

УДК 574.24+[57.044+58.08]

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТАЛЛОУСТОЙЧИВОСТИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *TARAXACUM OFFICINALE* WIGG. S.L.: АНАЛИЗ НА ОСНОВЕ ЗАВИСИМОСТЕЙ “ДОЗА–ЭФФЕКТ”

© 2019 г. В. С. Безель^{а, *, **}, Т. В. Жуйкова^{б, **}, О. В. Дуля^а, Н. С. Балыбердина^б

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бНижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО

“Российский государственный профессионально-педагогический университет”,

Россия 622031 Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57

*e-mail: bezel@ipae.uran.ru

**e-mail: hbfnt@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.08.2018 г.

После доработки 27.11.2018 г.

Принята к публикации 05.12.2018 г.

На основе анализа зависимостей “доза–эффект” при воздействии широкого диапазона концентраций сульфата меди по корневому тесту оценена металлоустойчивость семенного потомства двух морфологических форм *Taraxacum officinale* Wigg. s.l., произрастающих в фоновых условиях и при техногенной трансформации среды (промышленные отвалы). Поскольку на исследованных участках ранее были установлены различия в обилии и соотношении в ценопопуляциях этих форм, а также в уровнях накопления ими меди, то предполагалось, что они различаются и по металлоустойчивости семенного потомства. Показано, что средние значения эффективных концентраций сульфата меди, угнетающих рост корня проростков на 10, 50 и 90%, не различались между исследуемыми участками и морфологическими формами одуванчика.

Ключевые слова: *Taraxacum officinale*, металлоустойчивость, промышленное загрязнение, корневой тест

DOI: 10.1134/S036705971904005X

Способность растительных популяций поддерживать численность при загрязнении среды тяжелыми металлами (ТМ) широко известна [1–4 и др.]. Несмотря на то, что продолжительность функционирования промышленных предприятий как источников загрязнения среды пренебрежимо мала по сравнению с эволюционными масштабами времени, результаты исследований этой проблемы свидетельствуют об адаптации растений к антропогенной трансформации среды обитания [5, 6]. Такая адаптация основана на снижении проницаемости корневого барьера при поступлении токсикантов в растительный организм [7, 8], увеличении фертильности, плодовитости и др. Многие работы [9–11] посвящены поиску различий между фоновыми и металлоустойчивыми популяциями и проверке гипотезы о том, что загрязнение может приводить к морфологической или физиологической дифференциации за счет репродуктивной изоляции, эффекта основателя или отбора. Однако мало работ, в которых сравнивают пути адаптации внутривидовых форм [10, 14], что свидетельствовало бы о возможных микроэ-

волюционных процессах в ценопопуляциях при экстремальных условиях среды.

Более 20 лет мы исследуем ценопопуляции *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. на техногенно трансформированных территориях. Возникает вопрос, что лежит в основе их длительного функционирования, которое проявляется в стабильности таких популяционных параметров, как численность, плотность и возрастной состав? Возможно, имеет место определенная коррекция физиологических параметров, связанных с устойчивостью к избытку ТМ и отбор по признаку металлоустойчивости.

Цель настоящей работы – на основе анализа зависимостей “доза–эффект” выявить различия между морфологическими формами и ценопопуляциями одуванчика по реакции на концентрации сульфата меди, угнетающие рост корня на 10, 50 и 90% (ЕС_х). Обсуждаются две гипотезы: 1) в градиенте техногенной трансформации происходит увеличение металлоустойчивости (т.е. увеличение ЕС_х); 2) металлоустойчивость различается между морфологическими формами *T. officinale*. Вторая гипотеза основана на том, что соотношение численности форм одуванчика в пределах ис-

следуемых ценопопуляций различается между техногенно трансформированными и фоновыми местообитаниями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В качестве модельного вида рассмотрен одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg. s.l.), семейство Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke). По типу полового размножения — факультативный апомикт, триплоид [15]. Как рудеральный вид имеет высокую семенную продуктивность и жизнеспособность потомства. Исследуемые ценопопуляции представлены двумя морфологическими формами: одуванчиками Дальшtedта (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil.) и гробенчатovidным (*T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.).

Характеристика участков исследования. Семенной материал собран в зоне аэрогенных выбросов предприятий черной металлургии г. Нижний Тагил (Средний Урал). Ценопопуляции произрастают на участках, представляющих градиент техногенной трансформации и различающихся рядом физико-химических параметров почв, в том числе содержанием подвижных форм ТМ [16]. Химический состав почв изучен в соответствии с аттестованными методами анализа в аккредитованной лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН (Аттестат аккредитации № РОСС RU. 0001.515630). На основе концентраций тяжелых металлов в почвах и расчетного индекса загрязнения (суммарного коэффициента концентрации Z , выраженного в относительных к фоновым значениям единицах) были выделены зоны техногенной нагрузки с расположенными в их пределах участками исследования: фоновая (уч. **Ф**: $Z = 1.0$ отн. ед.), буферная (уч. **Б**: $Z = 6.2$ отн. ед.) и импактная (уч. **И**: $Z = 22.8$ отн. ед.). Названия зон даны в соответствии с номенклатурой ЮНЕП [17].

По ландшафтным и почвенным условиям участок **Ф** относится к агроземам, расположен в агроландшафтах с агродерново-подзолистыми почвами (залежь возрастом более 20 лет), характеризуется средним плодородием и насыщенностью основаниями, низкой и средней обеспеченностью подвижными соединениями фосфора и калия, содержание легкогидролизуемого азота в агроземах среднее и низкое. Техноземы (участки **Б**, **И**) расположены в техногенных ландшафтах (на промышленных отвалах возрастом более 45 лет). Это молодые почвы, формируемые по буроземному и литоземному типам, обладают более высоким плодородием. Насыщенность почв основаниями высокая, в обменном комплексе преобладает кальций. Обеспеченность обменными формами фосфора и калия высокая и очень высокая, обеспеченность азотом при слаборазвитой дернине низкая, при наличии дернины — высокая. Подробная характеристика ландшафтов, агрохимических свойств почв

и грунтов исследованных участков, а также содержание тяжелых металлов в почве опубликованы ранее [16].

Синтаксономическая характеристика сообществ: **Ф** — безранговое сообщество *Elytrigia repens* [*Stellarietea mediae/Molinio-Arrhenatheretea*]; **Б** — безранговое сообщество *Trifolium pratense-Festuca pratensis* [*Arrhenatheretalia*]; **И** — безранговое сообщество *Tussilago farfara-Calamagrostis arundinacea* [*Dauco-Melilotion/Agropyron repentis*]. Травяные сообщества являются серийными, развивающимися на залежах и отвалах. Видовое богатство (шт.) сообществ: **Ф** — 25, **Б** — 47, **И** — 42. Суммарное проективное покрытие (%) видов: **Ф** — 103.1, **Б** — 148.4, **И** — 82.9. По флористическому составу сообщество участка **Б** относится к луговой стадии, сообщества **И** относятся к злаковой стадии сукцессии. Различия в видовом богатстве и покрытии сообществ исследуемых участков, видимо, связаны не только с сукцессионным возрастом, но и неблагоприятными эдафическими условиями участка **И**. Таким образом, исследованные ценопопуляции произрастают на территориях, различающихся по эдафическим и фитоценотическим условиям.

Оценка металлоустойчивости. Семена собраны в июне 2015 г. с 20 растений (потомство одного растения — семья) каждой морфологической формы одуванчика, произрастающих в пределах исследуемых ценопопуляций (всего 120 растений). Проращивание семян выполнено по простейшему латентного периода в рулонной культуре [18] с 8-го месяца после сбора семян. Опыты проводили в емкостях (50 мл) с растворами сульфата меди при температуре 22–24°C и освещении лампами дневного света в течение 12 ч.

Из-за большого объема работа разделена на два эксперимента (март и май 2016 г.): в первом участвовало 5 семей каждой формы и ценопопуляции (всего 30) — при этом каждый вариант воздействия (семья × концентрация сульфата меди) представлен одной емкостью с 40 сеянками; во втором — по пять семей каждой формы и ценопопуляции (всего 30). Каждый вариант представлен тремя емкостями с 15 сеянками. Девять семей включены в оба эксперимента (для оценки возможной систематической ошибки).

В качестве контрольного раствора использовали 5×10^{-4} М $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + 1 \times 10^{-3}$ М KCl , на котором все потомство культивировали первые семь дней, после чего измеряли максимальную длину корня. Затем все растения переносили на контрольный и опытные растворы. Опытные растворы готовили с добавлением CuSO_4 в концентрациях: 0.08; 0.10; 0.13; 0.18; 0.26; 0.31; 0.34; 0.45; 0.51 мг/л. После 10 дней культивирования у каждого проростка была измерена максимальная длина корня. В качестве результирующего параметра при-

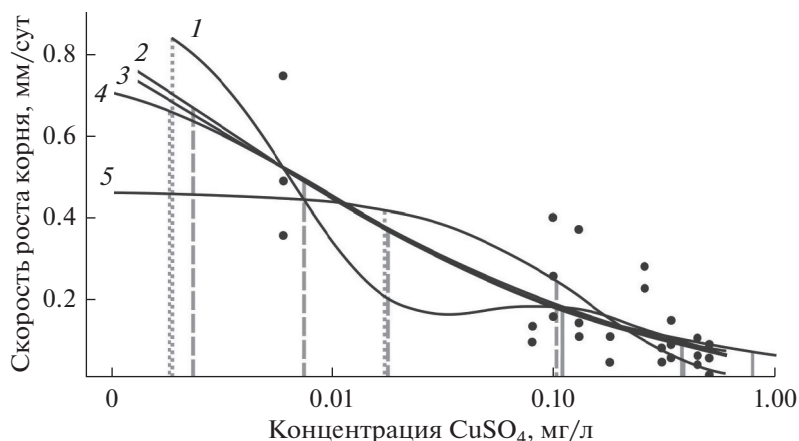


Рис. 1. Пример зависимости “рост корня—концентрация сульфата меди” и ее аппроксимация моделями (1 — Цедергрин-Рица-Штрайбига, 2 — линейная, 3 — Вейбулла I, 4 — Вейбулла II, 5 — экспоненциального затухания) для одной из семей *T. officinale*. На ось X спроецированы EC_{10} (пунктирная линия), EC_{50} (штриховая линия) и EC_{90} (сплошная линия), полученные с помощью разных моделей.

нут прирост корня за 10 дней. Всего было исследовано 12539 проростков.

Статистический анализ выполнен в ПО R v.3.2.3. Поскольку любая математическая модель — это приближение реального биологического процесса, то один и тот же массив данных может быть одинаково хорошо аппроксимирован разными моделями, каждая из которых способна описывать разные участки диапазона концентраций токсиканта. Вследствие этого стандартом в современной токсикологии стал мультимодельный подход, в котором используют несколько конкурирующих моделей, строго оценивая их соответствие исходным данным, например с помощью информационного критерия Акаике (AIC). На основе токсикометрических параметров, рассчитанных с помощью каждой модели, определяли среднее значение этих параметров с учетом доброкачественности (*goodness*) каждой из них. Использование только одной модели для описания разных массивов данных может быть ошибочным, поскольку форма зависимости “доза—эффект”, как правило, индивидуальна.

В нашем случае зависимость прироста корня от концентрации сульфата меди для каждой семьи аппроксимировали следующими функциями: модели Вейбулла с разными формами асимметрии, лог-нормальная модель, модели Цедергрин-Рица-Штрайбига, модель Брэйна-Козенса и модель экспоненциального затухания [19] с использованием пакета *drc* v.2.2-1 [20]. Нижний предел прироста корня приравняли нулю. Соответствие каждой модели исходным данным оценивали с помощью информационного критерия AIC , который трансформирован в AIC -вес, интерпретируемый как вероятность того, что модель лучшая из всего набора исследованных [21].

По результатам моделирования в список лучших для 42 семей вошли частные случаи модели Цедергрин-Рица-Штрайбига, модель экспоненциального затухания, а также модели Вейбулла с разными формами асимметрии. Для семи семей успешная аппроксимация зависимости была возможна только с помощью линейной модели.

На основе каждой из моделей для семьи рассчитывали EC_{10} , EC_{50} и EC_{90} (пример на рис. 1), затем их усредняли для отдельной семьи с учетом AIC -весов использованных моделей. Поскольку в каждую выборку EC_x вошло 9–10 семей, что недостаточно для использования параметрических методов анализа, то EC_x разных форм и ценопопуляций одуванчика сравнивали с помощью теста Манна-Уитни с контролем вероятности ложных отклонений FDR при множественных проверках гипотез.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стабильное существование *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. на исследуемых участках свидетельствует о его достаточной семенной продуктивности во всех ценопопуляциях, позволяющей поддерживать необходимое обилие вида. Средняя многолетняя плотность особей этого вида, оцененная по количеству особей на 0.25 м^2 , в ценопопуляциях варьирует: **Ф** — от 14.22 ± 1.87 до 44.67 ± 5.77 ; **Б** — от 13.67 ± 1.94 до 85.89 ± 17.1 ; **И** — от 11.44 ± 2.88 до 56.78 ± 4.52 . Независимо от уровня загрязнения на протяжении длительного периода (11 лет наблюдений) ценопопуляции характеризуются как молодые нормальные [22]. Циклические изменения возрастного состава, как правило, не сопровождаются переходом ценопопуляций из одного класса в другой и носят характер осцилляций.

Таблица 1. Содержание меди в почве и органах *T. officinale* f. *dahlstedtii* (1) и f. *pectinatiforme* (2), мкг/г

Форма	Участок		
	фоновый	буферный	импактный
	57°57'50" с.ш., 60°15'11" в.д.	57°58'13" с.ш., 59°58'35" в.д.	57°54'14" с.ш., 59°54'41" в.д.
Почва, мкг/г			
Cu ²⁺	12.6 ± 0.9	101.6 ± 11.13	951.49 ± 236.10
Корни (n = 20)			
1	20.04 ± 1.86	29.54 ± 0.64	95.02 ± 6.25
2	15.23 ± 1.41	25.11 ± 0.54	190.04 ± 2.80
Листья (n = 20)			
1	13.2 ± 1.71 (0.65)	11.3 ± 1.41 (0.38)	46.34 ± 1.43 (0.49)
2	11.3 ± 2.62 (0.74)	10.9 ± 3.14 (0.43)	83.62 ± 1.23 (0.44)
Семянки (n = 10)			
1	20.66 ± 0.67	—	20.65 ± 1.45
2	20.12 ± 1.19	—	20.44 ± 1.11

Примечание. Приведены средние значения и стандартные ошибки среднего арифметического концентрации металлов в почве и органах *T. officinale*; в скобках — коэффициенты перехода; n — число проанализированных проб у каждой морфологической формы одуванчика в пределах участка.

Лишь в некоторые годы отмечены флуктуационные колебания возрастного состава, приводящие к переходу ценопопуляций из класса молодых в класс зреющих. Стабильное преобладание молодых онтогенетических групп и сохранение онтогенетических спектров, близких к базовому, независимо от уровня техногенной трансформации почв свидетельствует о высокой устойчивости онтогенетической структуры ценопопуляций как к разным эдафическим условиям, так и погодным факторам.

В структуре всех ценопопуляций более многочисленна форма *T. off. f. dahlstedtii*. В градиенте изменения качества среды происходит уменьшение ее доли: **Ф** — 84.3 ± 1.2%; **Б** — 70.7 ± 3.0%; **И** — 62.5 ± 3.7%. Морфологические формы различаются по уровням накопления ТМ, в т.ч. меди (табл. 1). Хотя концентрации ионов меди в подземных и надземных органах *T. officinale* и не максимальны для данного вида, но сопоставимы с концентрациями в растениях из местообитаний, загрязненных выбросами автотранспорта [23, 24; и др.], а также сталелитейного и коксохимического заводов [25]. При изучении внутривидовой дифференциации растений по накопительным особенностям установлено, что при низких концентрациях меди в почве (0–100 мкг/г) ее содержание в корнях у исследуемых форм одуванчика статистически значимо не различается. При высоком содержании меди в почве (более 100 мкг/г) данный показатель значимо выше у f. *pectinatiforme* ($p < 0.05$) как в корнях, так и в листьях.

Различия в накоплении ТМ растениями в градиенте техногенно трансформированной среды

отражают реакцию популяционной системы в целом на изменение качества среды обитания. Поскольку исследуемые территории различаются по уровню ТМ в почвах, то остается открытым вопрос существует ли отбор семян по металлорезистентности?

Ранее (1997–1998 гг.) в той же Притагильской зоне на аналогичных участках с различным уровнем загрязнения почв ТМ были исследованы показатели жизнеспособности и металлоустойчивости семенного потомства *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. [26]. Методом корневого теста в рулонной культуре при одной, подобранной в предварительном эксперименте дозе CuSO₄ (100 мг/л) в водном растворе были обнаружены статистически значимые различия в длине корней проростков у морфологических форм этого вида, произрастающих в градиенте загрязнения почв металлами. Однако более корректная оценка металлоустойчивости растений возможна при экспериментальном исследовании зависимости “доза–эффект” методом корневого теста проростков при широком диапазоне концентраций металлов [6, 27, 28]. Данный метод позволяет оценить гетерогенность семенного потомства по доле металлорезистентных семян в потомстве.

На примере 9 семей показано отсутствие систематической ошибки оценок эффективных концентраций, которая могла быть вызвана возможными отличиями между условиями разных экспериментов (непараметрический критерий знаков: $Z = 0.76$; $p = 0.44$). С увеличением концентрации сульфата меди, вплоть до максимальной, число выживших проростков не изменялось.

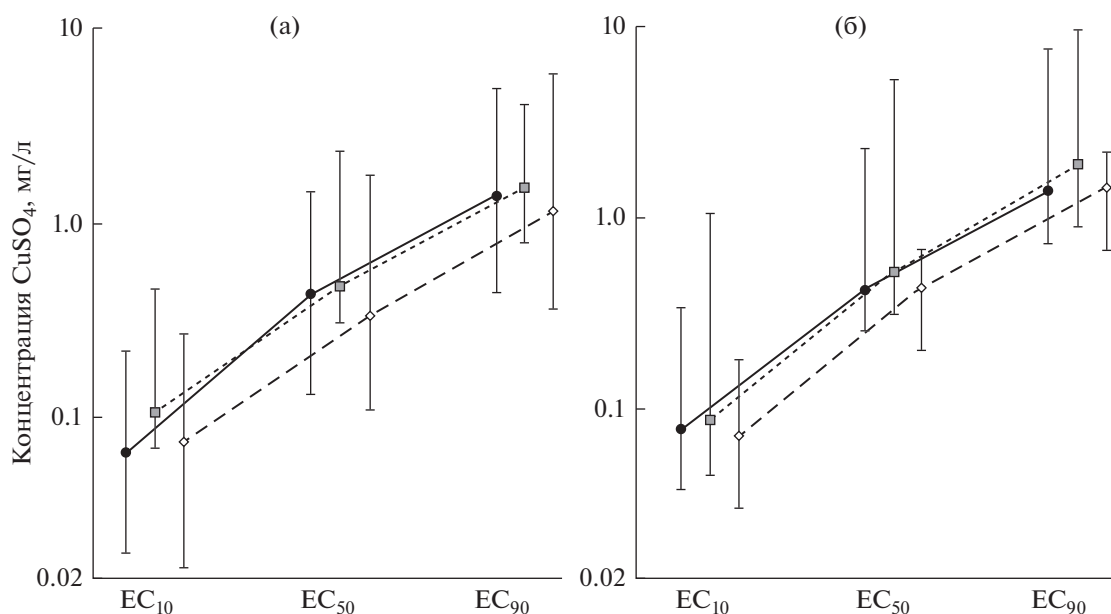


Рис. 2. EC_{10} , EC_{50} , EC_{90} форм *T. off. f. dahlstedtii* (а) и *T. off. f. pectinatiforme* (б) в ценопопуляциях участка Ф (сплошная линия, черные круги), Б (пунктирная линия, белые ромбы), И (пунктирная линия, серые квадраты); представлены медиана и размах.

Средние значения одноименных эффективных концентраций обеих форм *T. officinale* не различались между разными по уровню трансформации участками ($p > 0.91$; рис. 2). Это свидетельствует о том, что даже на максимально загрязненном участке семенное потомство растений не обладает повышенной устойчивостью к избытку меди. Этому соответствует и равный уровень накопления меди сеянками на фоновом и импактном участках у обеих форм *T. officinale* (см. табл. 1).

Не установлено также значимых различий в металлоустойчивости разных форм *T. officinale* в пределах каждого участка ($p > 0.94$), несмотря на разное содержание меди в подземных и надземных органах в импактных условиях (см. табл. 1, рис. 2). Возможно, отсутствие различий в реакции корневой системы проростков у обеих форм одуванчика связано с тем, что предельная в нашем случае доза (EC_{90}) почти на порядок меньше, чем использованная ранее [26]. Не исключено, что различия в корневых тестах могут проявиться при существенно более высоких концентрациях металла, превышающих его реальные уровни в почвах. Надо иметь в виду, что высокая вариабельность реакций корневых систем одуванчика была отмечена и другими авторами, согласно которым репродуктивные показатели этого вида в зависимости от погодных и временных параметров могут изменяться в десятки раз [29].

Не исключено также, что при исследуемых уровнях загрязнения почв важную роль в формировании устойчивости к избытку ТМ играют ми-

коризные ассоциации со стресс-устойчивыми видами микобионтов. Это предположение выдвигалось ранее [30] на основании данных по микроскопии корня *T. officinale* из загрязненных местообитаний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов на основании мультимодельного подхода показал, что высокие концентрации меди (до 900 мкг/г и выше) в почвах не оказывают прямого влияния на развитие повышенной металлоустойчивости (EC_x) семенного потомства *Taraxacum officinale* к этому металлу. Возможно, соотношения двух морфологических форм *Taraxacum officinale* f. *dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* в ценопопуляциях, произрастающих в градиенте техногенной трансформации среды, не являются следствием различий только в металлоустойчивости их семенного потомства. Изменение внутривидовой структуры популяций, вероятно, обусловлено сменой эдафических и ценоотических условий, в том числе опосредованно вызванных повышенными уровнями ТМ в почвах. Это определяет необходимость дальнейших исследований внутривидовой изменчивости *T. officinale*, в частности по показателям ценоотической конкурентности и толерантности к абиотическим факторам среды (увлажнение, плодородие почвы и др.).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект

№ 18-4-4-9). Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С. и др. Пути адаптации одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию // Экология. 2006. № 6. С. 440–450. [Pozolotina V.N., Antonova E.V., Bezel' V.S. et al. Pathways of adaptation of common dandelion cenopopulations to long-term chemical and radiation effects // Rus. J. of Ecology. 2006. V. 37. № 6. P. 402–407. doi 10.1134/S1067413606060063]
2. Трубина М.Р. Стратегия выживания *Crepis tectorum* L. в условиях хронического атмосферного загрязнения // Экология. 2011. № 2. С. 1–8. [Trubina M.R. The survival strategy of *Crepis tectorum* L. under conditions of chronic atmospheric pollution // Rus. J. of Ecology. 2011. V. 42. № 2. P. 103–109. doi 10.1134/S1067413611020135]
3. Казнина Н.М., Титов А.Ф., Батова Ю.В., Лайдinen Г.Ф. Устойчивость растений *Setaria viridis* (L.) Beauv. к воздействию кадмия // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. V. 41. № 5. С. 474–480. [Kaznina N.M., Titov A.F., Batova Y.V., Laidinen G.F. The resistance of plants *Setaria viridis* (L.) Beauv. to the influence of cadmium // Biology Bulletin. 2014. V. 41. № 5. P. 428–433. doi 10.7868/S000233291405004.x]
4. Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Шималина Н.С. Адаптация *Plantago major* L. к длительному радиационному и химическому воздействию // Экология. 2016. № 1. С. 3–13. [Pozolotina V.N., Antonova E.V., Shimalina N.S. Adaptation of greater plantain, *Plantago major* L., to long-term radiation and chemical exposure // Rus. J. of Ecology. 2016. V. 47. № 1. P. 1–10. doi 10.1134/S1067413616010124]
5. Ernst W.H.O. Evolution of metal tolerance in higher plants // For. Snow Landsc. Res. 2006. V. 80. № 3. P. 251–274.
6. Дуля О.В., Микрюков В.С., Воробейчик Е.Л. Стратегии адаптации *Deschampsia caespitosa* и *Lychnis flos-cuculi* к загрязнению тяжелыми металлами: анализ на основе зависимости доза–эффект // Экология. 2013. № 4. С. 243–253. [Dulya O.V., Mikryukov V.S., Vorobeichik E.L. Strategies of adaptation to heavy metal pollution in *Deschampsia caespitosa* and *Lychnis flos-cuculi*: analysis based on dose–response relationship // Rus. J. of Ecology. 2013. V. 44. № 4. P. 271–281. doi 10.1134/S1067413613040036]
7. Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382. [Bezel' V.S., Zhuikova T.V., Pozolotina V.N. The structure of dandelion cenopopulations and specific features of heavy metal accumulation // Rus. J. Ecology. 1998. V. 29. № 5. P. 331–337.]
8. Jin X.F., Yang X.O., Islam E. et al. Effects of cadmium on ultrastructure and antioxidative defense system in hyper-accumulator and non-hyperaccumulator ecotypes of *Sedum alfredii* Hance // J. Hazard Mater. 2008. V. 156. № 1–3. P. 387–397. doi 10.1016/j.jhazmat.2007.12.064
9. Baker A.J.M., Dalby D.H. Morphological variation between some isolated populations of *Silene maritima* within the British Isles with particular reference to inland populations on metalliferous soils // New Phytologist. 1980. V. 84. № 1. P. 123–138.
10. Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н., Северюхина О.А. Репродуктивные возможности растений в градиенте химического загрязнения среды // Экология. 2002. № 6. С. 431–436. [Zhuikova T.V., Bezel' V.S., Pozolotina V.N., Severyukhina O.A. The reproductive capacity of plants in a gradient of chemical environmental pollution // Rus. J. of Ecology. 2002. V. 33. № 6. P. 407–412. doi 10.1051/radiopro/2002193]
11. Jimenez-Ambroz G., Petit C., Bourrie I. et al. Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi caerulescens* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France: role of gene flow, selection and phenotypic plasticity // New Phytologist. 2007. V. 173. № 1. P. 199–215.
12. Abratowska A., Wasowicz P., Bednarek P.T. et al. Morphological and genetic distinctiveness of metalcolours and non-metallicolours populations of *Armeria maritima* s.l. (Plumbaginaceae) in Poland // Plant Biology. 2012. V. 14. № 4. P. 586–595. doi 10.1111/j.1438-8677.2011.00536.x
13. Дуля О.В., Микрюков В.С. Изменение формы и размера листьев *Lychnis flos-cuculi* L. в градиенте полиметаллического загрязнения // Вестник ТГУ. 2013. V. 18. № 3. С. 778–782.
14. Воробьев Г.В., Алябьев А.Ю., Огородникова Т.И. и др. Адаптивные возможности одуванчика лекарственного в условиях загрязнения атмосферы автомобильным транспортом // Экология. 2014. № 2. С. 91–96. [Vorobyev G. V., Alyabyev A.Y., Ogorodnikova T.I. et al. Adaptive properties of the dandelion (*Taraxacum officinale* Wigg. s.l.) under conditions of air pollution by motor vehicle exhausts // Rus. J. of Ecology. 2014. V. 45. № 2. P. 90–94. doi 10.7868/S0367059714020103]
15. Жуйкова Т.В., Северюхина О.А., Безель В.С., Прушинская Н.М. Реакция мужского гаметофита *Taraxacum officinale* s.l. на химическое загрязнение среды // Сибирский экологич. журн. 2007. № 3. С. 511–516.
16. Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю. и др. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163–172. [Zhuikova T.V., Meling E.V., Kaigorodova S.Y. et al. Specific features of soils and herbaceous plant communities in industrially polluted areas of the Middle Urals // Rus. J. of Ecology. 2015. V. 46. № 3. P. 213–221. doi 10.7868/S0367059715030130]
17. Global Environmental Monitoring System (GEMS): Action Plan for Phase I. SCOPE Rep. 3, Toronto, Canada, 1973. 132 p.
18. Школьник М.Я., Алексеева-Попова Н.В. Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования. Л.: Наука, 1983. 176 с.
19. Ritz C. Toward a unified approach to dose–response modeling in ecotoxicology // Environmental Toxicology and Chemistry. 2010. V. 29. № 1. P. 220–229. doi 10.1002/etc.7
20. Ritz C., Streibig J.C. Bioassay analysis using R // J. Stat. Softw. 2005. V. 12. № 5. P. 1–22.

21. Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. NewYork: Springer, 2002. 488 p.
22. Жуйкова Т.В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.
23. Petrova S., Yurkova L., Velcheva I. *Taraxacum officinale* as a biomonitor of metals and toxic elements (Plovdiv, Bulgaria) // Bulgarian J. of Agricultural Science. 2013. V. 19. № 2. P. 241–247.
24. Giacomino A., Malandrino M., Colombo M.L. et al. Metal content in dandelion (*Taraxacum officinale*) leaves: influence of vehicular traffic and safety upon consumption as food // J. of Chemistry. 2016. V. 2016. P. 9. doi 10.1155/2016/9842987
25. Królak E. Accumulation of Zn, Cu, Pb and Cd by dandelion (*Taraxacum officinale* Web.) in Environments with various degrees of metallic contamination // Polish J. of Environmental Studies. 2003. V. 12. № 6. P. 713–721.
26. Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* s.l.) // Экология. 1999. № 3. С. 189–196. [Zhuikova T.V., Pozolotina V.N., Bezel' V.S. Different strategies of plant adaptation to toxic environmental pollution with heavy metals: An example of *Taraxacum officinale* s.l. // Rus. J. of Ecology. 1999. V. 30. № 3. P. 189–196.]
27. Шутиков В.К., Терехова В.А., Узбеков Б.А. и др. Модели “доза–эффект” для оценки экологического риска при техногенном загрязнении почвы // Принципы экологии. 2015. № 3. С. 73–88.
28. Kopittke P.M., Blamey F.P., Asher C.J., Menzies N.W. Trace metal phytotoxicity in solution culture: a review // J. Exp. Botany. 2010. V. 61. № 4. P. 945–954.
29. Pozolotina V.N., Antonova E.V. Temporal variability of the *Taraxacum officinale* seed progeny from the East-Ural radioactive trace: is there an interaction between low level radiation and weather condition? // Internat. J. of Radiation Biology. 2017. V. 93. № 3. P. 330–339.
30. Maleci L., Buffa G., Wahsha M., Bini C. Morphological changes induced by heavy metals in dandelion (*Taraxacum officinale* Web.) growing on mine soils // J. of Soils and Sediments. 2014. V. 14. № 4. P. 731–743. doi 10.1007/s11368-013-0823-y