

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ *TARAXACUM OFFICINALE* WIGG. S.L. В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЧВЫ

© 2021

Жуйкова Т.В., Коваленко А.А., Мезина А.В.

Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал)

Российского государственного профессионально-педагогического университета

(г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация)

Аннотация. Изучена эндогенная, индивидуальная и групповая изменчивость признаков «фертильность пыльцевых зерен» и «размер фертильных пыльцевых зерен» у двух морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg. s.l., произрастающих в ценопопуляциях в градиенте техногенной трансформации почвы. Район исследования – Притагильская зона Среднего Урала (г. Нижний Тагил, Свердловская область, 58° с.ш., 60° в.д.). Установлено, что для исследуемых морфологических форм одуванчика в большинстве случаев характерна средняя эндогенная, индивидуальная и групповая изменчивость признака «фертильность пыльцевых зерен» и низкая эндогенная и индивидуальная изменчивость признака «размер пыльцевых зерен». Групповая изменчивость для этого признака средняя и низкая. Эндогенная изменчивость фертильности пыльцевых зерен и их размеров у *f. dahlstedtii* на агроземах несколько выше, чем на техноземах. У *f. pectinatiforme* на агроземах выше только эндогенная изменчивость фертильности пыльцевых зерен. Повышение уровня почвенного загрязнения на агроземах приводит к снижению эндогенной изменчивости фертильности пыльцевых зерен у обеих форм одуванчика. На техноземах аналогичная реакция выражена только у *f. pectinatiforme*. Анализ исследуемого признака во всем градиенте техногенной трансформации почв свидетельствует о значимом влиянии данного фактора только на эндогенную изменчивость фертильности пыльцевых зерен у *f. dahlstedtii*. Несмотря на отсутствие статистически значимых различий в индивидуальной изменчивости признака «фертильность пыльцевых зерен» между формами одуванчика, в среднем коэффициенты его вариации на агроземах ниже у *f. dahlstedtii*, а на техноземах – у *f. pectinatiforme*. Этот же вывод распространяется на индивидуальную изменчивость признака «размер фертильных пыльцевых зерен». В целом у *f. dahlstedtii* коэффициенты вариации исследуемых признаков мужского гаметофита ниже на агроземах, чем на техноземах, у *f. pectinatiforme* картина обратная. В среднем доля растений с низкой ($C_v < 11\%$) индивидуальной изменчивостью фертильности пыльцевых зерен у *f. dahlstedtii* из всех исследуемых ценопопуляций составляет 43,3% против 61,7% у *f. pectinatiforme*. Влияние техногенной трансформации среды проявляется в повышении доли растений *f. pectinatiforme* с низким уровнем изменчивости исследуемых признаков в ценопопуляциях буферной и импактной зон. У *f. dahlstedtii* обратная картина характерна только для фертильности пыльцы. Групповая изменчивость фертильности пыльцевых зерен как на агроземах, так и на техноземах выше у *f. dahlstedtii*. С ростом загрязнения на агроземах этот показатель повышается у обеих форм одуванчика, на техноземах – снижается. Прослеживается тенденция повышения групповой изменчивости фертильности пыльцевых зерен у растений обеих форм *T. officinale* на техноземах. Изменение уровня почвенного загрязнения в сторону увеличения на агроземах приводит к повышению групповой изменчивости признака «размер фертильных пыльцевых зерен» у *f. dahlstedtii* и к понижению у *f. pectinatiforme*. На техноземах отмечен противоположный эффект. В целом групповая изменчивость исследуемого признака у растений обеих морфологических форм одуванчика на агроземах выше, чем на техноземах.

Ключевые слова: эндогенная изменчивость; индивидуальная изменчивость; групповая изменчивость; мужской гаметофит; *Taraxacum officinale* Wigg. s.l.; агроземя; техноземя; техногенная трансформация почвы.

VARIABILITY OF MALE GAMETOPHYTE TRAITS IN MORPHOLOGICAL FORMS OF *TARAXACUM OFFICINALE* WIGG. S.L. UNDER CONDITIONS OF TECHNOGENIC SOIL TRANSFORMATION

© 2021

Zhuikova T.V., Kovalenko A.A., Mezina A.V.

Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (Branch) of Russian State Vocational Pedagogical University

(Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation)

Abstract. The paper studies endogenous, individual and group variability of the traits «pollen grain fertility» and «size of fertile pollen grains» among two morphological forms of *Taraxacum officinale* Wigg. s.l., growing in ceno-populations in the gradient of technogenic soil transformation. The study area is the Pritagil zone of the Middle Urals (Nizhny Tagil city, Sverdlovsk Region, N 58°, E 60°). It was found that the studied morphological forms of dandelion in most cases are characterized by average endogenous, individual and group variability of the trait «pollen grain fertility» and low endogenous and individual variability of the trait «pollen grain size». The group variability for this trait is medium and low. The endogenous variability of pollen grain fertility and size among *f. dahlstedtii* on agrozeams is slightly higher than on technozeams. Among *f. pectinatiforme* the endogenous variability of pollen grain fertility is higher on agrozeams only. An increase in the level of soil contamination on agrozeams leads to a de-

crease in the endogenous variability of pollen grain fertility among both forms of dandelion. On technozems a similar reaction is expressed only among f. *pectinatiforme*. The analysis of the studied trait in the entire gradient of technogenic soil transformation indicates a significant influence of this factor only on the endogenous variability of pollen grain fertility among f. *dahlstedtii*. Despite the absence of statistically significant differences in the individual variability of the «pollen grain fertility» trait between dandelion forms, on average, the coefficients of its variation on agrozoems are lower among f. *dahlstedtii*, and on technozems – among f. *pectinatiforme*. The same conclusion applies to the individual variability of the trait «size of fertile pollen grains». In general, among f. *dahlstedtii* the coefficients of variation of the studied signs of the male gametophyte are lower in agrozoems than in technozems, among f. *pectinatiforme* the picture is reversed. On average, the proportion of plants with low ($C_v < 11\%$) individual variability in pollen grain fertility among f. *dahlstedtii* out of all the studied coenopopulations is 43,3% versus 61,7% among f. *pectinatiforme*. The influence of technogenic transformation of the environment is manifested in an increase in the proportion of f. *pectinatiforme* plants with a low level of variability of the studied traits in the coenopopulations of the buffer and impact zones. Among f. *dahlstedtii* the reverse pattern is characteristic only for pollen fertility. The group variability of pollen grain fertility in both agrozoems and technozems is higher among f. *dahlstedtii*. With an increase in pollution on agro-soils, this indicator increases among both forms of dandelion, and decreases in technozems. There is a tendency to increase the group variability of pollen grain fertility among plants of both forms of *T. officinale* on technozems. An increase in the level of soil contamination on agrozoems leads to an increase in the group variability of the trait «size of fertile pollen grains» among f. *dahlstedtii* and a decrease among f. *pectinatiforme*. On technozems the opposite effect is noted. In general, the group variability of the studied trait among plants of both morphological forms of dandelion on agrozoems is higher than on technozems.

Keywords: endogenous variability; individual variability; group variability; male gametophyte; *Taraxacum officinale* Wigg. s.l.; agrozoems; technozems; technogenic soil transformation.

Введение

Стабильное функционирование природных популяций в условиях изменяющихся факторов окружающей среды возможно при условии адаптированности ее членов к этим условиям. Отражением адаптационных процессов выступает поддержание численности популяции. Для этого требуется значительное количество полноценных семян, стабильное получение которых зависит от качества зрелой пыльцы. Последнее во многом определяется нормальным развитием пыльника [1, с. 675–685]. Как правило, в публикациях речь идет о средних значениях [2, с. 105–120; 3, с. 26–33] и реже об изменчивости тех или иных параметров репродуктивной сферы [4, с. 170–245; 5, с. 8]. При этом именно изменчивость показателей воспроизводства в природных популяциях может рассматриваться в качестве важнейшего критерия способности живых организмов адаптироваться к смене условий окружающей среды [4, с. 170–245; 5, с. 8–9; 6, с. 15–22; 7, с. 5], включая ее техногенную трансформацию [8, с. 14–20; 9, с. 18].

Различные формы изменчивости могут по-разному отражать реакцию растительных организмов на действие стрессовых факторов окружающей среды, что характеризует состояние репродуктивных органов растений и общую устойчивость вида. Исследование различных форм изменчивости признаков мужского гаметофита позволит оценить адаптационные возможности и особенности проявления устойчивости особей к неблагоприятным условиям.

Важный показатель внутривидовой изменчивости – оценка вклада отдельных ее форм в общую фенотипическую изменчивость. Это дает возможность с известной степенью приближения определить компоненту паратипической (средовой) и генотипической изменчивости и определить основные направления внутривидовой изменчивости [10, с. 547–554; 4, с. 185].

В данной работе представлены результаты исследования эндогенной, индивидуальной и групповой изменчивости фертильности и размеров пыльцевых зерен у двух морфологических форм одуванчика лекарственного, произрастающего в условиях техногенной трансформации среды.

Рассматривается следующая гипотеза: возможно, уровень эндогенной, индивидуальной и групповой изменчивости отдельных признаков мужского гаметофита *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. у растений с техногенно нарушенных территорий будет отличаться от фоновых. В качестве одного из механизмов популяционной устойчивости *T. officinale* Wigg. s.l. к техногенному стрессу можно рассматривать различия в уровне исследуемых форм изменчивости признаков репродуктивной сферы у f. *dahlstedtii* и f. *pectinatiforme*.

Материалы и методика исследований

Объект исследования: одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. – многолетний стержнекорневой поликарпик, по типу полового размножения факультативный апомикт, триплоид ($2n = 24$) [11, с. 210–269; 12, с. 62–101]. Вид полиморфный. Структуру исследуемых ценопопуляций составляют две морфологические формы: *Taraxacum officinale* f. *dahlstedtii* Lindb. fil. и *Taraxacum officinale* f. *pectinatiforme* Lindb. fil. [13, с. 14]. Во «Флоре Европейской части СССР» [12, с. 62–101] они выделены в ранге видов, входящих в *Taraxacum officinale* Wigg. s.l.

Биологический материал для исследования собран в 2020 г. в Притагильской зоне Среднего Урала (г. Нижний Тагил Свердловской области, 58° с.ш., 60° в.д.) на 6 участках, расположенных в трех зонах техногенной трансформации почвы: фоновая (участки Фон-1, Фон-2), буферная (Буфер-1, Буфер-2), импактная (Импакт-1, Импакт-2). Названия зон даны в соответствии с номенклатурой ЮНЕП [14, с. 1–74]. Техногенная трансформация обусловлена изменением физико-химических параметров почвы, связанных с повышенным содержанием в ней тяжелых металлов. Интегральным показателем почвенного загрязнения выступает суммарная токсическая нагрузка (Z), которая варьирует на исследуемых территориях от 1 до 30 отн. ед. В соответствии с физико-химическими параметрами почв эти территории отнесены к двум группам: агрозоемы (Ф-1 – Z = 1,00 отн. ед., Ф-2 – Z = 1,4 отн. ед., Б-1 – Z = 3,33 отн. ед.) и технозоемы (Б-2 – Z = 6,19 отн. ед., И-1 – Z = 22,78 отн. ед., И-2 – Z = 30,0 отн. ед.). Подробное описание территорий, на которых собран материал, представлено в наших предыдущих работах [15, с. 163–167; 16, с. 84–85].

Для оценки групповой изменчивости исследуемых признаков в начале июня в период массового цветения растений в каждой ценопопуляции у *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* была собрана пыльца с 10 растений. Для оценки индивидуальной изменчивости с каждого из 10 растений было собрано по три цветочные корзинки, находящиеся в одной фазе цветения. Изучение эндогенной изменчивости признаков выполнено в пределах одной цветочной корзинки, у каждого из 10 растений исследуемых морфологических форм одуванчика. Для этого в пределах цветочной корзинки с шестого онтогенетического ряда отбирали пыльцу с шести цветков, расположенных по кругу. Объем собранного материала: 360 корзинок (n : 6 ценопопуляций \times 2 морфологические формы \times 10 растений \times 3 корзинки = 360), 720 цветков (n : 6 ценопопуляций \times 2 морфологические формы \times 10 растений \times 1 корзинку \times 6 цветков = 720).

Оценка фертильности пыльцевых зерен

В лабораторных условиях при помощи стандартной ацетокарминовой методики определяли фертильность свежесобранной пыльцы [17, с. 234]. С этой целью пыльцевые зерна помещали на предметное стекло на поверхность капли ацетокармина и накрывали покровным стеклом. Препарат нагревали над спиртовкой 3–5 секунд. О фертильности пыльцевых зерен судили по их окраске: пыльцевые зерна темно-красного и бордового цвета относили к фертильным. Пыльцевые зерна с каждой корзинки анализировали в 10 полях зрения с помощью микроскопа Микмед 5 (АО «Ломо», Россия) при увеличении $\times 120$. Для определения эндогенной изменчивости пыльцевые зерна с каждой корзинки анализировали в пяти полях зрения. Всего было проанализировано 7200 полей зрения (n : (360 корзинок \times 10 полей зрения) + (720 цветков \times 5 полей зрения) = 7200).

Оценка размера фертильных пыльцевых зерен

Размеры пыльцевых зерен определяли на этих же препаратах с помощью окуляр-микрометра при увеличении микроскопа $\times 120$. В каждом поле зрения измеряли по четыре фертильных пыльцевых зерна (n : 10 полей зрения \times 4 пыльцевых зерна = 40 зерен/корз.). Объем проанализированного материала 16800 пыльцевых зерен (n : (4 пыльцевых зерна \times 10 полей зрения \times 3 корзинки \times 10 растений \times 2 морфологические формы \times 6 ценопопуляций) + (4 пыльце-

вых зерна \times 5 полей зрения \times 10 корзинок \times 2 морфологические формы \times 6 ценопопуляций) = 16800).

В качестве факторов, действующих на изменчивость показателей функционального состояния мужского гаметофита, рассматривали группу почв (агроземы/техноземы), техногенное загрязнение почвы тяжелыми металлами. Также оценивали различия между формами одуванчика в уровне эндогенной, индивидуальной и групповой изменчивости.

Для оценки изменчивости признаков был вычислен коэффициент вариации (C_v , %) и его ошибка (S_{C_v}). Характеристика изменчивости дана в соответствии с классификацией С.А. Мамаева [4, с. 34]. Варьирование считается слабым, если коэффициент вариации не превышает 10%, при среднем уровне варьирования коэффициент вариации составляет 11–25%, при сильном – более 25%.

Сравнение эндогенной и индивидуальной изменчивости исследуемых признаков у разных форм одуванчика, произрастающих в пределах одной ценопопуляции, проведено парным непараметрическим U -критерием Манна–Уитни; у одной и той же формы, произрастающей в градиенте техногенной трансформации почв, выполнено с использованием множественного H -критерия Краскела–Уоллиса. Сравнение коэффициентов вариации у двух форм одуванчика из одной ценопопуляции при анализе групповой изменчивости проведено t -критерием Стьюдента. Зависимость групповой изменчивости от токсической нагрузки на участках оценена критерием ранговой корреляции R_s -Спирмена. Статистический анализ данных выполнен в ПСП Statistica v. 10.0 (StatSoft, Inc., 2012).

Результаты исследований

Эндогенная изменчивость признаков мужского гаметофита

Под эндогенной изменчивостью мы понимаем различия в пыльцевых зернах у цветков, расположенных в пределах одного онтогенетического круга, на конкретном соцветии. Для исследуемых морфологических форм одуванчика, независимо от мест их произрастания, характерна средняя эндогенная изменчивость фертильности пыльцевых зерен. Об этом свидетельствуют коэффициенты вариации исследуемого признака (табл. 1). Не установлено статистически значимых различий по исследуемому признаку между *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme*, которые произрастают в одной ценопопуляции (табл. 1, U -критерий).

Таблица 1 – Эндогенная изменчивость параметров мужского гаметофита (C_v , %)

Форма одуванчика	Агроземы			Техноземы		
	Ф-1 $Z = 1,00$	Ф-2 $Z = 1,40$	Б-1 $Z = 3,33$	Б-2 $Z = 6,19$	И-1 $Z = 22,78$	И-2 $Z = 30,00$
фертильность пыльцевых зерен						
<i>f. dahlstedtii</i>	17,1 \pm 1,6	12,8 \pm 1,2	12,0 \pm 1,1	13,9 \pm 1,3	11,4 \pm 1,1	14,1 \pm 1,3
<i>f. pectinatiforme</i>	17,3 \pm 1,7	12,9 \pm 1,2	11,9 \pm 1,1	13,2 \pm 1,2	13,2 \pm 1,2	11,2 \pm 1,1
U	44,5	48,0	47,5	48,5	37,0	28,5
p	0,67	0,88	0,85	0,91	0,33	0,10
размеры пыльцевых зерен						
<i>f. dahlstedtii</i>	9,2 \pm 0,9	9,8 \pm 0,9	9,9 \pm 1,0	11,6 \pm 1,1	8,2 \pm 0,8	7,2 \pm 0,7
<i>f. pectinatiforme</i>	7,2 \pm 0,7	10,4 \pm 1,0	7,4 \pm 0,7	8,3 \pm 0,8	9,8 \pm 0,9	9,6 \pm 0,9
U	31,0	42,0	24,5	19,0	40,0	26,0
p	0,15	0,54	0,05	0,02	0,45	0,07

Примечание. Z – суммарная токсическая нагрузка, отн. ед.; M – средние значения коэффициента вариации, S_x – ошибка, полученная при объединении нескольких средних с их ошибками ($n = 10$); H_0 – различие между морфологическими формами *T. officinale* s.l. статистически не значимо при $p > 0,05$ ($n_1 = n_2 = 10$).

Повышение уровня почвенного загрязнения на агроземах приводит к снижению эндогенной изменчивости фертильности пыльцевых зерен у обеих форм одуванчика. На техноземах аналогичная реакция выражена только у *f. pectinatiforme*. В целом изменчивость исследуемого признака у растений обеих морфологических форм одуванчика на агроземах выше, чем на техноземах. Однако статистически значимых различий между сравниваемыми группами (агроземя/техноземя) не установлено у обеих морфологических форм одуванчика (*f. dahlstedtii*: $U = 408,5$; $p = 0,50$; *f. pectinatiforme*: $U = 402,5$; $p = 0,48$). При этом рассмотрение исследуемого признака во всем градиенте техногенной трансформации почв свидетельствует о значимом влиянии данного фактора, но только на эндогенную изменчивость фертильности пыльцевых зерен у *f. dahlstedtii* ($H(5, N = 60) = 11,4$; $p = 0,04$). Для *f. pectinatiforme* не установлено статистически значимых различий в эндогенной изменчивости фертильности пыльцевых зерен у растений с разных по уровню загрязнения почв участков ($H(5, N = 60) = 6,2$; $p = 0,30$).

Эндогенная изменчивость признака «размер фертильных пыльцевых зерен» низкая, независимо от формы одуванчика и зоны загрязнения (табл. 1). Различия между формами одуванчика установлены только в ценопопуляциях буферной зоны (участки Б-1 и Б-2). В целом данный вид изменчивости исследуемого признака у растений *f. dahlstedtii* на агроземах незначительно выше, чем на техноземах, у *f. pectinatiforme* картина обратная. Однако статистически значимых различий между сравниваемыми группами (агроземя / техноземя) не установлено у обеих морфологических форм одуванчика (*f. dahlstedtii*: $U = 396,0$; $p = 0,42$; *f. pectinatiforme*: $U = 364,0$; $p = 0,20$). Не установлено также влияния техногенной трансформации почвы на эндогенную изменчивость исследуемого признака (*f. dahlstedtii*: $H(5, N = 60) = 10,5$; $p = 0,06$; (*f. pectinatiforme*: $H(5, N = 60) = 8,0$; $p = 0,15$).

Индивидуальная изменчивость признаков мужского гаметофита

Под индивидуальной изменчивостью мы подразумеваем различия по исследуемым признакам между корзинками в пределах одного растения. Для исследуемых морфологических форм *T. officinale* не зависимо от мест их произрастания, в большинстве

случаев характерна средняя индивидуальная изменчивость фертильности пыльцевых зерен (табл. 2). Не установлено статистически значимых различий между *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* по исследуемому признаку (U -критерий). Исключение составляют растения, произрастающие в ценопопуляции участка Б-2. При этом коэффициенты вариации исследуемого признака на агроземах ниже у *f. dahlstedtii*, чем у второй формы одуванчика, а на техноземах – у *f. pectinatiforme*.

Повышение уровня почвенного загрязнения на агроземах приводит изначально к снижению индивидуальной изменчивости фертильности пыльцевых зерен, а затем к незначительному повышению исследуемого признака у обеих форм одуванчика. На техноземах аналогичная реакция выражена только у *f. dahlstedtii*. В целом индивидуальная изменчивость исследуемого признака у растений *f. dahlstedtii* на техноземах выше, чем на агроземах, у *f. pectinatiforme* картина обратная. Однако статически значимые различия между сравниваемыми группами (агроземя/техноземя) установлены только у *f. pectinatiforme* ($U = 317,0$; $p = 0,04$; *f. dahlstedtii*: $U = 356,0$; $p = 0,16$).

Сравнение индивидуальной изменчивости фертильности пыльцевых зерен у *f. dahlstedtii*, произрастающей в шести ценопопуляциях, H -критерием Краскела-Уоллеса не выявило статистически значимых различий ($H(5, N = 60) = 4,5$; $p = 0,5$). Аналогичные результаты получены у второй формы одуванчика ($H(5, N = 60) = 4,9$; $p = 0,4$).

Несмотря на то, что техногенная трансформация среды не оказывает статистически значимого влияния на исследуемый признак, представляло интерес определить долю растений с низкой индивидуальной изменчивостью фертильности пыльцы ($C_v < 11\%$) в каждой исследуемой ценопопуляции и зоне техногенной трансформации почвы (табл. 3).

В среднем доля растений с низкой индивидуальной изменчивостью признака у *f. dahlstedtii* из всех исследуемых ценопопуляций составляет 43,3% против 61,7% у *f. pectinatiforme*. Влияние техногенной трансформации среды проявляется в повышении доли растений *f. pectinatiforme* с низким уровнем изменчивости в ценопопуляциях буферной и импактной зон. У *f. dahlstedtii* картина обратная.

Таблица 2 – Индивидуальная изменчивость параметров мужского гаметофита (C_v , %)

Форма одуванчика	Агроземя			Техноземя		
	Ф-1	Ф-2	Б-1	Б-2	И-1	И-2
фертильность пыльцевых зерен						
<i>f. dahlstedtii</i>	12,0 ± 1,7	10,6 ± 1,6	11,5 ± 1,7	17,7 ± 2,7	11,4 ± 1,6	13,3 ± 1,9
<i>f. pectinatiforme</i>	13,7 ± 2,3	12,4 ± 1,8	12,9 ± 1,8	10,4 ± 1,7	9,8 ± 1,4	8,3 ± 1,4
U	46,0	40,0	43,0	21,0	39,0	28,0
p	0,8	0,4	0,6	0,03	0,4	0,1
размеры фертильных пыльцевых зерен						
<i>f. dahlstedtii</i>	8,0 ± 1,8	8,1 ± 1,2	10,9 ± 1,5	14,4 ± 2,0	7,4 ± 1,1	7,1 ± 1,2
<i>f. pectinatiforme</i>	12,7 ± 1,8	10,3 ± 1,4	11,0 ± 1,6	9,0 ± 1,3	7,6 ± 1,3	8,1 ± 1,2
U	34,0	31,0	44,0	42,0	40,0	42,0
p	0,23	0,15	0,45	0,54	0,75	0,54

Примечание. В таблице ($M \pm S_x$), где M – средние значения коэффициента вариации, S_x – ошибка, полученная при объединении нескольких средних с их ошибками ($n = 10$); H_0 – различие между морфологическими формами *T. officinale* s.l. статистически не значимо при $p > 0,05$ ($n_1 = n_2 = 10$).

Таблица 3 – Частота встречаемости растений с низкой индивидуальной изменчивостью исследуемых признаков, %

Форма одуванчика	Зона загрязнения		
	фоновая	буферная	импактная
фертильность пыльцевых зерен			
<i>f. dahlstedtii</i>	60,0	30,0	40,0
<i>f. pectinatiforme</i>	55,0	65,0	65,0
размер фертильных пыльцевых зерен			
<i>f. dahlstedtii</i>	50,0	60,0	55,0
<i>f. pectinatiforme</i>	50,0	70,0	70,0

Такими образом, установлена средняя индивидуальная изменчивость признака «фертильность пыльцевых зерен». Несмотря на то, что техногенная трансформация почвы не оказывает значимого влияния на исследуемый признак у обеих форм одуванчика, в условиях повышенного почвенного загрязнения тяжелыми металлами у *f. pectinatiforme* доля растений с низким уровнем индивидуальной изменчивости повышается, а у *f. dahlstedtii* снижается. В целом это приводит к тому, что у *f. pectinatiforme* доля особей с низким уровнем индивидуальной изменчивости больше, чем у *f. dahlstedtii*.

Индивидуальная изменчивость признака «размер фертильных пыльцевых зерен» характеризуется в большинстве случаев как низкая, независимо от формы одуванчика и зоны загрязнения (табл. 2). Не установлено статистически значимых различий по исследуемому признаку между *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme*, которые произрастают в пределах одной ценопопуляции (*U*-критерий). Также отсутствуют статистически значимые различия между данным видом изменчивости размеров фертильных зерен у обеих морфологических форм одуванчика, произрастающих на агроземах и техноземах (*f. dahlstedtii*: $U = 422,0$; $p = 0,67$; *f. pectinatiforme*: $U = 429,0$; $p = 0,75$). В целом техногенная трансформация почв оказывает статистически значимое влияние на данный вид изменчивости признака «размер фертильных пыльцевых зерен» только у *f. pectinatiforme* ($H(5, N = 60) = 12,1$; $p = 0,03$). У *f. dahlstedtii*, произрастающей в шести ценопопуляциях, сравнение индивидуальной изменчивости размеров фертильных пыльцевых зерен *H*-критерием Краскела-Уоллиса не выявило статистически значимых различий ($H(5, N = 60) = 7,6$; $p = 0,2$).

Аналогично фертильности пыльцы была определена доля растений с низкой индивидуальной изменчивостью признака ($C_v < 11\%$) (табл. 3). Различия между исследуемыми формами одуванчика по доле таких растений выражены слабо (*f. dahlstedtii* – 53%; *f. pectinatiforme* – 58%). Повышение доли растений с низкой индивидуальной изменчивостью признака «размер пыльцевых зерен» отмечено в ценопопуляциях буферной и импактной зоны у обеих морфологических форм одуванчика.

Такими образом, в большинстве случаев установлена низкая индивидуальная изменчивость размеров фертильных пыльцевых зерен, которая статистически значимо не различается у морфологических форм *T. officinale* s.l. и от условий техногенной трансформации почвы зависит только у *f. pectinatiforme*. При этом в ценопопуляциях буферной и импактной зоны у

обеих морфологических форм одуванчика отмечено повышение доли растений с низкой индивидуальной изменчивостью признака «размер пыльцевых зерен».

Групповая изменчивость признаков мужского гаметофита

Под групповой изменчивостью понимают различия целой группы особей в пределах одного вида [18, с. 178]. В нашем исследовании групповая изменчивость – это различия в пыльцевых зернах между растениями в пределах одной ценопопуляции.

Для исследуемых морфологических форм одуванчика в большинстве случаев характерна средняя групповая изменчивость фертильности пыльцевых зерен (табл. 4). Исключение составляет форма *f. pectinatiforme* из фоновой зоны. Не установлено статистически значимых различий между *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* по исследуемому признаку (*t*-критерий Стьюдента). Исключение составляют растения с участка Ф-2: у *f. dahlstedtii* выборка их этой ценопопуляции в два раза разнороднее, что обуславливает высокий коэффициент вариации, значимо отличающийся от такового у *f. pectinatiforme*.

Рост почвенного загрязнения приводит к повышению групповой изменчивости фертильности пыльцевых зерен у обеих форм одуванчика на агроземах и понижению на техноземах. Несмотря на то, что групповая изменчивость данного признака у растений обеих морфологических форм одуванчика на техноземах выше, чем на агроземах, влияние токсической нагрузки на групповую изменчивость этого признака статистически незначимо (*f. dahlstedtii*: $R_s = 0,52$, $N = 6$; $p = 0,29$; *f. pectinatiforme*: $R_s = 0,43$, $N = 6$; $p = 0,40$).

Таким образом, для признака «фертильность пыльцевых зерен» в большинстве случаев характерен средний уровень групповой изменчивости, которая слабо зависит от техногенной трансформации среды и практически не различается у морфологических форм *T. officinale* s.l. Несмотря на это, прослеживается тенденция повышения групповой изменчивости фертильности пыльцевых зерен у растений обеих форм *Taraxacum officinale* на техноземах.

Групповая изменчивость признака «размер фертильных пыльцевых зерен» у обеих морфологических форм одуванчика средняя и низкая (табл. 4). Различия между формами одуванчика установлены только в ценопопуляции участка Ф-1: у *f. pectinatiforme* выборка из этой ценопопуляции более разнородна, что обуславливает высокий коэффициент вариации, значимо отличающийся от такового у *f. dahlstedtii*.

Таблица 4 – Групповая изменчивость параметров мужского гаметофита (C_v , %)

Форма одуванчика	Агроземы			Техноземы		
	Ф-1	Ф-2	Б-1	Б-2	И-1	И-2
фертильность пыльцевых зерен						
<i>f. dahlstedtii</i>	12,3 ± 2,7	15,4 ± 3,5	15,4 ± 3,4	21,9 ± 4,9	14,7 ± 3,3	17,6 ± 3,9
<i>f. pectinatiforme</i>	6,3 ± 1,4	7,1 ± 1,6	15,3 ± 3,4	13,6 ± 3,0	12,8 ± 2,9	11,7 ± 2,6
<i>t</i>	2,0	2,2	0,02	1,4	0,4	1,3
<i>p</i>	> 0,05	< 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05
размеры пыльцевых зерен						
<i>f. dahlstedtii</i>	8,0 ± 1,8	14,6 ± 3,3	16,9 ± 3,8	13,6 ± 3,0	7,9 ± 1,8	9,7 ± 2,2
<i>f. pectinatiforme</i>	18,5 ± 4,1	12,2 ± 2,7	16,9 ± 3,8	7,3 ± 1,6	8,3 ± 1,9	10,9 ± 2,4
<i>t</i>	2,3	0,6	0	1,9	0,15	0,4
<i>p</i>	< 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05

Примечание. В таблице ($C_v \pm S_{C_v}$), где C_v – коэффициент вариации, S_{C_v} – ошибка коэффициента вариации ($n = 10$); t – t -критерий Стьюдента; различия между группами статистически значимы при $p < 0,05$; $n_1 = n_2 = 10$.

Повышение уровня почвенного загрязнения на агроземах приводит к повышению групповой изменчивости признака «размер фертильных пыльцевых зерен» у *f. dahlstedtii* и понижению у *f. pectinatiforme*. На техноземах картина обратная. В целом изменчивость исследуемого признака у растений обеих морфологических форм одуванчика на агроземах выше, чем на техноземах. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена как в случае *f. dahlstedtii*, так и *f. pectinatiforme* отрицательные, статистически незначимые (*f. dahlstedtii*: $R_s = -0,26$, $N = 6$; $p = 0,62$; *f. pectinatiforme*: $R_s = -0,71$, $N = 6$; $p = 0,11$).

Таким образом, в большинстве случаев установлена средняя групповая изменчивость размеров фертильных пыльцевых зерен, которая слабо зависит от техногенной трансформации среды и практически не различается у морфологических форм *T. officinale* s.l. В целом групповая изменчивость признака «размер пыльцевых зерен» на агроземах и техноземах имеет тенденцию противоположную признаку «фертильность пыльцевых зерен».

Обсуждение результатов

В ходе исследования установлено, что эндогенная изменчивость признаков фертильность и размер фертильных пыльцевых зерен средняя и низкая. Данный вид изменчивости этих признаков статистически значимо не различается у исследуемых форм одуванчика. Исключение составляет изменчивость размеров пыльцевых зерен у растений из ценопопуляций буферной зоны. Несмотря на то, что эндогенная изменчивость исследуемых признаков у обеих форм одуванчика выше на агроземах, чем на техноземах, в целом техногенная трансформация среды не оказывает на нее статистически значимого влияния. Это объясняется тем, что в основе эндогенной изменчивости лежат генетически запрограммированные особенности роста и развития растительного организма [19, с. 47–51]. Этим определяется норма реакции, которая выражается в вариабельности тех или иных признаков. В природе встречаются генотипы как с узкой, так и с широкой нормой реакции параметров вегетативных и генеративных органов [19, с. 47–51; 20, с. 18–20; 21, с. 543–564]. Следовательно, уровень эндогенной изменчивости определяется индивидуальными особенностями растительных организмов и менее зависим от внешних факторов.

В основе индивидуальной изменчивости лежит варьирование признаков в пределах одного растения, обусловленное не только генетическими различиями, но и гетерогенностью окружающей среды [22, с. 23–25]. Индивидуальная изменчивость признака размер фертильных пыльцевых зерен не различается у исследуемых форм одуванчика и не зависит от техногенной трансформации почвы. Напротив, у признака фертильность пыльцевых зерен данная форма изменчивости различается у морфологических форм одуванчика из ценопопуляции Б-2: у *f. dahlstedtii* выборка более разнородна, что обуславливает высокий коэффициент вариации, значимо отличающийся от такового у *f. pectinatiforme*.

Техногенная трансформация среды не оказывает статистически значимого влияния на индивидуальную изменчивость признака фертильность пыльцевых зерен, при этом доля растений с низкой индивидуальной изменчивостью этого признака у *f. pectinatiforme* из всех исследуемых ценопопуляций выше, чем у *f. dahlstedtii*. Влияние техногенной трансформации среды проявляется в повышении доли растений с низким уровнем изменчивости в ценопопуляциях буферной и импактной зон у *f. pectinatiforme* и в понижении у *f. dahlstedtii*. Доля растений с низкой индивидуальной изменчивостью признака «размер пыльцевых зерен» повышается в ценопопуляциях буферной и импактной зоны у обеих морфологических форм одуванчика. Различия между исследуемыми формами одуванчика по доле таких растений выражены слабо (*f. dahlstedtii* – 53%; *f. pectinatiforme* – 58%). С точки зрения А.Ю. Мокина [23, с. 8–9] и В.А. Лудилова [24, с. 157], в неблагоприятных условиях среды происходит стабилизация признаков генеративной сферы растительного организма, которые защищены всей системой генетической устойчивости. Это обуславливает их низкую изменчивость. Стрессовый фактор может приводить к избыточной активации метаболизма растительного организма, следствием чего является повышение общих адаптивных механизмов неспецифической устойчивости [25, с. 83–93; 26, с. 296–305; 27, с. 53–61; 28, с. 145–149]. Проведенные исследования Г.В. Воробьева с соавт. [29, с. 95] показывают, что для *f. dahlstedtii* характерен более высокий уровень метаболизма, по сравнению с *f. pectinatiforme*. Большее количество

энергии, получаемое и расходуемое растениями *f. dahlstedtii* на жизнедеятельность, позволяет этим растениям эффективнее адаптироваться к сильному загрязнению. Исходя из выше изложенного, индивидуальная изменчивость фертильности и размеров фертильных пыльцевых зерен должна быть ниже у *f. dahlstedtii*, чем у *f. pectinatiforme*. Однако результаты наших исследований показывают обратное. Более стабильны исследуемые признаки у *f. pectinatiforme*. Возможно, кроме активации метаболизма, у этой формы одуванчика существуют другие неспецифические механизмы, защищающие генеративную сферу, отражением которых выступает высокая доля растений с низкой индивидуальной изменчивостью признаков фертильность пыльцы и размеры фертильных пыльцевых зерен. Ранее нами было показано, что исследуемые морфологические формы одуванчика различаются накопительными особенностями тяжелых металлов, в частности коэффициентами биологического накопления и перехода [30, с. 376–382; 31, с. 10–13; 32, с. 565–568]. Была выявлена внутривидовая дифференциация в накоплении меди, цинка, свинца и кадмия двумя формами одуванчика. Так, *f. dahlstedtii* препятствует проникновению ионов тяжелых металлов (например, меди) в подземные органы, но у нее осуществляется более активный ионный транспорт в надземную часть по сравнению с *f. pectinatiforme*. *T. officinale f. pectinatiforme* накапливает в корнях меди в 2 раза больше, чем *f. dahlstedtii*. Однако у этой формы активнее работает барьер, расположенный на границе корень-побег (например, эндодерма, регулирующая поступление ионов в ксилему). Последнее препятствует передвижению ионов меди в другие части растения. В исследовании Е.А. Мазной и И.В. Лянгузовой [33, с. 135] показана закономерность распределения тяжелых металлов по органам *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в убывающем ряду: корень > стебель > лист > цветок, что подтверждает гипотезу о существовании барьеров на пути миграции тяжелых металлов из почвы в репродуктивные органы растения и обуславливает низкую вариабельность признаков генеративной сферы.

Снижение эндогенной и индивидуальной изменчивости исследуемых признаков у двух форм одуванчика при росте почвенного загрязнения, как во всем градиенте техногенной трансформации почвы, так и в пределах агроземов и техноземов, может быть следствием их онтогенетических стратегий. Для *f. dahlstedtii* характерна защитная онтогенетическая стратегия (с увеличением стресса наблюдается усиление морфологической интеграции), для *f. pectinatiforme* – комбинированная стрессово-защитная с чередованием стрессовой и защитной компонент [13, с. 16]. Защитная компонента характеризует адаптационные изменения, направленные на компенсацию негативных экологических и ценогенетических воздействий. Стратегия защиты характеризует устойчивость растительного организма к неблагоприятным условиям внешней среды, при этом организм сохраняет свою целостность [34, с. 87–89].

Из двух анализируемых признаков размер фертильных пыльцевых зерен в меньшей степени зависит от условий окружающей среды и является более стабильным, чем их фертильность. Этот вывод со-

гласуется с результатами исследований С.А. Мамаева [4, с. 170], И.Н. Третьяковой и Н.Е. Носковой [3, с. 26–33], М.В. Сурсо [35, с. 23–25]. С точки зрения авторов признак размер пыльцевого зерна стабилен и отличается наименьшей изменчивостью, по сравнению с другими параметрами генеративной сферы растений, такими как жизнеспособность, фертильность, форма пыльцевого зерна и др.

Несмотря на то, что большинство исследователей рассматривают снижение изменчивости в случае превышения защитного потенциала какого-либо изменяющегося признака в качестве показателя низкой устойчивости природных популяций живых организмов [36, с. 173; 37, с. 23–25; 38, с. 448; 39, с. 156–158; 40, с. 3667], ряд авторов констатируют тот факт, что низкая степень изменчивости – это показатель высокой адаптированности организмов к неблагоприятным условиям среды [41, с. 43; 42, с. 122; 43, с. 256; 44, с. 56–58; 45, с. 427; 46, с. 187–189]. Следовательно, низкая степень изменчивости может быть причиной устойчивости признака к действию неблагоприятных условий среды и обусловлена генотипическими особенностями растительного организма [47, с. 102].

Выводы

1. Для *f. dahlstedtii* и *f. pectinatiforme* признак «фертильность пыльцевых зерен» имеет среднюю эндогенную, индивидуальную и групповую изменчивость; «размер пыльцевых зерен» характеризуется низкой эндогенной и индивидуальной изменчивостью. Групповая изменчивость для этого признака низкая и средняя.

2. Эндогенная изменчивость фертильности пыльцевых зерен у обеих форм одуванчика на техноземах ниже, чем на агроземах, и снижается при повышении уровня почвенного загрязнения на агрогенно преобразованных территориях. На техноземах аналогичная реакция характерна только для *f. pectinatiforme*. Статистически значимое влияние техногенной трансформации почв на эндогенную изменчивость фертильности пыльцевых зерен показано только для *f. dahlstedtii*.

3. Индивидуальная изменчивость признаков «фертильность пыльцевых зерен» и «размер фертильных пыльцевых зерен» на агроземах ниже у *f. dahlstedtii*, а на техноземах – у *f. pectinatiforme*. Доля растений с низкой ($C_v < 11\%$) индивидуальной изменчивостью фертильности пыльцевых зерен у *f. dahlstedtii* из всех исследуемых ценопопуляций составляет 43,3%, у *f. pectinatiforme* – 61,7%. Влияние техногенной трансформации среды проявляется в повышении доли растений *f. pectinatiforme* с низким уровнем изменчивости исследуемых признаков. У *f. dahlstedtii* обратная картина характерна только для фертильности пыльцы.

4. Групповая изменчивость фертильности пыльцевых зерен как на агроземах, так и на техноземах выше у *f. dahlstedtii*. У обеих форм одуванчика с ростом почвенного загрязнения на агроземах этот показатель повышается, на техноземах – снижается. Групповая изменчивость признака «размер фертильных пыльцевых зерен» у растений обеих морфологических форм одуванчика на техноземах ниже, чем на агроземах, для признака фертильность пыльцевых зерен картина обратная.

Список литературы:

1. Звягина А.С. Показатель фертильности мужского гаметофита как критерий в биотестировании влияния гербицидов на репродуктивную систему озимой мягкой пшеницы // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2014. № 4 (98). С. 675–685.
2. Осколков В.А., Воронин В.И. Репродуктивный процесс сосны обыкновенной в Верхнем Приангарье при техногенном загрязнении. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2003. 140 с.
3. Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.
4. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.
5. Мамаев С.А., Махнев А.К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 3. С. 3–10.
6. Волков И.В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16, 03.00.05. Новосибирск, 2008. 35 с.
7. Артамонова В.С., Еремченко О.З. Адаптивные признаки *Chlorococcum beyrinckii* и *Bacillus mycoides* Flugge в городских почвах // Вестник Пермского университета. Биология. 2015. Вып. 2. С. 158–166.
8. Легощина О.М. Адаптивные реакции и фитоиндикационная способность древесных растений в условиях техногенного загрязнения: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Кемерово, 2018. 144 с.
9. Луговская А.Ю. Некоторые аспекты изучения морфо-биологической изменчивости растений в зависимости от антропогенной нагрузки: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Новосибирск, 2020. 19 с.
10. Глотов Н.В., Семериков Л.Ф., Верещагин А.А. Естественно-историческое и популяционное исследование скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) на Северо-Западном Кавказе // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36, № 4. С. 537–554.
11. Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный: Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области / под ред. В.Н. Павлова и др. М., 1990. С. 210–269.
12. Флора европейской части СССР / отв. ред. Н.Н. Цвелев. Л.: Наука, 1989. Т. 8. 412 с.
13. Жуйкова Т.В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16, 03.00.05. Екатеринбург, 2009. 40 с.
14. Global Environmental Monitoring System (GEMS) SCOPE Report 3. Canada, 1973. 74 p.
15. Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю., Безель В.С., Гордеева В.А. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163–172.
16. Ившина И.Б., Костина Л.В., Каменских Т.Н., Жуйкова В.А., Жуйкова Т.В., Безель В.С. Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами // Экология. 2014. № 2. С. 83–90.
17. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
18. Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Изд. 5-е. М.: Наука, 1978. 238 с.
19. Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение. 2007. № 2. С. 47–51.
20. Тарханов С.Н. Состояние лесных экосистем в условиях атмосферного загрязнения на Европейском Севере: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Сыктывкар, 2011. 38 с.
21. Тарханов С.Н. Внутривидовая изменчивость биохимических признаков и поврежденность форм *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в стрессовых условиях северной тайги // Растительные ресурсы. 2016. № 52 (4). С. 543–564.
22. Рогозин М.В. Изменение параметров ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. и *Picea × fennica* (Regel) Kom. в онтогенезе при искусственном и естественном отборе: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01. Пермь, 2013. 47 с.
23. Мокин А.Ю. Критерии устойчивости нелокальных разностных схем: автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук: 01.01.07. М., 2009. 14 с.
24. Лудилов В.А. Семеноведение овощных и бахчевых культур. М.: Росинформагротех, 2005. 391 с.
25. Ishikama M., Robertson A.J., Gusta L. Comparison of viability tests for assessing cross-adaptation to freezing, heat salt stress induced by abscisic in bromegrass (*Bromus inermis* Leyss) suspension culture cells // Plant Science. 1995. Vol. 107. P. 83–93.
26. Hughes M.A., Dunn M.A. The molecular biology of plant acclimation to low temperature // Journal of Experimental Botany. 1996. Vol. 47. P. 296–305.
27. Franco E., Alessandrelli S., Masojidek J. Modulation of D1 protein turnover under cadmium and heat stress monitored by [³⁵S] methionine incorporation // Plant Science. 1999. Vol. 144. P. 53–61.
28. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
29. Воробьев Г.В., Алябьев А.Ю., Огородникова Т.И., Хамидуллин А.Ф., Воробьев В.Н. Адаптивные возможности одуванчика лекарственного в условиях загрязнения атмосферы автомобильным транспортом // Экология. 2014. № 2. С. 91–96.
30. Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.
31. Жуйкова Т.В. Ценопопуляции *Taraxacum officinale* s.l. в условиях токсического загрязнения среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 26 с.
32. Позолотина В.Н., Безель В.С., Жуйкова Т.В. Механизмы адаптации к техногенному стрессу в ценопопуляциях растений (*Taraxacum officinale* s.l.) // Доклады академии наук. 2000. Т. 371, № 4. С. 565–568.
33. Мазная Е.А., Лянгузова И.В. Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. СПб.: ВВМ, 2010. 195 с.
34. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань, 1989. 147 с.
35. Сурсо М.В. Репродуктивная биология и полиморфизм хвойных видов (семейства Pinaceae Lindl., Cupressaceae Rich. ex Bartl.): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01. Архангельск, 2013. 43 с.
36. Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев: дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 231 с.
37. Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С. Стресс у растений (биофизический подход). М.: Изд-во Московского ун-та, 1993. 144 с.

38. 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.
39. Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
40. Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. Экспресс-выпуск 1072. С. 3659–3673.
41. Симинел В.Д., Кильчевская О.С. Особенности биологии цветения; опыления и оплодотворения тритикале / отв. ред. Ф.Г. Кириченко. Кишинев: Штиинца, 1984. 152 с.
42. Авров Ф.Д. Экология и селекция лиственницы // Проблемы региональной экологии. Вып. 7. Томск: Спектр, 1996. 213 с.
43. Титов С.В., Кузьмин А.А., Шмыров А.А. Репродуктивная стратегия как фактор межвидовой гибридизации и изоляции симпатрических видов сусликов // Современные проблемы биологической эволюции (к 100-летию Дарвиновского музея): мат-лы конф. М.: ГДМ., 2007. С. 255–257.
44. Чернодубов А.И. Сосна обыкновенная в островных борах Восточно-Европейской равнины (история – генетика – экология – география). Воронеж: Воронежская гос. лесотехническая акад., 2009. 156 с.
45. Машкина О.С., Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н., Буторина А.К. Самофертильность у сосны обыкновенной как один из механизмов ее устойчивости к химическим мутагенам // Экология. 2009. № 4. С. 423–428.
46. Чекуленева Ю.В. Изучение индивидуальной изменчивости хвойных интродуцентов для мониторинга в городской среде: дис. ... канд. с/х. наук: 06.03.01. Воронеж, 2011. 227 с.
47. Хлебцова Л.П., Ерещенко Л.П. Ритмы суточной митотической активности у березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях Алтайского края // Известия Алтайского государственного университета. 2014. № 3/1. С. 100–104.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Жуйкова Татьяна Валерьевна, доктор биологических наук, доцент, декан факультета естествознания, математики и информатики; Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета (г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация). E-mail: hbfnt@rambler.ru.</p> <p>Коваленко Анна Андреевна, студент факультета естествознания, математики и информатики; Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета (г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация). E-mail: aak.bio.chim@mail.ru.</p> <p>Мезина Анна Владимировна, магистрант кафедры естественных наук и физико-математического образования; Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета (г. Нижний Тагил, Свердловская область, Российская Федерация). E-mail: krivosheevaanna1997@gmail.com.</p>	<p>Zhuikova Tatyana Valerievna, doctor of biological sciences, associate professor, dean of Faculty of Natural Sciences, Mathematics and Computer Science; Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (Branch) of Russian State Vocational Pedagogical University (Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation). E-mail: hbfnt@rambler.ru.</p> <p>Kovalenko Anna Andreevna, student of the Faculty of Natural Science, Mathematics and Computer Science; Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (Branch) of Russian State Vocational Pedagogical University (Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation). E-mail: aak.bio.chim@mail.ru.</p> <p>Mezina Anna Vladimirovna, master student of Natural Sciences and Physical and Mathematical Education Department; Nizhny Tagil State Social and Pedagogical Institute (Branch) of Russian State Vocational Pedagogical University (Nizhny Tagil, Sverdlovsk Region, Russian Federation). E-mail: krivosheevaanna1997@gmail.com.</p>

Для цитирования:

Жуйкова Т.В., Коваленко А.А., Мезина А.В. Изменчивость признаков мужского гаметофита морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. в условиях техногенной трансформации почвы // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 2. С. 31–39. DOI: 10.17816/snv2021102104.