

УДК 581.5:574.32

**ЭДАФОТИПЫ *ARCTIUM TOMENTOSUM* MILL.
(ASTERACEAE, MAGNOLIÓPSIDA) ИЗ МЕСТООБИТАНИЙ,
РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ УРОВНЕМ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ**

Д. И. Башмаков

Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва

Россия, 430005, Саранск, Большевистская, 68

E-mail: dimabashmakov@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.13 г.

Эдафотипы *Arctium tomentosum* Mill. (Asteraceae, Magnoliópsida) из местообитаний, различающихся уровнем антропогенной нагрузки. – Башмаков Д. И. – Молодые растения *Arctium tomentosum* Mill., выращенные из семян, собранных в различных по степени антропогенной нагрузки экотопах г. Саранска и за его пределами (Республика Мордовия), имели неодинаковый экофизиологический отклик на содержание в инкубационной среде ионов Zn^{2+} в концентрациях от 10 мкМ до 1 мМ. Полученные результаты дают основание предполагать существование на изученной территории эдафотипов лопуха паутинистого, различающихся степенью устойчивости к субоптимальным концентрациям цинка.

Ключевые слова: Asteraceae, *Arctium tomentosum*, тяжелые металлы, цинк, индекс толерантности, абсолютная масса семян, эдафотипы, загрязнение.

Edaphotypes of *Arctium tomentosum* Mill. (Asteraceae, Magnoliópsida) from ecotopes with different anthropogenic loads. – Bashmakov D. I. – *Arctium tomentosum* Mill. seedlings grown from seeds collected in several ecotopes with different anthropogenic loads in Saransk (Mordovia Republic) and outside had unequal physiological responses to the content of Zn^{2+} ions (from 10 μ M to 1 mM) in the growth medium. It is possible to hypothesize the existence of several edaphotypes of cotton burdock with different zinc tolerances.

Key words: Asteraceae, *Arctium tomentosum*, heavy metal, zinc, tolerance index, absolute mass of seed, edaphotype, contamination.

ВВЕДЕНИЕ

Когда природные популяции подвергаются воздействию необычных или су-
ровых условий окружающей среды, часть особей вследствие имеющейся феноти-
пической пластичности могут оказаться адаптированными к местным условиям. В
этом случае популяция приобретает эволюционный потенциал для адаптации и
видообразования (Levin, 1993; Sexton et al., 2009). В ответ на стрессовые измене-
ния окружающей среды экологический спектр популяции смещается (Parmesan,
2006). Это подтверждается долгосрочным мониторингом популяций, находящихся
на периферии своего ареала (Lesica, McCune, 2004; Abeli et al., 2012). Наиболее
важными движущими силами для адаптации и эволюции или вымирания перифе-
рических популяций растений являются способы размножения и доступные ресур-
сы среды (Abeli et al., 2014).

Растения способны адаптироваться и к повышенному содержанию тяжелых ме-
таллов (ТМ) в почве естественных геохимических аномалий (Школьник, 1974; Пе-

рельман, 1975; Schat, Vooijs, 1997). Специфическая металлоустойчивость закрепляется генетически, и постепенно формируется так называемая гипертолерантность к конкретным ТМ (Chaney et al., 1997; Briat, Lebrun, 1999).

Возможно формирование экотипов растений, устойчивых к антропогенной нагрузке (Ernst et al., 2000). Длительное (на протяжении нескольких поколений) существование растений на загрязненных почвах индуцирует повышенную устойчивость к поллютанту (Ernst, 2006). Предполагается, что формирование устойчивых к ТМ популяций может происходить и в короткие сроки. В условиях загрязнения неустойчивые индивидуумы быстро элиминируются, устойчивые отбираются. Таким образом, скорость формирования популяции металлофитов определяется продолжительностью жизненного цикла растения (Bradshaw, 1976). В то же время отсутствуют доказательства того, что любые виды могут образовывать металлоустойчивые популяции в условиях техногенных аномалий (Лянгузова, 1999).

Особый интерес представляют популяции рудеральных растений-псевдометаллофитов в геохимических аномалиях (Antonovics et al., 1971). Эти виды и генотипы способны формировать устойчивые популяции, изучение которых может внести существенный вклад в понимание механизмов металлоустойчивости растений.

Территория Мордовии (и в том числе г. Саранск) расположена в геохимической провинции с повышенным содержанием цинка. В легких почвах количество Zn колеблется в пределах 50 – 100 мг/кг, а в тяжелых – превышает кларковую величину в 2 и более раза ($K_{[Zn]} > 2$) (Щетинина, Ивельский, 1995).

Исходя из вышесказанного, целью нашей работы было проведение скрининга эдафотипов *Arctium tomentosum* Mill., различающихся металлоустойчивостью и физиологическим откликом на ионы Zn^{2+} .

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Лопух паутинистый (*A. tomentosum* Mill.) представляет собой удобный объект исследования в связи с тем, что является рудеральным растением и способен расти в различных функциональных зонах населенных пунктов, а также в пригородных и загородных зонах, на территориях, различающихся величиной антропогенной нагрузки и степенью загрязнения экотопа. Согласно О. В. Черновой (1994), род *Arctium* распространен от арктической Евразии до Средиземноморья и Ирана, и от Дальнего Востока и Японии до Скандинавии и Атлантической части Европы, некоторые виды натурализовались на Североамериканском континенте. Ареал *A. tomentosum* намного уже, и на территории Мордовии этот вид находится близко к южной границе основного ареала (Flora of North America, 2006).

Условия района исследования. г. Саранск (54°12' с.ш. и 45°12' в.д.) расположен в лесостепной зоне в междуречье Суры и Мокши на Приволжской возвышенности (рис. 1). В Саранске и его окрестностях преобладают серые лесные, пойменные аллювиальные почвы и выщелоченный чернозём (Ямашкин, 1998). Структура загрязнения территории города обусловлена стационарными источниками (свыше 40 мелких и крупных предприятий электроники, химической, легкой и пищевой промышленности, машиностроения и строительства) и автотранспортом (Мерку-

лов и др., 1994). Сточные воды содержат много органики и соли ТМ: Cu, Zn, Pb, Hg, Ni, Cr, Mn, V, W и др. (Фролов, 1994). Формирующиеся в пределах города зоны загрязнения отличаются полиэлементным составом (Cu, Cr, V, Ag, Hg, W, Go, Co, Y), что определяет высокую степень суммарного загрязнения: 36% территории имеет допустимый уровень загрязнения, более 46% – умеренно опасное загрязнение, около 16% – опасный уровень и около 1% – чрезвычайно опасный уровень загрязнения (см. рис. 1). Для Zn характерно развитие обширных (до 43% площади города) слабоконтрастных ореолов рассеяния (Буренков и др., 1993). Концентрации цинка ($C_{[Zn]}$) и уровень общей металлической нагрузки ($\Sigma K_{одк[ТМ]}$) в исследованных экотопах представлены в табл. 1.

Отбор проб. Семени лопуха собирали в конце вегетационного периода с 10 пробных площадок размером 10×10 м, заложенных в различных по степени антропогенной нагрузки экотопах г. Саранска и за его пределами (см. рис. 1). Все экотопы можно объединить в 4 функциональные группы: удаленные зоны за пределами г. Саранска (г. Инсар – в 50 км юго-западнее г. Саранска и лесополоса близ р. пос. Ромоданово – в 30 км северо-восточнее г. Саранска) (площадки 1 и 2), пригородная зона (площадки 3, 4 и 5), селитебная зона (площадки 6 и 7), промышленная зона (площадки 8, 9 и 10). Перед проведением лабораторных экспериментов

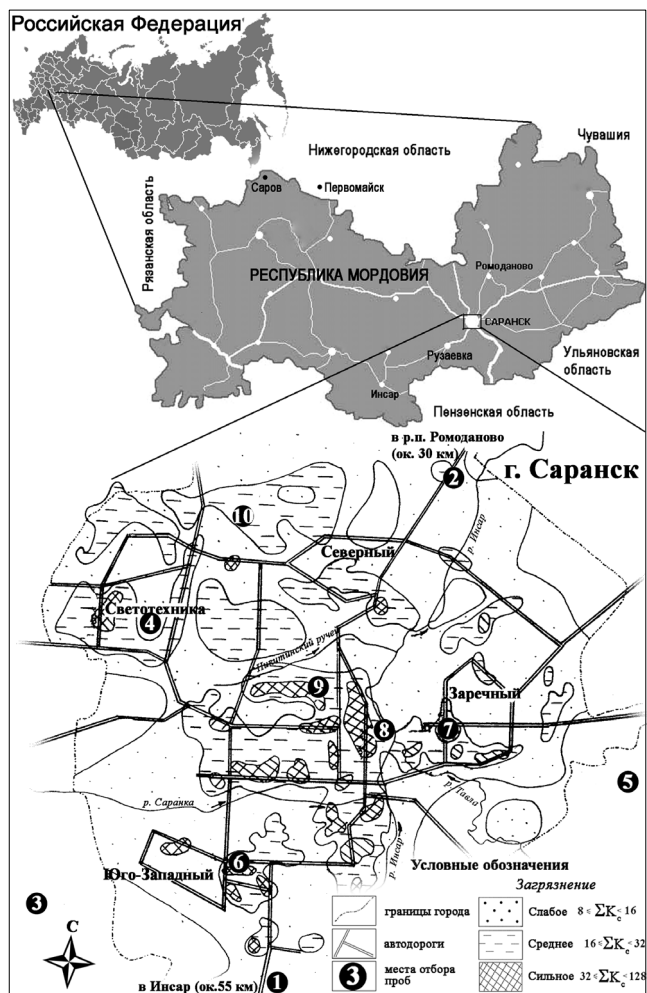


Рис. 1. Карта-схема мест расположения пробных площадок с указанием степени общего уровня химического загрязнения территории г. Саранска (Буренков и др., 1993)

семена хранили 3 месяца при температуре 2 – 4°C для прохождения холодовой стратификации.

Таблица 1

Геохимические характеристики изученных экотопов в г. Саранске

Функциональные зоны города	Экотопы	Характеристики почвы				
		pH	гумус, %	C _[Zn] , мг/кг	K _{ОДК} [Zn]	ΣK _{ОДК} [ТМ]
Пригородная	3	6.63	4.90	81±6	0.81	11.97
	4	5.37	6.98	123±19	1.23	15.64
	5	5.37	11.00	150±6	1.50	12.99
Селитебная	6	5.53	5.59	180±12	1.80	12.41
	7	7.14	3.26	201±8	2.01	15.63
Промышленная	8	7.33	2.57	189±4	1.89	15.22
	9	7.26	6.14	403±15	4.03	25.61
	10	7.10	4.70	186±7	1.85	22.99
ОДК Zn в почве (Ориентировочно допустимые концентрации..., 1995)				100	–	–
Кларк Zn в Земной коре (Орлов, 1998)				83	–	–

Примечание. Здесь и в табл. 2 номера экотопов соответствуют пробным площадкам, приведенным на рис. 1.

Постановка экспериментов. Семена лопуха из каждого экотопа проращивали в факторостатных условиях (освещенность около 80 мкМ фотонов/м²·с, фотопериод 14 ч, температура 17 – 21°C) в водной культуре на растворах ZnSO₄·7H₂O, содержащих 10 мкМ или 1 мМ ионов Zn²⁺. Тестирующие концентрации подобраны в предварительных экспериментах с учетом уровня цинка в почвах города и близки к субоптимальной и сублетальной соответственно.

Контролем служили растения, выросшие в дистиллированной воде. На 14 сутки опыта измеряли длину hypocotилей и корней у 20 – 40 растений из каждого варианта. *Абсолютную массу* свежесобранных семян и *линейные размеры проростков* определяли по общепринятым методикам (Иванов и др., 2001). Для *количественного сравнения металлоустойчивости* растений рассчитывали индекс толерантности: $ИТ = Me / con \times 100\%$, где *Me* – отклик растения на повышенную концентрацию металла в опыте, *con* – отклик растения в условиях контроля. Откликом может быть любой измеряемый показатель, например, в классическом тесте – увеличение длины корня (Prasad, 2006).

Содержание цинка и других ТМ, а также гумуса в почвах и pH солевой вытяжки почв было определено в предыдущих исследованиях (Башмаков, Лукаткин, 2002; Башмаков, 2012) (см. табл. 1).

Повторности и статистическая обработка результатов. Все опыты повторяли трижды. Существенность различий вариантов с контролем оценивали по критерию Стьюдента для независимых выборок при $P = 0.05$. Различия между экотопами выявляли кластерным анализом. Качественную оценку показателям тесноты связи (*r*) давали по шкале Чеддока. Результаты обрабатывали с использованием программы «Statistica v.10». Картографический материал получен с использованием метода линейной интерполяции в программе *Surfer v.11*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Масса 1000 семян. Абсолютная масса семян является показателем, характеризующим степень накопления питательных веществ в семени. В наших опытах небольшие запасы питательных веществ имели семена лопуха, собранные с растений в промышленных зонах (экотопы 8, 9, 10) (рис. 2, а). Наибольшей абсолютной массой обладали семена растений, произрастающих в лесополосе близ р.п. Ромоданово (загородная зона, экотоп 2).

Величина абсолютной массы семян обусловлена генетически, но может сильно изменяться в зависимости от множества внешних факторов: концентрации микро- и макроэлементов, рН почвы, содержания гумуса, общего загрязнения почвы и т.д. (Брюбейкер, 1966). В условиях опытных площадок на территории г. Саранска данный показатель наименее тесно коррелировал с содержанием гумуса в почве ($r = -0.469$), более тесно – с рН солевой вытяжки почвы ($r = -0.629$) и общим загрязнением почвы ТМ ($r = -0.669$). Последнее хорошо заметно при анализе пространственного распределения показателя абсолютной массы семян.

На рис. 2, б прослеживается тенденция к снижению абсолютной массы семян с приближением к центральной и северной промышленным зонам г. Саранска (экотопы 9 и 10). Однако самая тесная связь ($r = -0.671$) обнаружена между величинами абсолютной массы семян и содержанием Zn в почвах экотопов. Поскольку физико-географические условия в местах отбора проб практически не различались, то можно предположить появление генотипических отличий, т.е. формирование на загрязненных и относительно чистых территориях эдафотипов лопуха паутинисто-

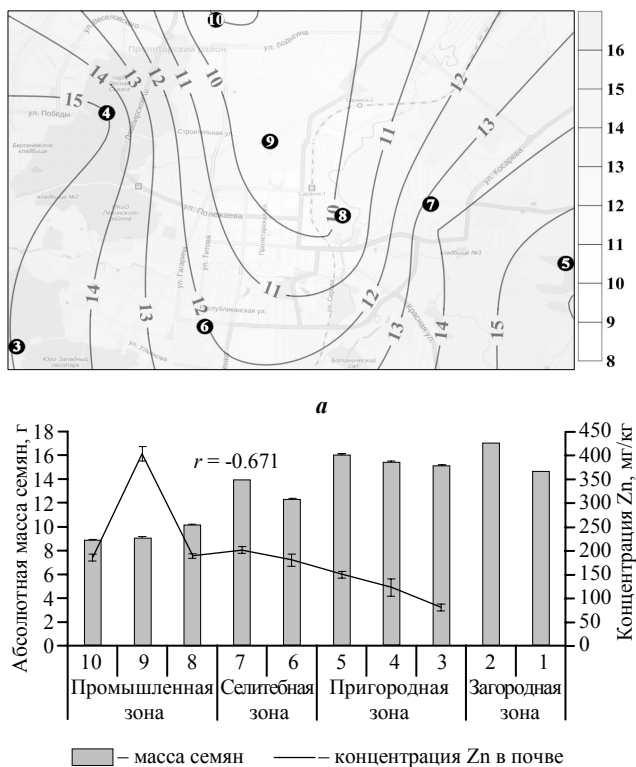


Рис. 2. Пространственное распределение показателя абсолютной массы семян *A. tomentosum* (а) и оценка тесноты его связи r с содержанием Zn в почвах изученных местообитаний при $P = 0/05$ (б) (здесь и далее на рисунках номера экотопов соответствуют пробным площадкам, приведенным на рис. 1)

го. Сходные результаты получены для семян *Chenopodium album* L. (Лукаткин, Башмаков, 2007) и *Bidens tripartita* L. (Башмаков и др., 2009).

Влияние цинка на рост побегов и корней. Рост является интегральным показателем состояния растений, подверженных воздействию того или иного стресс-фактора. У исследованных нами растений не отмечено однозначного отклика на присутствие ионов цинка в среде выращивания (табл. 2).

Таблица 2

Рост осевых органов проростков *Arctium tomentosum* из разных экотопов на фоне субоптимальных и сублетальных концентраций ионов Zn^{2+}

Функциональные зоны города	Экотопы	Длина корня, мм			Длина гипокотыля, мм		
		контроль	10 мкМ Zn^{2+}	1 мМ Zn^{2+}	контроль	10 мкМ Zn^{2+}	1 мМ Zn^{2+}
Загородная	1	95 ± 3	67 ± 3*	17 ± 1*	32 ± 2	20 ± 1*	18 ± 2*
	2	86 ± 4	77 ± 4	29 ± 3*	27 ± 3	25 ± 2	19 ± 1*
Пригородная	3	63 ± 3	75 ± 4*	27 ± 2*	16 ± 3	17 ± 3	18 ± 2
	4	121 ± 9	128 ± 4	16 ± 1*	16 ± 1	14 ± 1*	13 ± 1*
	5	100 ± 3	91 ± 2*	79 ± 1*	26 ± 2	25 ± 3	21 ± 1*
Селитебная	6	88 ± 6	76 ± 5	25 ± 4*	22 ± 3	20 ± 5	15 ± 1*
	7	85 ± 3	88 ± 2	57 ± 3*	23 ± 4	23 ± 2	19 ± 3
Промышленная	8	86 ± 2	90 ± 2	58 ± 2*	28 ± 2	26 ± 3	20 ± 1*
	9	114 ± 12	184 ± 16*	76 ± 7*	9 ± 1	9 ± 2	10 ± 1
	10	124 ± 3	134 ± 4*	128 ± 5	13 ± 1	16 ± 1*	15 ± 3

Примечание. * – различия с водным контролем существенны при $P = 0.05$.

Обнаружена обратная корреляция умеренной и средней тесноты между длинами гипокотилей опытных растений и концентрациями Zn в почвах пробных площадок, больше выраженная для вариантов с 1 мМ, чем для 10 мкМ ионов цинка ($r = -0.59$ и $r = -0.41$ соответственно). Напротив, на фоне сублетальных и субоптимальных концентраций цинка показана положительная корреляция умеренной ($r = 0.38$) и высокой ($r = 0.76$) тесноты связи, соответственно, между длиной корней опытных растений и содержанием Zn в почвах, на которых произрастали материнские растения.

Для детального определения токсического эффекта цинка на растения были рассчитаны индексы толерантности проростков из каждого местообитания на фоне инкубирования в среде с субоптимальными (ИТ_{10мкМ}) и сублетальными (ИТ_{1мМ}) концентрациями Zn^{2+} . Наибольшие ИТ_{10мкМ} отмечены у растений из экотопа 9 (центральная промышленная зона), а ИТ_{1мМ} – у проростков из экотопа 10 (северная промышленная зона) (161 и 100% соответственно). Наименьшие ИТ были у молодых растений из г. Инсар (экотоп 1) – 62 и 56% соответственно, при экспозициях с 10 мкМ и 1 мМ ионов Zn^{2+} .

Пространственное распределение величин ИТ представлено на рис. 3. Присматривается тенденция к снижению толерантности (ИТ_{10 мкМ}) проростков по Zn с удалением от центральной промышленной зоны, более сильно выраженная в юго-восточном и северо-западном направлениях (рис. 3, в). Область пониженной толерантности (ИТ_{10мкМ} < 100%) охватывает селитебные зоны с малоэтажной застройкой (частный сектор). Зона с высоким ИТ (ИТ_{10мкМ} > 100%) занимает большую

часть территории города: обе промышленные зоны, складскую зону, жилые кварталы с многоэтажной застройкой и часть пригородных лесов (за исключением экотопа 5), что свидетельствует об удовлетворительной устойчивости растений в исследованных экотопах. Такое пространственное расположение значений ИТ_{10МКМ} хорошо коррелирует с величинами общего металлического загрязнения в изученных экотопах ($r = 0.73$) и с содержанием в почвах Zn ($r = 0.72$). Несмотря на довольно скромный вклад цинка в общую металлическую нагрузку (11%, см. рис. 3, д), усредненный по экотопам города кларк концентрации цинка ($K_c [Zn]$) составляет 2.3. Из рис. 3, а следует, что, подобно областям с высокой ИТ_{10МКМ}, ореол рассеивания Zn с превышением ОДК почв распространяется на всю территорию города, с ярко выраженным ядром вокруг центральной промышленной зоны (экотоп 9), и слегка вытянут в восточном и северо-восточном направлениях.

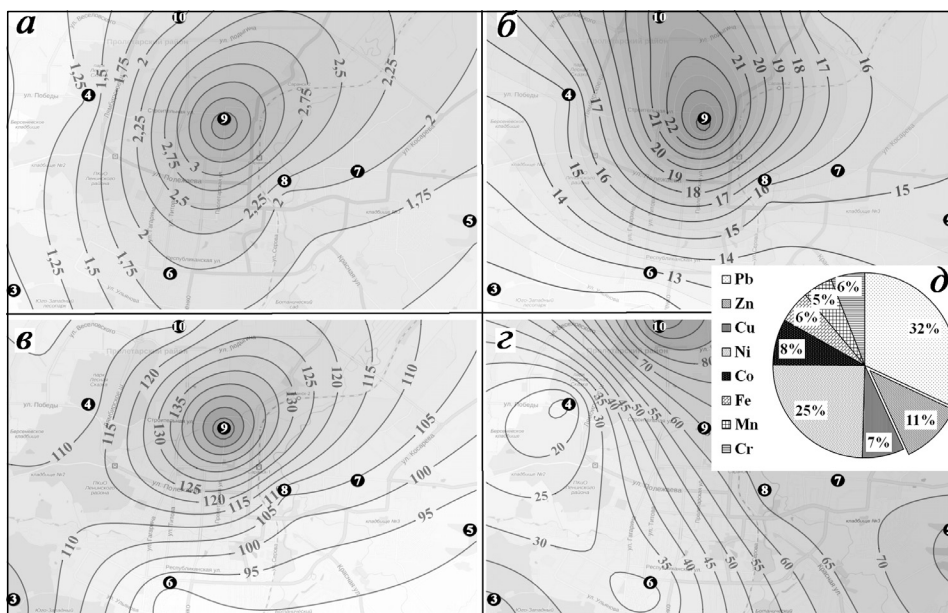


Рис. 3. Металлическая нагрузка и степень металлоустойчивости растений *Arctium tomentosum* в разных экотопах г. Саранска: а – карта-схема содержания Zn в почве (по величине $K_{ОДК} [Zn]$); б – карта-схема общей металлической нагрузки на экотопы (по величине $\Sigma K_{ОДК} [TM]$); в – карта-схема устойчивости проростков лопуха к субоптимальным концентрациям Zn^{2+} (по величине ИТ_{10МКМ}); г – карта-схема устойчивости проростков лопуха к сублетальным концентрациям Zn^{2+} (по величине ИТ_{1ММ}); д – вклад отдельных металлов в общее загрязнение территории ТМ (по усредненным величинам $K_c [TM]$)

Совершенно иную картину можно наблюдать, исследуя пространственное распределение по изученной территории значений ИТ_{1ММ} у проростков лопуха. В целом толерантность молодых растений к повышенным концентрациям Zn довольно низка, поскольку значения ИТ_{1ММ} в большинстве экотопов оказались ниже

100%. И только у проростков, семена которых были собраны с растений в северной промзоне (экотоп 10), значения ИТ_{1мМ} приближаются к 100% (см. рис. 3, з).

Значения ИТ_{1мМ} у проростков лопуха слабо коррелируют с содержанием Zn в почвах экотопов, на которых произрастали материнские растения, и умеренно коррелируют с величинами общего загрязнения пробных площадок тяжелыми металлами ($r = 0.30$ и $r = 0.48$ соответственно).

Можно предположить, что растения, произрастающие на обогащенных Zn почвах, в большей степени толерантны к умеренному содержанию Zn^{2+} в среде выращивания. Это предположение подтверждается данными, полученными при исследовании популяций одуванчика в г. Саранске (Bashmakov et al., 2008). ИТ проростков одуванчика из пригородной зоны г. Саранска были значительно ниже таковых у растений из промышленных зон и очистных сооружений.

Исследования, проведенные на других территориях или с другими объектами, также подтверждают обнаруженную тенденцию. Так, ИТ лопуха большого (*Arcium lappa* L.), клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) и одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из городов Первомайск и Саров (Нижегородская область), череды трехраздельной (*Bidens tripartite* L.) из г. Рузаевка (Республика Мордовия), одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale* Wigg.) и мари белой (*Chenopodium album* L.) из г. Саранска возрастали по мере увеличения антропогенной нагрузки на изученные экотопы (Лукаткин, Башмаков, 2007; Башмаков и др., 2009, 2010; Bashmakov et al., 2008).

Кроме того, в лабораторных экспериментах обнаружено, что металлоустойчивость растений, семена которых были собраны на биотопах с небольшой антропогенной нагрузкой (например, г. Первомайск), со временем снижалась, как на фоне субоптимальных, так и на фоне сублетальных концентраций Zn^{2+} . При средней антропогенной нагрузке на исследованные биотопы (например, г. Саров) устойчивость опытных растений к цинку со временем возрастала на фоне субоптимальных (10 мкМ), но уменьшалась на фоне сублетальных (1 мМ) концентраций Zn^{2+} (Лукаткин, Башмаков, 2007; Башмаков и др., 2010). При значительной антропогенной нагрузке на экотопы (г. Саранск) устойчивость растений повышалась как на фоне физиологических, так и на фоне сублетальных концентраций Zn^{2+} (Лукаткин, Башмаков, 2007; Bashmakov et al., 2008).

Таким образом, растения из различных по степени загрязнения экотопов г. Саранска в ряде случаев имели неодинаковый эколого-физиологический отклик на содержание ионов Zn^{2+} в среде, что дало основание предполагать существование эдафотипов лопуха паутинистого, различающихся степенью устойчивости к цинку. Для проверки этой гипотезы нами проведен кластерный анализ полученных данных и построены дендрограммы, отражающие степени сходства откликов растений из разных экотопов (рис. 4).

В случае, когда переменной, ответственной за формирование кластеров была абсолютная масса семян (см. рис. 4, а), четко выделялись три кластера, объединяющие экотопы с различной антропогенной нагрузкой: 1) промышленные зоны (экотопы 8 – 10); 2) загородные лесополосы и пригородные леса (экотопы 2 – 5); 3) селитебные зоны городов Саранск и Инсар (экотопы 1, 6 и 7).

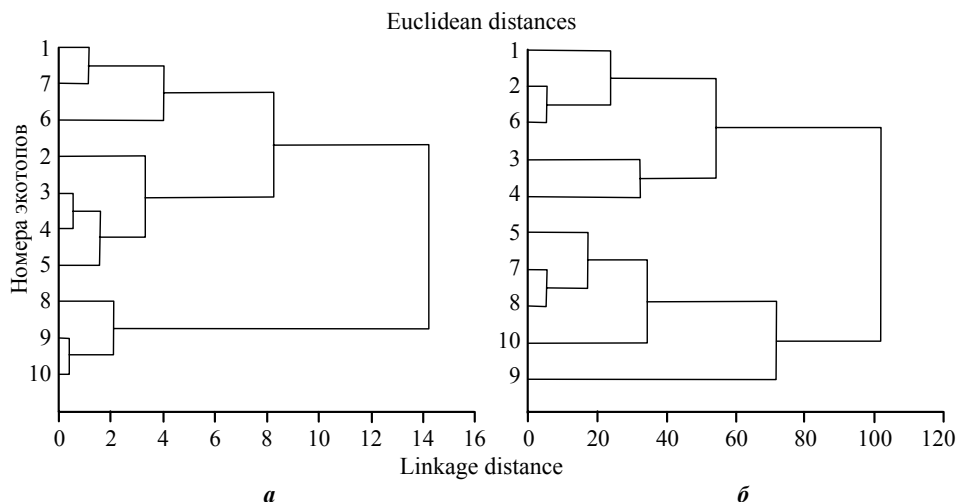


Рис. 4. Эдафотипы *A. tomentosum* Mill. Кластеры получены на основе анализа данных по абсолютной массе семян (а) и по индексам толерантности (б)

При кластеризации на основе ИТ проростков (см. рис. 4, б) нет такого же четкого разграничения эдафотипов по функциональным зонам населенных пунктов. В целом по признаку устойчивости растений к Zn можно отметить тенденцию к объединению в один кластер популяций загородных и пригородных зон, а в другой – популяций селитебных и промышленных зон. Очевидно, границей разделения кластеров служит величина $K_{\text{ОДК}[\text{Zn}]}$, равная 1.5. Исключение составляет лишь экотоп 6, в котором $K_{\text{ОДК}[\text{Zn}]} = 1.8$. Однако этот экотоп можно приравнять к относительно чистой территории, поскольку там отсутствуют промышленные объекты и крупные транспортные магистрали, а господствующие южные и юго-западные ветры препятствуют переносу поллютантов с промышленных зон.

ВЫВОДЫ

1. Металлоустойчивость растений *Arctium tomentosum* Mill. повышалась, а абсолютная масса семян снижалась по мере увеличения антропогенной нагрузки на экотоп.

2. Между абсолютной массой семян и концентрацией цинка в почве экотопа имеется обратная корреляция средней тесноты. Величина толерантности опытных растений к сублетальным и субоптимальным концентрациям Zn^{2+} соответственно умеренно и сильно коррелировала с содержанием цинка в почвах экотопов.

3. Результаты кластерного анализа дают основание предполагать существование на изученных территориях нескольких эдафотипов *Arctium tomentosum* L., различающихся по степени антропотолерантности и устойчивостью к повышенным концентрациям цинка в почвах региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки России (проект № 6.783.2014К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Башмаков Д. И. Экофизиологические аспекты металломики высших растений. New York : LAP LAMBERT Academic Publishing, 2012. 309 с.

Башмаков Д. И., Захарова Е. В., Лукаткин А. С. Формирование экотипов череды трехраздельной в зависимости от степени антропогенной нагрузки // Проблемы региональной экологии. 2009. № 6. С. 261 – 267.

Башмаков Д. И., Ионова Н. Т., Лукаткин А. С. Устойчивость некоторых рудеральных растений г. Первомайска Нижегородской области к тяжелым металлам // Экология урбанизированных территорий. 2010. № 4. С. 71 – 75.

Башмаков Д. И., Лукаткин А. С. Аккумуляция тяжелых металлов некоторыми высшими растениями в разных условиях местообитания // Агрохимия. 2002. № 9. С. 66 – 71.

Брюбейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. М. : Мир, 1966. 220 с.

Буренков Э. К., Янин Е. П., Кижапкин С. А., Кашина Л. И., Тростина В. И., Чардина Ю. Я., Бурлакова Т. И., Душанина Л. В., Динерман А. А., Краснов Г. Ю., Беляков Ю. В., Величко Р. М., Аеносов Л. М. Эколого-геохимическая оценка состояния окружающей среды г. Саранска / Ин-т минералогии, геохимии и кристаллохимии редких элементов. М., 1993. 115 с.

Иванов В. Б., Плотникова И. В., Живухина Е. А., Михалевская О. Б., Гуленкова М. А., Кириллова Г. А., Жиленкова О. Г. Практикум по физиологии растений : учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / ред. В. Б. Иванов. М. : Академия, 2001. 144 с.

Лукаткин А. С., Башмаков Д. И. Влияние тяжелых металлов на формирование эдафотипов растений в крупных городах // Проблемы озеленения крупных городов : альманах. М. : Прима-М, 2007. Вып. 12. С. 200 – 201.

Лянгузова И. В. Влияние никеля и меди на прорастание семян и формирование проростков черники // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 3. С. 500 – 502.

Меркулов П. И., Ямашкин А. А., Масляев В. Н. Антропогенное воздействие на географическую оболочку : учеб. пособие. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1994. 116 с.

Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) тяжелых металлов и мышьяка в почвах (Дополнения № 1 к перечню ПДК и ОДК № 6229-91) : гигиенические нормативы. М. : Информационно-издательский центр Госсанэпиднадзора России, 1995. 8 с.

Орлов Д. С. Микроэлементы в почвах и живых организмах // Соросовский образовательный журн. 1998. № 1. С. 61 – 68.

Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М. : Высш. шк., 1975. 342 с.

Фролов А. Ф. Экология и здоровье населения. Саранск : Изд-во Изд-во Мордов. ун-та, 1994. 289 с.

Чернева О. В. Лопух – *Arctium* // Флора европейской части СССР / отв. ред. Н. Н. Цвелев. СПб. : Наука. Санкт-Петерб. отд-ние, 1994. Т. VII. С. 215 – 216.

Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 324 с.

Щетинина А. С., Ивельский П. К. Содержание микроэлементов и тяжелых металлов в почвах Республики Мордовия // Вопросы интенсификации земледелия : межвуз. сб. науч. тр. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1995. С. 106 – 112.

Ямашкин А. А. Физико-географические условия и ландшафты Мордовии : учеб. пособие. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1998. 151 с.

Abeli T., Gentili R., Mondoni A., Orsenigo S., Rossi G. Effects of marginality on plant population performance // J. of Biogeography. 2014. Vol. 41, № 2. P. 239 – 249.

- Abeli T., Rossi G., Gentili R., Mondoni A., Cristofanelli P. Response of alpine plant flower production to temperature and snow cover fluctuation at the species range boundary // Plant Ecology. 2012. Vol. 213. P. 1 – 13.
- Antonovics J., Bradshaw A. D., Turner R. G. Heavy metal tolerance in plants // Advances in Ecological Research. 1971. Vol. 7, № 1. P. 1 – 85.
- Bashmakov D. I., Tserkovnova M. V., Lukatkin A. S., Teixeira da Silva J. A. Variability in Heavy Metal Tolerance between Saransk (Russian) *Taraxacum officinale* Populations // Terrestrial and Aquatic Environmental Toxicology. 2008. Vol. 2, № 1. P. 19 – 24.
- Bradshaw A. D. Pollution and evolution // Effects of air pollutants on plants. Cambridge : Cambridge University Press, 1976. P. 135 – 159.
- Briat J. F., Lebrun M. Plant Responses to Metal Toxicity // Plant Biology and Pathology. 1999. Vol. 322, № 1. P. 43 – 54.
- Chaney R. L., Malik M., Li Y. M., Brown S. L., Brewer E. P., Angle J. S., Baker A. J. Phytoremediation of soil metals // Current Opinion in Biotechnology. 1997. № 8. P. 279 – 284.
- Ernst W. H. O. Evolution of metal tolerance in higher plants // Forest Snow and Landscape Research. 2006. Vol. 80, № 3. P. 251 – 274.
- Ernst W. H. O., Nelissen H. J. M., Ten Bookum W. M. Combination toxicology of metal-enriched soils : physiological responses of a Zn- and Cd-resistant ecotype of *Silene vulgaris* on polymetallic soils // Environmental and Experimental Botany. 2000. Vol. 43, № 1. P. 55 – 71.
- Flora of North America // eFloras. 2006. URL: http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=200023154 (дата обращения 02.02.2015).
- Lesica P., McCune B. Decline of arctic plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming // J. of Vegetation Science. 2004. Vol. 15. P. 679 – 690.
- Levin D. A. Local speciation in plants : the rule not the exception // Systematic Botany. 1993. Vol. 18. P. 197 – 208.
- Parnesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2006. Vol. 37. P. 637 – 669.
- Prasad M. N. V. «Metallomics» – a multidisciplinary metal-assisted functional biogeochemistry : scope and limitations // Trace elements in the environment : biogeochemistry, biotechnology, and bioremediation / eds. M. N. V. Prasad, K. S. Sajwan, R. Naidu. London; New York : CRC Press, 2006. Chap. 15. P. 271 – 290.
- Schat H., Vooijs R. Multiple tolerance and co-tolerance to heavy metals in *Silene vulgaris*, a co-segregation analysis // New Phytologist. 1997. Vol. 136, iss. 3. P. 489 – 496.
- Sexton J. P., McIntyre P. J., Angert A. L., Rice K. J. Evolution and ecology of species range limits // Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics. 2009. Vol. 40. P. 415 – 436.