особое внимание было обращено на состояние клеточных оболочек, мезофилла и особенности устьичного аппарата. В ходе работы было выявлено, что по мере усиления техногенной нагрузки на среду на всем протяжении онтогенеза в строении листьев газонных растений (овсяницы луговой, ежи сборной, клевера лугового) происходило возрастание количества устьиц на единицу поверхности листа, листовая пластинка утолщалась за счет увеличения размеров эпидермиса и кутикулы, а также мезофилла. У клевера лугового по сравнению со злаками наблюдались незначительные сдвиги исследуемых показателей в сторону ксероморфной структуры листа.

3.2. Изменение морфометрических параметров газонных растений

Влияние антропогенных загрязнителей также приводило к изменению морфологических параметров надземных и подземных органов растений. По мере усиления загрязнения окружающей среды у клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой наблюдались изменения количества листьев, генеративных побегов, линейных размеров и площади листьев, размеров побегов в сторону их уменьшения. В ходе онтогенеза происходило изменение многих морфометрических

показателей, и, чем старше особи в ценопопуляции, тем в большей степени они различались друг от друга. В ходе исследования было обнаружено, что по мере старения особей *T. pratense*, *D. glomerata* и *F. pratensis* наблюдалось уменьшение таких морфометрических параметров, как высота побега, число листьев на побеге, длина и площадь листа, но при этом такой показатель как ширина листовой пластинки практически не изменялся.

Анализ фитотоксичности, проводимый по показателям морфологической угнетенности, а именно по высоте побега (Φ_1) и площади листовой пластинки (Φ_2) показал, что из числа исследованных параметров наиболее чувствительным к действию загрязнителей оказалась листовая пластинка. При этом как по Φ_1 , так и по Φ_2 клевер луговой характеризовался как менее устойчивый к загрязняющим веществам вид. В свою очередь, ежа сборная и овсяница луговая, имеющие меньшие значения по двум исследуемым коэффициентам, являлись более устойчивыми и стабильными видами.

Таким образом, все метамерные признаки растений изменялись в ходе онтогенеза и реагировали на загрязнение среды, что непосредственно сказалось на их общей биомассе. Как показано на рисунке 1, увеличение техногенной нагрузки на среду приводило к снижению общей биомассы всех газонных трав.

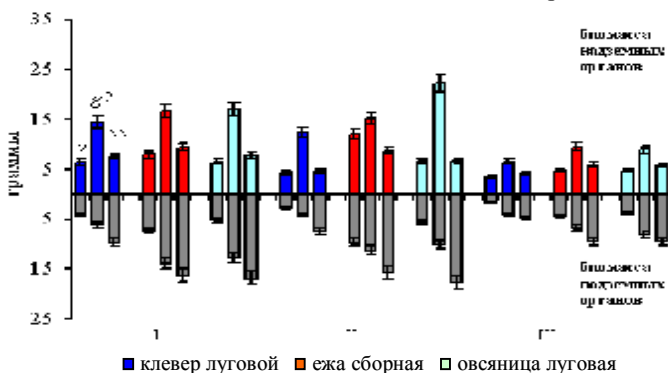


Рис. 1. Изменение биомассы газонных растений разных онтогенетических состояний в условиях городской среды

Онтогенетическое состояние растений: v – виргинильное, g₂ – средневозрастное генеративное и ss – субсенильное. Районы исследования: I – условно чистый, II – среднезагрязненный, III – загрязненный.

При этом также наблюдалось изменение биомассы особей исследованных видов в пределах онтогенетических состояний. Наибольшей общей биомассой во всех местообитаниях обладали средневозрастные генеративные растения *T. pratense*, *D. glomerata* и *F. pratensis*. В процессе развития растений сначала происходило постепенное нарастание как надземных, так и подземных органов вплоть до средневозрастных генеративных особей, а затем отмечался спад ростовых процессов, и основным становился процесс отмирания тканей и отдельных органов у растений. У особей разного биологического возраста изменялись и количественные соотношения средних показателей надземных и подземных частей. Показано, что у средневозрастных генеративных растений всех исследованных видов, как правило,

отмечалось увеличение доли надземной массы по сравнению с подземной, а по мере старения растений постепенно возрастала доля подземных органов.

3.3. Оценка жизненного состояния газонных растений в г. Йошкар-Оле

При анализе жизненного состояния клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой было установлено, что в контрольной и среднезагрязненной зоне в основном преобладали растения 2 и 1-го классов жизнестойкости. Тогда как в промышленном районе города наибольшему угнетению подвергались особи клевера лугового, где чаще всего встречались особи 3-го класса жизнестойкости (56,1%). В загрязненной зоне для ежи сборной были характерны растения 3 и 2-го класса (52,1 и 40% соответственно), с преобладанием сильно угнетенных особей. Овсяница луговая как более устойчивый вид менее подвержена действию антропогенных факторов, о чем свидетельствуют данные по жизнестойкости. В промышленной зоне *F. pratensis* в основном представлена растениями 2-го класса жизнестойкости (58,2%). Дисперсионный анализ выявил зависимость ($p < 0,05$) между уровнем загрязнения окружающей среды в исследованных местообитаниях и жизненным состоянием растений. По-видимому, на эти растения максимальное воздействие оказало техногенное загрязнение, которое привело к значительным нарушениям почвенного покрова, механическому и химическому повреждению растений. Следует отметить, что разделение особей по уровням жизнестойкости является одним из проявлений морфологической и размерной неоднородности популяций, которые определяют перспективы дальнейшего развития особей и их устойчивость к неблагоприятным воздействиям.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ГАЗОННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

4.1. Содержание общей воды

Вода важна не только в формировании структуры и свойств биологических систем, она в значительной мере определяет их состояние в стрессовых условиях (засуха, засоление, действие тяжелых металлов, газообразных загрязнителей и др.). Реакции растений на эти факторы очень сложны и зависят от глубины и продолжительности их действия, фазы роста и развития растений, состояния их в предыдущий период онтогенеза (Гриненко, 1971). Следовательно, показатели водного режима могут выступать критерием оценки устойчивости растений.

В ходе индивидуального развития исследуемых видов в разных условиях произрастания наблюдалось изменение содержания общей воды. Характер динамики общего содержания воды от прегенеративного до постгенеративного периодов развития растений как на участках контрольной зоны, так и в загрязненной зоне был направлен в сторону ее понижения. Существенное снижение общей воды (на 35–40%, $p < 0,05$) было установлено для особей клевера лугового во всех онтогенетических состояниях, тогда как в процессе онтогенетического развития злаков наблюдалось незначительное снижение оводненности их тканей (на 10–20%). Снижение оводненности тканей исследуемых видов, произрастающих в районах города, подверженных загрязнению, может свидетельствовать о негативном влиянии на водный обмен газонных растений загрязняющих веществ.

4.2. Фракционный состав воды

Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды по данным ряда авторов (Гусев, 1959; Самуилов, 1972; Ситникова, 1990; Кушниренко, 1991 и др.) в большей мере определяется состоянием внутриклеточной воды и, в частности, соотношением свободной и связанной воды. В результате анализа фракционного состава воды была выявлена зависимость данного параметра от места произрастания растений. Так, у клевера лугового наблюдалось снижение фракций и свободной, и связанной воды от виргинильных к субсенильным растениям по мере усиления загрязнения окружающей среды: $v - 1$) от 62,3 до 33,1% (свободная вода), 2) от 16,3 до 9,5% (связанная вода); $g_2 - 1$) от 51,3 до 39,5%, 2) от 36,9 до 10,8%; $ss - 1$) от 42,2 до 29,8%, 2) от 40,9 до 15,2%. По показателю отношения связанной воды к свободной онтогенетические состояния *T. pratense* как в чистом, так и в загрязненных районах располагались в следующий возрастающий ряд: $v \rightarrow g_2 \rightarrow ss$. При этом в промышленной зоне данный параметр у виргинильных растений остался практически на том же уровне (0,29), у генеративных растений понизился в 2,7 раза, а у субсенильных – в 2 раза по сравнению с контролем (0,72 и 0,97 соответственно). Для овсяницы луговой и ежи сборной наблюдалась совершенно иная тенденция: в процессе онтогенеза по мере усиления техногенной нагрузки на среду содержание свободной воды снизилось, а связанной – увеличилось. Максимальное содержание связанной воды (43,4 и 42,7%) и наиболее высокое отношение связанной воды к свободной (2,15 и 1,66) было установлено для субсенильных и средневозрастных генеративных растений ежи сборной в загрязненном районе города. Во всех онтогенетических состояниях овсяницы луговой с усилением антропогенной нагрузки на среду также наблюдалось увеличение доли связанной воды. Наиболее высокими показателями упорядочных форм воды, как и у *D. glomerata*, обладали старые и генеративные растения *F. pratensis* (39,7 и 38,9%). Среди рассмотренных онтогенетических состояний злаковых растений виргинильные особи овсяницы луговой имели наименьшее значение связанной воды (17,2%), и показатель отношения разных фракций воды составил всего лишь 1. Таким образом, повышение содержания связанной воды позволило растениям сохранить более высокую общую общую водоненность и способствовало уменьшению водоотдачи и сохранению выровненного водного баланса растений как в процессе онтогенеза, так и в условиях загрязнения. Следовательно, увеличение содержания связанной воды по мере усиления антропогенной нагрузки на среду можно рассматривать как одно из проявлений приспособленности растения к неблагоприятным условиям среды.

4.3. Водоудерживающая способность тканей газонных растений

При изучении водоудерживающей способности тканей исследуемых видов в процессе онтогенеза было выявлено статистически значимое снижение ($p < 0,05$) данного показателя по мере усиления загрязнения окружающей среды (рис. 2). При этом большие амплитуды колебаний водоудерживающей способности наблюдались у клевера лугового, особенно у особей, находящихся в прегенеративном и генеративном периодах развития. У овсяницы луговой и ежи сборной с увеличением антропогенного загрязнения среды, по-видимому, уменьшалась подвижность внутриклеточной воды и одновременно происходило повышение содержания упорядоченных форм воды, что в свою очередь способствовало

незначительным колебаниям водоудерживающей способности тканей данных растений. При этом наиболее высоким значением данного параметра обладали старые растения (ss), то есть происходило увеличение водоудерживающей способности с возрастом.

Сопоставляя данные по водоудерживающей способности с данными по фракционному составу воды, можно заметить сопряженность этих показателей. У большинства видов интенсивность потери воды согласуется с невысоким содержанием связанной воды, и это присуще в основном растениям, произрастающим в условиях повышенного загрязнения. Следовательно, водоудерживающая способность листьев растений является отражением условий произрастания, характера и интенсивности их роста. При этом злаковые растения по сравнению с бобовыми являются более устойчивыми, поскольку их водоудерживающая способность меняется в незначительных пределах. Это свидетельствует о более высоких адаптивных способностях данных видов к условиям окружающей среды.

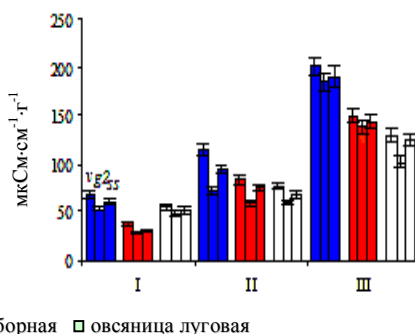
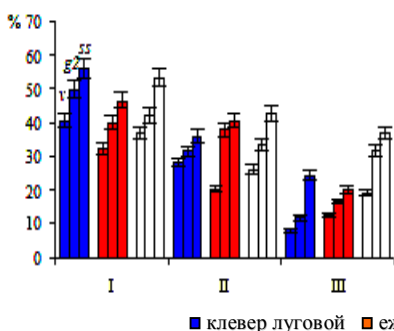


Рис. 2. Изменение водоудерживающей способности тканей

Рис. 3. Изменение проницаемости клеточных мембран

Оттогенетическое состояние растений: v – виргинильное, g₂ – средневозрастное генеративное и ss – субсенильное. Районы исследования: I – условно чистый, II – среднезагрязненный, III – загрязненный.

4.4. Влияние условий произрастания газонных растений на проницаемость клеточных мембран

Анализ результатов по выходу электролитов и низкомолекулярных веществ показал, что наибольшее значение данного параметра наблюдалась у виргинильных особей клевера лугового в промышленной зоне города (рис. 3). Возможно, именно это объясняет малую водоудерживающую способность растений прегенеративного периода. Достаточно сильные изменения в водоудерживающей способности *T. pratense* обусловлены нарушением защитных свойств мембран клеток листьев, связанным с более продолжительным воздействием и накоплением поллютантов в растениях. Однако по мере старения тканей (g₂, ss-состояния) клевера лугового выход электролитов и низкомолекулярных веществ несколько снижался как в чистом, так и в загрязненном районах. Для ежи сборной наблюдалась аналогичная тенденция, что и для предыдущего вида. Однако мембранная проницаемость *D. glomerata* была гораздо ниже, чем для клевера в v- и ss-состояниях примерно в 1,4, в g₂

– в 1,3 раза. Самый низкий показатель электропроводности раствора был характерен для устойчивого вида (овсяницы луговой) во всех онтогенетических состояниях и находился в пределах 90–100 мкСм·см⁻¹·г⁻¹. Полученные результаты по проницаемости клеточных мембран *F. pratensis* и *D. glomerata* также согласуются с данными по их водоудерживающей способности. Проведенный дисперсионный анализ показал, что оценка значений проницаемости клеточных мембран растений, растущих в ООПТ «Сосновая роща», была достоверно ниже ($p < 0,05$), чем у растений, произрастающих в парковой и промышленной зонах города.

Можно предположить, что повышение выхода электролитов из клеток растений, произрастающих в загрязненных районах города, обусловлено воздействием на их вегетативные органы кислотогенных загрязнителей, которые, адсорбируясь на поверхности мембраны и проникая через нее, могут вызвать окислительные разрушения.

4.5. Изменение интенсивности транспирации газонных растений

Анализ результатов исследований интенсивности транспирации в процессе онтогенетического развития у газонных растений показал, что достаточно высокие значения во всех местообитаниях были характерны для особой клевера лугового. Усиление антропогенной нагрузки на среду вызывало снижение транспирационного процесса во всех возрастных состояниях. В целом, в промышленном районе города по сравнению с чистой зоной у клевера лугового наблюдалось уменьшение интенсивности транспирации на 27-53 г/м²·ч. Таким же образом на увеличение концентрации загрязняющих веществ реагировали особи ежи сборной и овсяницы луговой. Но *D. glomerata* и *F. pratensis* в отличие от предыдущего вида обладали пониженной транспирацией (84-105 и 79-90,5 г/м²·ч соответственно). Дисперсионный анализ установил существенность влияния видовых особенностей ($p < 0,05$), онтогенетического состояния ($p < 0,05$) и условий места произрастания ($p < 0,05$) на интенсивность транспирационного процесса растений.

Таким образом, установлено, что растения, произрастающие в городской среде, испытывают отрицательное воздействие комплекса загрязняющих веществ, которое влечет за собой изменение их водного режима. Это проявляется в снижении общей оводненности тканей, нарушении проницаемости клеточных мембран, в изменении интенсивности транспирации, изменении соотношения свободной и связанной воды в сторону увеличения содержания упорядоченных форм, что в свою очередь приводит к уменьшению водоотдачи и способствует сохранению выровненного водного баланса растений при действии неблагоприятных факторов. При этом для злаковых растений (овсяница луговая, ежа сборной) показана большая структурная и функциональная стабильность водного обмена по сравнению с клевером луговым.

5. АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА ЗАЩИТЫ ГАЗОННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

5.1. Содержание пероксидных группировок и потенциальная способность образования свободных радикалов

Устойчивость растений к стресс-воздействиям в значительной степени определяется соотношением уровня активных форм кислорода (АФК) и активности

антиоксидантной системы (АОС) (Merzlyak, 1994). Одним из маркеров окислительного стресса растений является уровень содержания пероксидных группировок.

По мере усиления антропогенного загрязнения окружающей среды в процессе онтогенеза газонных трав происходило увеличение содержания пероксидных группировок в вегетативных органах. При этом наибольшее возрастание концентрации перекисей наблюдалось у клевера лугового в промышленной зоне ($v = 0,22$, $g_2 = 0,18$, $ss = 0,21$ мкмоль $H_2O_2 \cdot g^{-1}$). У виргинильных и генеративных особей этого вида по сравнению с контролем содержание пероксидных группировок в листьях увеличилось в 2,1-2,3 раза соответственно, а у субсенильных растений – в 1,5 раза ($p < 0,05$). Усиление техногенной нагрузки на среду также вызывало повышение концентрации перекисей у ежи сборной и овсяницы луговой во всех онтогенетических состояниях. Но в целом содержание перекисей в листьях *D. glomerata* и *F. pratensis* по сравнению с *T. pratense* было ниже в 1,3-1,4 раза. Анализ пероксидных группировок в подземных органах исследованных растений выявил аналогичную тенденцию: увеличение концентрации гидропероксидов по мере загрязнения среды и двухфазный характер возрастания перекисей в прегенеративном и постгенеративном периодах развития растений с падением его концентрации в генеративном периоде. По сравнению с листьями содержание пероксидных группировок в корнях клевера лугового было выше в 1,4 раза, а у ежи сборной и овсяницы луговой, наоборот, концентрация АФК была выше в листьях в 1,2-1,3 ($p < 0,05$).

При рассмотрении потенциальной способности образования свободных радикалов (СР) методом биохемиллюминисценции у средневозрастных генеративных растений клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой было также выявлено, что усиление антропогенного загрязнения среды вызывает активизацию процесса образования свободных радикалов, особенно у особей *T. pratense*.

Таким образом, поддержание АФК на необходимом и безопасном для клетки уровне, исключая потенциальное окислительное повреждение, является жизненной стратегией растения и реализуется с помощью многокомпонентной антиоксидантной системы защиты.

5.2. Общая антиоксидантная активность газонных растений

В ходе работы методом биохемиллюминисценции в надземной части средневозрастных генеративных особей газонных растений была определена суммарная антиоксидантная активность, которая возрастала по мере усиления техногенной нагрузки на среду у всех исследованных видов. Но при этом наибольшим значением характеризовались особи клевера лугового ($0,38$ мкВ $^{-1} \cdot \text{сек}^{-1}$). Общая АО-активность по сравнению с контролем увеличивалась в 2,4 раза ($p < 0,05$). Тогда как для ежи сборной и овсяницы луговой этот показатель возрос лишь в 2 раза ($p < 0,05$), и в первом случае составил $0,32$, а во втором – $0,25$ мкВ $^{-1} \cdot \text{сек}^{-1}$. Более низкие показатели суммарной антиоксидантной активности у *D. glomerata* и *F. pratensis* свидетельствуют о непрерывном протекании свободнорадикального окисления также на крайне низком уровне. Это исключает накопление токсичных конечных продуктов свободнорадикального окисления в концентрациях, опасных для организма.

5.3. Ферментативные компоненты антиоксидантной системы и некоторые оксидазы, участвующие в адапционных процессах растений

Наиболее часто при изучении устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды учитывается активность антиоксидантных ферментов – пероксидазы и каталазы, которые непосредственно обезвреживают АФК и обеспечивают комплексную защиту биополимеров от них (Inzu, 1995; Alscher, 1997). В работе показано, что в ходе онтогенеза клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой наблюдается довольно широкое варьирование значений пероксидазной активности. Активность пероксидазы повышалась в прегенеративном и генеративном периодах развития растений как на участках контрольной зоны, так и в загрязненной зоне (рис. 4).

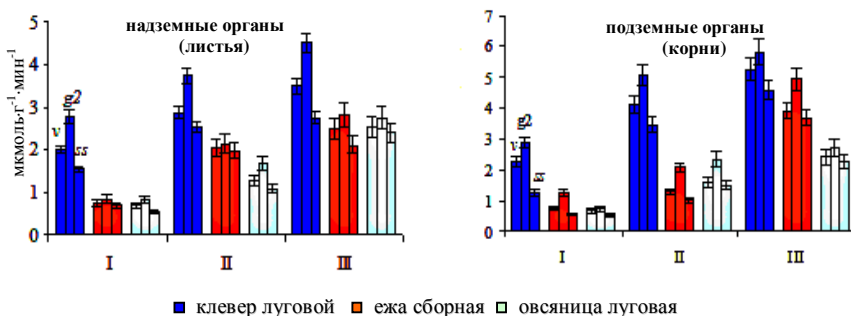


Рис. 4. Изменение активности пероксидазы в вегетативных органах газонных растений Онтогенетическое состояние растений: v – виргинильное, g₂ – средневозрастное генеративное и ss – субсенильное. Районы исследования: I – условно чистый, II – среднезагрязненный, III – загрязненный.

Действие антропогенных выбросов привело к увеличению активности фермента во все фазы развития растений, поскольку с усилением загрязнения окружающей среды происходило накопление пероксидных группировок. Пик максимальной ферментативной активности *T. pratense* приходился на генеративное состояние как в листьях, так и в корнях. Однако при этом большая пероксидазная активность наблюдалась в подземных органах растений, особенно в местообитаниях с усиленной техногенной нагрузкой. По сравнению с листьями активность фермента в корнях была выше в 1,3–1,4 раза ($p < 0,05$). При этом у виргинильных и субсенильных растений активность оксидазы была ниже на 10–30%, чем у генеративных растений. Аналогичные результаты получены для ежи сборной и овсяницы луговой. Несмотря на то, что активность пероксидазы в вегетативных органах у данных видов также возрастала по мере усиления загрязнения окружающей среды, однако даже в районе с интенсивной техногенной нагрузкой она оставалась ниже, чем у *T. pratense*. Пик максимальной ферментативной активности как в листьях, так и в корнях *D. glomerata* и *F. pratensis* приходился также на средневозрастное генеративное состояние. По мере старения тканей растений (ss-состояния) наблюдалось снижение активности фермента.

При измерении удельной активности каталазы было установлено (рис. 5), что в отличие от пероксидазы данный фермент в неблагоприятных условиях произрастания снижал свою активность. В онтогенезе газонных растений также происходило

снижение активности каталазы от прегенеративного периода к постгенеративному как в надземной, так и в подземной частях растений.

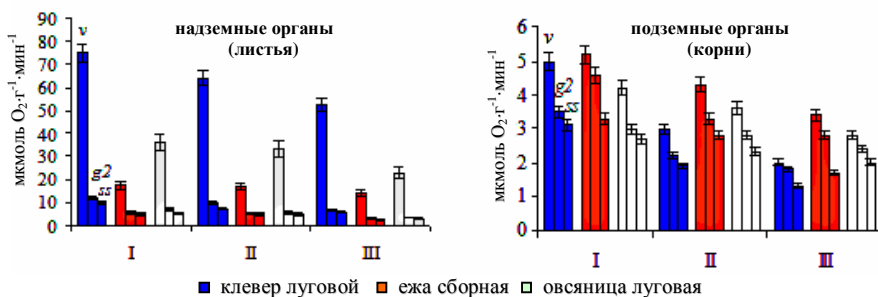


Рис. 5. Изменение активности каталазы в вегетативных органах газонных растений *Онтогенетическое состояние растений*: v – виргинильное, g₂ – средневозрастное генеративное и ss – субсильное. *Районы исследования*: I – условно чистый, II – среднезагрязненный, III – загрязненный.

Кроме того, важное значение в регуляции окислительных процессов играют ферменты полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза. Данные ферменты не входят в состав АОС, но их роль в ответных реакциях на неблагоприятные условия произрастания растений неоспорима. В процессе развития клевера лугового во всех местообитаниях наблюдалась более или менее одинаковая закономерность: активность фермента полифенолоксидазы увеличивалась от прегенеративного к генеративному периоду с дальнейшим падением его активности в постгенеративном периоде в обоих исследуемых органах. При этом в контрольном районе не обнаружено статистических значимых различий в полифенолоксидазной активности вегетативных органов (листья, корни). Значения данного показателя колебались в пределах 0,5-1,5 мкмоль·г⁻¹·мин⁻¹. По мере увеличения концентрации антропогенных загрязнителей в окружающей среде активность фермента в листьях по сравнению с подземными органами возрастала в 2-3 раза ($p < 0,05$). Как и в случае выше рассмотренных ферментов, активность полифенолоксидазы у *D. glomerata*, *F. pratensis* по сравнению с *T. pratense* была пониженной. Характер кривой ферментативной активности вегетативных органов злаков был аналогичен активности оксидазы в клевере луговом, а именно, полифенолоксидаза усиливала свою деятельность по мере увеличения антропогенного загрязнения окружающей среды. При этом онтогенетические группы по результатам исследования располагались в следующий убывающий ряд: g₂ → v → ss, то есть пик ферментативной деятельности приходился на генеративные особи.

Что касается другого медьсодержащего фермента – аскорбатоксидазы, то было выявлено, что данный фермент, как и в случае каталазы, имел более низкую активность на загрязненных участках города. При этом у неустойчивого вида (клевер луговой) ферментативная активность была значительно ниже, чем у устойчивых (ежа сборная, овсяница луговая). По мере старения растений (ss-состояние) отмечалось также снижение уровня активности аскорбатоксидазы.

Ферменты АОС, полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза принимают участие в регуляции метаболизма в ходе онтогенеза и имеют особое значение для растений в обеспечении быстрой приспособленности к постоянно меняющимся условиям

внешней среды. Наличие нескольких ферментов, выполняющих одну и ту же каталитическую функцию, – весьма ценное свойство, расширяющее адаптационные возможности организма, что особенно важно для жизнедеятельности растений – организмов, не имеющих стабильной внутренней среды.

5.4. Неферментативные компоненты антиоксидантной системы газонных растений

При окислительном стрессе ферментативная антиоксидантная система может становиться неэффективной. Причины этого – быстрая инактивация конститутивного пула ферментов свободными радикалами, значительное время необходимое для индукции их синтеза. В этих условиях повышается значение низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, фенолов, каротиноидов и т.д.) (Кения, 1993).

Сравнение количества аскорбиновой кислоты в онтогенезе травянистых растений во всех трех исследованных местообитаниях выявило значительные колебания этого показателя. В большинстве случаев загрязненность среды обуславливала снижение ее количества в вегетативных органах (листьях и корнях). В процессе онтогенеза у виргинильных, генеративных и субсенильных растений наблюдалось уменьшение содержания витамина С, которое более активно происходило у клевера лугового, далее располагалась – ежа сборная, и в конце ряда – овсяница луговая. Возможно, что степень расхождения аскорбиновой кислоты в вегетативных органах растений под влиянием загрязняющих веществ, обусловлена неодинаковой чувствительностью видов, этапов их развития, разной токсичностью поллютантов и, возможно, влиянием условий обитания.

Накопление фенольных веществ при действии неблагоприятных и стрессовых условий среды обеспечивает устойчивость вида. Часто они выполняют роль защитных барьеров на пути механических, химических и термических факторов среды, а также болезнетворных воздействий (Запрометов, 1993). В ходе исследования было обнаружено, что по мере увеличения загрязнения окружающей среды происходит возрастание концентрации фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений на всех этапах онтогенеза. Особенно высокими параметрами отличались особи клевера лугового ($762\text{--}833 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$). Ежа сборная и овсяница луговая имели примерно одинаковые показатели, которые были ниже значений *T. pratense* в 1,2–1,4 раза ($p < 0,05$). При этом максимальное содержание фенольных веществ в листьях у всех исследуемых видов наблюдалось у генеративных растений, в корнях – у субсенильных особей.

К липофильным антиокислителям относятся каротиноиды, которые наиболее эффективны в тушении избыточной энергии триплетных хлорофиллов и синглетного кислорода (Křinský, 1989). Содержание каротиноидов в растениях во многом определяется условиями внешней среды, видовыми особенностями, а также большое значение оказывает физиологическое состояние растений. Как показали результаты нашей работы, уровень содержания данного пигмента увеличивался у всех видов газонных трав по мере усиления загрязнения окружающей среды, и максимальные значения этого параметра наблюдались в промышленном районе г. Йошкар-Олы. По суммарному уровню содержания данного пигмента, исследуемые растения можно расположить в следующий возрастающий ряд: *F. pratensis* → *T. pratense* → *D.*

glomerata. Анализ содержания каротиноидов растений разных онтогенетических состояниях показал, что генеративные особи характеризовались наибольшими значениями этого параметра. Количество каротиноидов в виргинильных растениях у всех исследуемых видов по сравнению с генеративными особями было практически в 1,5-2,6 раз ниже, а в субсенильных растениях снижение содержания каротиноидов было еще более существенным (в 3-4 раза).

Таким образом, одним из механизмов адаптации растений к меняющейся напряженности факторов городской среды является изменение активности ряда ферментативных и неферментативных компонентов антиоксидантной защиты, а также полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы на разных этапах онтогенетического развития.

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ГАЗОННЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ

6.1. Влияние тяжелых металлов на всхожесть семян газонных растений

В связи с широким распространением тяжелых металлов в значительной степени возросла необходимость контроля за их накоплением в окружающей среде. Поэтому нами были проведены исследования по изучению токсического действия тяжелых металлов на всхожесть семян газонных трав. Результаты работы показали различный характер воздействия металлов на всхожесть семян в зависимости от концентрации и видовых особенностей растений. В отношении семян ежи сборной и овсяницы луговой прослеживалась общая тенденция: последовательное снижение всхожести и скорости прорастания параллельно с увеличением концентрации тяжелых металлов. Максимальное угнетающее воздействие на зерновки *D. glomerata* оказывали медь и кадмий в концентрации 0,1 М: показатель всхожести составил всего лишь 4,7 и 8,5% от контроля, а коэффициент скорости прорастания снизился в 2,3-2,8 раза. А у *F. pratensis* абсолютное подавление всхожести вызывали медь и свинец также в концентрации 0,1 М. На всхожесть семян клевера лугового ингибирующее действие оказывали только медь и свинец. При этом снижение всхожести и скорости прорастания под воздействием вышеперечисленных металлов происходило также параллельно увеличению концентрации раствора. В отношении остальных элементов (Zn, Cd) у *T. pratense* наблюдался некоторый стимулирующий эффект. Проведенный дисперсионный анализ показал достоверную разницу во всхожести семян, обработанных солями тяжелых металлов разных концентраций при уровне значимости $p < 0,05$.

6.2. Аккумуляция тяжелых металлов газонными растениями

Свойство растительных организмов накапливать большое количество химических элементов может быть использовано в целях индикации загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ), а данные растения могут выступать в качестве биоиндикаторов – накопителей ТМ. Концентрирующая способность растений по отношению к химическим элементам зависит от их видовых и физиологических особенностей, возраста и этапа развития (Чернавская, 1997). В связи с этим нами была изучена аккумуляция цинка, меди и железа в онтогенезе газонных растений, произрастающих в районах с разной техногенной нагрузкой.

Наибольшей металлоаккумулирующей способностью по отношению к цинку во всех местообитаниях отличались особи клевера лугового. При этом как в контрольной, так и в загрязненных зонах растения по активности накопления металла в надземной части располагались в следующий возрастающий ряд: $v \rightarrow g_2 \rightarrow ss$, а в подземных органах наблюдалась обратная тенденция. Максимальную аккумулялирующую способность клевер луговой имел в промышленном районе города (70,7 мг/кг в листьях и 99,7 мг/кг в корнях), которая превысила контрольные значения в 4-5 раза ($p < 0,05$). У ежи сборной и овсяницы луговой с повышением степени загрязнения среды концентрация ионов цинка также увеличивалась как в листьях, так и в корнях. Однако этот показатель для них был гораздо ниже, чем для клевера.

При аккумуляции меди растениями разных онтогенетических состояний наблюдалась аналогичная тенденция, что и в процессе накопления цинка. Концентрация данного металла в изученных видах увеличивалась по мере усиления техногенной нагрузки на среду, а также во всех районах исследования большей металлоаккумулирующей способностью надземных органов обладали виргинильные особи, а по мере старения растений медь накапливалась в подземных органах.

Характер накопления железа в листьях особей разных онтогенетических состояний существенно отличался от способности накапливать другие металлы. Как в контрольном районе, так и в загрязненных зонах наибольшей аккумулялирующей способностью по отношению к железу отличались средневозрастные генеративные растения. Тогда как в корнях, как и в случае с цинком и медью, высокие концентрации ионов железа обнаруживались по мере старения растений. Достаточно большой биоаккумулирующей способностью этого металла характеризовались ежа сборная и клевер луговой, особенно в промышленной зоне города.

Таким образом, содержание цинка, меди и железа в вегетативных органах растений в условиях города возросло в экологическом ряду местообитаний, отражающем увеличение промышленно-транспортных влияний.

6.3. Процессы накопления, передвижения и распределения тяжелых металлов в системе «почва - растение» в условиях городской среды

6.3.1. Оценка процессов накопления тяжелых металлов газонными растениями. Для характеристики биогенной миграции металлов в системе «почва – растение» нами были рассчитаны индексы биоаккумуляции. Так, по коэффициенту накопления меди и цинка все онтогенетические состояния исследуемых видов располагались в следующий ряд: клевер луговой → ежа сборная → овсяница луговая, т.е. большей способностью накапливать эти тяжелые металлы в корнях обладали особи клевера лугового. При анализе концентрирующей способности железа в корнях было выявлено, что наибольшие значения этого параметра были характерны для особей ежи сборной ($K_n = 5,6-10,4$), тогда как клевер луговой и овсяница луговая имели более низкие значения. Однако при этом больше всего меди, цинка и железа накапливалось в корнях субсенильных растений всех видов в загрязненном районе города, тогда как особи генеративного и прегенеративного периода характеризовались более низкими значениями данного показателя. Согласно классификации дифференцирования химических элементов по величинам коэффициента биологического поглощения, предложенной В.Ю. Осиповой (2000), медь и железо

были отнесены к группе элементов сильного накопления, а цинк – к группе элементов слабого накопления и среднего захвата.

6.3.2. *Оценка процессов передвижения тяжелых металлов в газонных растениях.* Для характеристики аккумуляционных способностей исследуемых видов были рассчитаны также коэффициенты передвижения цинка, меди и железа в различных местообитаниях и проанализированы изменения показателя в процессе индивидуального развития. При этом у виргинильных растений клевера лугового медь интенсивнее накапливалась в надземных органах в промышленной зоне города ($K_p=1,6$). Тогда как для ежи сборной и овсяницы луговой в виргинильном состоянии содержание меди и цинка находилось примерно на одном уровне ($K_p=1-1,2$). С переходом особей исследуемых видов в генеративное состояние происходит увеличение содержания тяжелых металлов уже в корнях также в среде с сильной техногенной нагрузкой, однако в дальнейшем (ss-состояние) концентрация элементов в корнях несколько снижалась. По отношению к железу наблюдалась несколько иная картина: во всех местообитаниях накопление данного элемента шло в корнях и по мере усиления загрязнения среды концентрирующая способность корней *T. pratense* и *D. glomerata* по сравнению с накопительной способностью надземной части возрастала, тогда как у *F. pratensis* происходило снижение коэффициента передвижения.

6.3.3. *Биологическая роль ценопопуляций газонных растений в процессе накопления тяжелых металлов.* С учетом онтогенетической структуры популяций видов определялась динамика содержания химических элементов в биомассе каждой онтогенетической группы, произрастающей в различных условиях местообитания. Оценив демографические показатели (биомасса, плотность) онтогенетических групп особей определялась биоаккумулятивная способность ценопопуляции вида в целом.

В загрязненной зоне максимальным значением аккумулятивной способности по отношению к цинку обладали средневозрастные генеративные особи клевера лугового (рис. 6). В биомассе виргинильных и субсенильных растений *T. pratense* накапливалось цинка в 3,3-3,6 раз меньше ($p<0,05$), чем в g_2 -состоянии. У *D. glomerata* большой биоаккумулятивной способностью отличились виргинильные особи, а у *F. pratensis* – средневозрастные генеративные растения. Остальные онтогенетические группы как у ежи сборной, так и у овсяницы луговой имели приблизительно одинаковые значения (6-8 мг/онт.гр.).

Аналогичная тенденция наблюдалась и в процессе накопления меди растениями разных онтогенетических состояний (рис. 6). При этом максимумы значений биоаккумулятивной способности приходились на те же возрастные состояния, что и в случае с цинком. Однако исследуемые растения имели более низкие показатели накопления меди.

В отношении железа были выявлены иные характеристики (рис. 6). По мере загрязнения среды аккумулятивная способность по отношению к железу у исследованных растений снижалась, а максимальной концентрационной активностью во всех районах исследования обладали средневозрастные генеративные особи. Возможно, такое явление можно объяснить тем, что аккумуляция железа

ингибируется высокими концентрациями иных катионов, находящихся в почвах и растениях. Например, цинком, который является антагонистом железа.

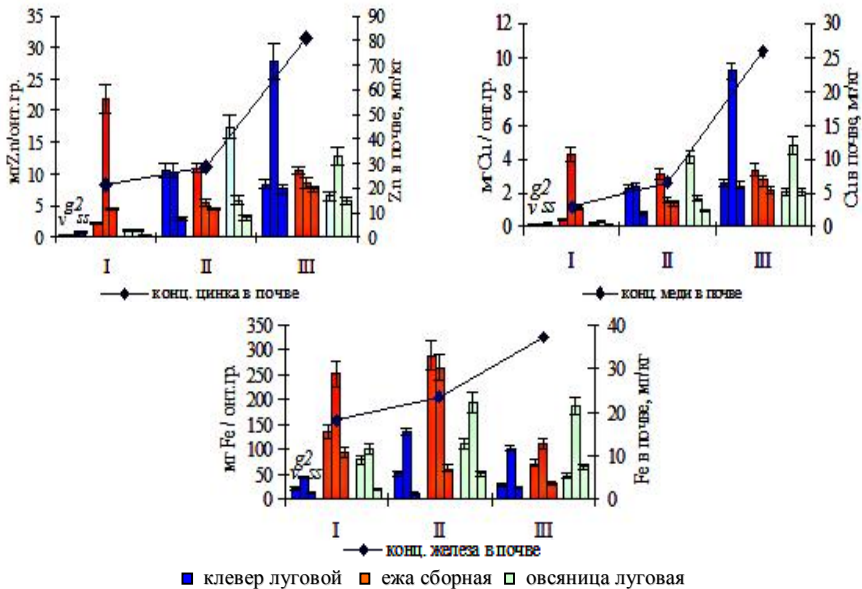


Рис. 6. Динамика содержания цинка, меди и железа в почве и биомассе ценопопуляций травянистых растений в условиях городской среды

Оттогенетическое состояние растений: v – виргинильное, g₂ – средневозрастное генеративное и ss – субсенильное. Районы исследования: I – условно чистый, II – среднезагрязненный, III – загрязненный.

В целом по накоплению металлов ценопопуляции (ЦП) исследуемых нами растений имели следующие характеристики. ЦП клевера лугового аккумулировали от 0,02 до 0,44 кг/га цинка и от 0,005 до 0,12 кг/га меди в биомассе надземных и подземных органов, что является максимальным по сравнению с ценопопуляциями ежеи сборной (0,21-0,29 кг/га Zn и 0,06-0,08 кг/га Cu) и овсяницы луговой (0,02-0,27 кг/га Zn и 0,007-0,09 кг/га Cu). Наибольшая концентрирующая способность по отношению к железу отмечена для ЦП ежеи сборной, которая составила 2,18-6,16 кг/га. Эти данные превышают показатели ЦП *F. pratensis* на 0,14-2,64 кг/га, а ЦП *T. pratense* – на 1,44-4,15 кг/га.

Таким образом, изучение особенностей аккумуляции металлов в растительных организмах, процессов передвижения по растению и накопления корнями и листьями особей, дает возможность описать круговороты данных элементов на организменном уровне, что способствует организации мониторинга, прогнозирования конкретных экологических ситуаций и оценки допустимых антропогенных нагрузок.

ВЫВОДЫ

1. В ходе онтогенеза газонных растений в условиях антропогенного загрязнения среды происходили изменения в анатомо-морфологическом строении растений в сторону ксероморфности: угощение листовой пластинки за счет увеличения высоты эпидермиса и мезофилла и сокращения межклетников в листьях, уменьшение длины, ширины и ассимиляционной поверхности листовой пластинки, уменьшение длины побега, количества генеративных побегов и т.д., которые позволили разновозрастным особям с неодинаковой устойчивостью к антропогенным загрязнителям произрастать в различных условиях среды.

2. В городской среде у клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой были выделены три категории жизненного состояния: высший, средний и низший. Основным фактором, определяющим жизненное состояние газонных растений в условиях города, являлось загрязнение атмосферного воздуха и почвы.

3. Растения, произрастающие в городской среде, испытывали отрицательное воздействие комплекса загрязняющих веществ, которое влекло за собой изменение их водного режима. Это проявлялось в снижении общей оводненности тканей, увеличении выхода электролитов из плазмалеммы, изменении интенсивности транспирации, соотношения свободной и связанной воды в сторону увеличения содержания упорядоченных форм, что в свою очередь приводило к уменьшению водоотдачи и способствовало сохранению выровненного водного баланса в ходе онтогенеза растений при действии неблагоприятных факторов. Для овсяницы луговой и ежи сборной показана большая стабильность водного обмена по сравнению с клевером луговым.

4. В онтогенезе газонных растений в условиях урбанизированной среды происходило изменение активности окислительно-восстановительных ферментов: активность пероксидазы и полифенолоксидазы увеличивалась от виргинильных особей к средневозрастным генеративным с последующим снижением в субсенильном состоянии, а активность каталазы и аскорбатоксидазы уменьшалась по мере старения растений. Усиление антропогенной нагрузки на среду приводило к увеличению активности пероксидазы и полифенолоксидазы и к снижению активности каталазы и аскорбатоксидазы у всех исследуемых видов.

5. В условиях городской среды разные онтогенетические состояния клевера лугового, ежи сборной и овсяницы луговой характеризовались неодинаковым содержанием ферментативных компонентов антиоксидантной системы защиты. Наиболее высокие концентрации аскорбиновой кислоты обнаружены в вегетативных органах виргинильных особей, большое количество каротиноидов – у средневозрастных генеративных растений. Высокий уровень содержания фенольных соединений в надземной части наблюдался у средневозрастных генеративных особей, а в подземной части – у субсенильных. Увеличение техногенной нагрузки на среду вызывало повышение содержания каротиноидов, фенольных соединений и уменьшение количества аскорбиновой кислоты у всех изученных видов газонных растений.

6. Накопление цинка, меди и железа у исследуемых видов изменялось в зависимости от локализации в надземных или подземных органах, этапа онтогенеза и концентрации металлов в среде обитания. В условиях городской среды особи

клевера лугового являлись активными накопителями цинка и меди, а особи ежи сборной и овсяницы луговой – железа. Высокая плотность и продуктивность нормальных ценопопуляций этих видов обеспечивали значительный уровень аккумуляции тяжелых металлов, что определяло их роль в геохимических круговоротах.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Половникова М.Г. Роль проницаемости клеточных мембран в устойчивости растений к загрязнителям окружающей среды / М.Г. Половникова // Безопасность человека, общества, природы в условиях глобализации как феномен науки и практики. Девятые Вавиловские чтения. Материалы постоянно действующей Всероссийской междисциплинарной научной конференции с международным участием. – М.-Йошкар-Ола: МарГТУ, 2005. – Ч. 2. – С. 291 – 292.

2. Половникова М.Г. Изменение активности ферментов некоторых растений в условиях городской среды / М.Г. Половникова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 326.

3. Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1: учеб. пособие / Мар. гос. ун-т; О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябышева, М.Г. Половникова. – Йошкар-Ола, 2006. – 108 с.

4. Половникова М.Г. Изменение показателей водного режима газонных трав в условиях городской среды / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Особь и популяция – стратегии жизни. Сборник материалов IX Всероссийского популяционного семинара. – Уфа: Изд-ий дом ООО «Вили Окслер», 2006. – Ч. 1. – С. 398 – 402.

5. Половникова М.Г. Особенности накопления железа газонными травами в условиях городской среды / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Физиология растений – фундаментальная основа современной фитобиотехнологии. Школа для студентов и молодых ученых. – М.-Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР», 2006. – С. 135–136.

6. Половникова М.Г. Изменение показателей водного режима газонных трав различных возрастных состояний в условиях города Йошкар-Олы / М.Г. Половникова // Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения. Сборник материалов III научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2006. – С. 85-89.

7. Половникова М.Г. Роль проницаемости клеточных мембран в прорастании семян / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская, Е.Г. Половникова // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства: Мосоловские чтения. Сборник материалов международной научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С. 22-24.

8. Половникова М.Г. Аккумуляция цинка газонными травами в условиях урбанизированной среды / Е.Г. Половникова, М.Г. Половникова // Биосистемы: организация, поведение и управление. Сборник материалов 60-ой научной

студенческой конференции биологического факультета ННГУ. – Н.Новгород: ННГУ, 2007. – С. 60-62.

9*. Половникова М.Г. Влияние условий городской среды на водообмен газонных трав в процессе онтогенеза / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – М.: Изд-во РУДН, 2007. – № 3. – С. 19-26.

10. Половникова М.Г. Физиологические аспекты онтогенетической адаптации газонных растений в условиях городской среды / М.Г. Половникова, О.Л. Воскресенская / Экология города Йошкар-Олы: научное издание. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2007. – С. 215-224.

* – издания рекомендованные ВАК для публикации основных результатов диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук по направлению «Биологические науки».