

И. И. Коршиков

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ТЕХНОГЕННЫМ ЗАГРЯЗНИТЕЛЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

техногенное загрязнение, растения, устойчивость

Техногенное загрязнение окружающей среды вследствие бурного развития промышленности в XX в. во многих странах мира достигло в локальных масштабах уровня экологически значимого фактора. Главная причина загрязнения среды – несовершенство технологий, незамкнутый цикл которых предусматривает образование на предприятиях значительных количеств промышленных отходов. Средств для их утилизации на производствах, как правило, недостаточно, а имеющиеся не слишком эффективны. По этим причинам неутилизированные отходы выбрасывают в окружающую среду, которую рассматривают как объемное пространство, где загрязнители должны рассредотачиваться до безвредных для живых организмов концентраций. Однако, как показал более чем столетний опыт разнообразных мониторинговых исследований, загрязнители среды вызывают угнетение, повреждения и преждевременную гибель растений как вблизи источников выбросов, так и в районах их рассеивания.

Первые описания повреждения древесных растений газодымовыми выбросами заводов и фабрик появились в странах Западной Европы еще в XIX в. В 20-30-х годах XX в. ботаники начали изучать устойчивость растений к аэротехногенным выбросам, а во второй половине XX в. эти исследования стали массовыми и приобрели разностороннюю направленность. В Донецком ботаническом саду НАН Украины (ранее – АН УССР) исследования влияния техногенно загрязненной среды на древесные растения были начаты в конце 60-х годов В. П. Тарабриным [14]. С 1975 года к этим исследованиям присоединился автор данной статьи, продолжая их в настоящее время [4-10, 16, 17].

В условиях Донбасса – старейшего промышленного региона Украины с высокой плотностью и разнообразием промышленных источников загрязнения среды, с широкой амплитудой техногенных нагрузок на природные экосистемы, достигающих в локальных зонах критического, а для многих видов растений и летального уровней, – представляется хорошая возможность для изучения механизмов устойчивости и адаптации растений к условиям техногенных экотопов на всех уровнях организации: от субклеточного до популяционно-генетического [7].

Очевидно, что высшие растения в ходе эволюции не выработали каких-то узкоспециализированных защитных механизмов, обеспечивающих им устойчивость к воздействию токсичных ингредиентов промышленного загрязнения среды. В результате многолетних исследований, анализа литературных данных и собственных умозаключений нами была разработана концепция, объясняющая выживание растений в условиях техногенно загрязненной среды [6]. Устойчивость растений к техногенным загрязнителям сопряжена с выработанной в ходе эволюции толерантностью их к воздействию токсичных веществ экзогенного и эндогенного происхождения, с другими видами устойчивости, обеспечивающими защиту растений от влияния экстремальных факторов природного происхождения. Это концептуальное положение согласуется с тем, что устойчивость растений к аэрополлютантам обеспечивается их преадаптивными [12] и постадаптивными возможностями [15], а также

механизмами надежности клетки, органа и организма в целом [2]. Нейтрализация чужеродных веществ, поступающих из загрязненной среды в клетки растений, как правило, осуществляется с помощью тех же механизмов, что и детоксикация метаболитических ядов, конечных продуктов собственного метаболизма и эндогенных токсикантов, образующихся в клетках при действии стрессовых абиотических и биотических факторов [6]. Техногенное загрязнение окружающей среды разнообразными химическими веществами – это, по-видимому, не столько качественно новый, сколько количественно значимый для растений фактор, существенно превышающий их природные механизмы устойчивости, особенно в зонах рассеивания эмиссий крупных производств. Токсичными для растений, в зависимости от концентрации в атмосфере, могут быть любые вещества, в том числе и полезные, как, например, аммиак [3]. Интенсивность и объемы поступающих в надземные органы растений чужеродных веществ вблизи источников загрязнения превосходят потенциал физиолого-биохимических механизмов по их нейтрализации и возможности защитных систем, предотвращающих развитие неблагоприятных процессов и патологий [7].

Остановимся более подробно на отдельных направлениях и конкретных научных положениях, разработанных нами за годы проведения исследований по данной проблеме.

Токсическое действие химических ингредиентов техногенного загрязнения среды. На первоначальном этапе исследований основные усилия были направлены на выяснение фитотоксичности чужеродных органических соединений, которые содержатся в выбросах коксохимических производств Донбасса. Уже в первых работах было показано, что степень токсичности этих веществ определяется их химической природой и видовыми физиолого-биохимическими особенностями растений [4, 13]. Так, например, при фумигации парами фенола или инфильтрации его водных растворов быстрее повреждались листья растений с высокой активностью ортодифенолоксидазы (о-ДФО) и пероксидазы (ПО), чем листья видов растений с низкой активностью этих ферментов [5, 16]. Опыты с тест-объектами (отрезки колеоптилей пшеницы), которые помещали в растворы чужеродных фенолов с экстрактами ферментов из ацетоновых препаратов, полученных из листьев этих растений, подтверждали ранее установленные факты. Дальнейшие исследования с ацетоновыми препаратами и чужеродными фенолами показали, что фенол и, в особенности, орто-дифенол могут окисляться в клетках растений до более токсичных продуктов – хинонов, которые, по всей видимости, и вызывают более существенные повреждения листьев растений с высокой полифенолоксидазной активностью [16].

Виды древесных растений с высокой о-ДФО- и ПО-активностью в листьях, отличаясь низкой устойчивостью к парам фенола, характеризовались более высокой устойчивостью к индолу – другому ингредиенту выбросов коксохимических производств. При этом в гомогенатах, полученных из листьев этих растений, индол активно окислялся, в отличие от гомогенатов из листьев неустойчивых видов, у которых активность названных оксидаз не проявлялась [13]. Очевидно, различия в устойчивости древесных растений к чужеродным фенолам и индолу определяются генетически детерминированными видовыми биохимическими особенностями, обуславливающими направленность и интенсивность окислительной трансформации этих ксенобиотиков [7].

Наряду с ксенобиотиками, особый интерес представляют исследования устойчивости растений к тяжелым металлам, входящих в число нересурсных элементов, то есть ненужных растению для нормального роста и развития. К числу таких элементов относится ртуть, по добыче руды которой и выплавке этого металла Донбасс занимал одно из первых мест в Европе. Отвалы ртутного комбината активно колонизируются травянистыми растениями, которые мы использовали для изучения динамики накопления ртути в листьях и ее распределения по

клеточным фракциям. В мае, в период интенсивного роста растений (8 видов), основная масса поступающей в листья ртути локализуется в их клеточных стенках (38-50%) и белковой фракции (33-42%). В ходе вегетации общее содержание ртути в листьях этих видов возрастало в 2,6-5,3 раза и при этом изменялся характер ее распределения по клеточным фракциям. В июне-июле, по сравнению с маем, доля ртути в белковой фракции увеличивалась в 1,1-4,0 раза, липидной – в 21, водорастворимой в 4-13 и в клеточных стенках в 2,0-3,4 раза. Это сопровождалось развитием повреждений листьев [8]. Сходный с высшими сосудистыми растениями характер внутриклеточного распределения ртути обнаружен и у часто встречающегося на отвалах ртутного комбината мха – цератодона пурпурного (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.) [11]. Заметное возрастание к середине вегетации содержания ртути в водорастворимой и липидной фракциях листьев растений, произрастающих на отвалах ртутного комбината, обуславливается ограниченностью возможностей связывания свободной ртути на уровне целого растения. Как показали лабораторные опыты с горохом посевным (*Pisum sativum* L.), выращиваемом на жидкой питательной среде в градиенте концентраций хлорида ртути, повышение абсолютного и относительного содержания ртути в липидной фракции листьев сопровождается развитием признаков их повреждения, как и в случае с растениями с отвалов ртутного комбината [8]. По всей видимости, устойчивость растений к ртути лимитирована объемом внутриклеточных компартментов и фондом веществ, иммобилизирующих токсичные свободные катионы этого металла без необратимых изменений в основном метаболизме.

Неспецифические изменения в листьях древесных растений на территориях разных промышленных предприятий Донбасса. Разнокачественные по составу выбросы промышленных предприятий Донбасса вызывают неспецифические симптомы повреждения древесных растений: хлороз по периферии листовой пластинки, который переходит в некроз в зависимости от степени воздействия аэрополлютантов. Разрушение хлорофилла может быть результатом прямого действия на биомембраны хлоропластов, поступающих из атмосферы в клетки листьев токсических веществ, так и следствием опосредованного их действия через активацию процессов перекисного окисления липидов. Специфику развития хлороза листьев изучали на примере одного из наиболее устойчивых видов в условиях промышленных производств Донбасса – тополя канадского (*Populus deltoides* Marsh.). По визуальным оценкам наиболее существенные повреждения листьев 20-25-летних растений этого вида отмечены на промплощадках коксохимических, цинкового заводов, а также ртутного комбината. В меньшей степени растения повреждались на территориях фенольного завода и металлургических комбинатов, и визуально практически не проявлялись у растений городского сквера (фоновый уровень загрязнения). Содержание хлорофилла в листьях растений цинкового завода и ртутного комбината в сравнении с растениями городского сквера во второй половине вегетационного периода уменьшилось на 60-70%. В процессе вегетации растений на территории промышленных предприятий по мере развития патологии листьев соотношение хлорофилла *a* / хлорофилла *b* чаще возрастало, чем уменьшалось. Изменялось также соотношение каротиноидов за счет снижения в поврежденных листьях уровня β-каротина и повышения лютеина, а также уменьшения содержания неоксантина и виолаксантина. Развитие хлороза листьев сопровождалось возрастанием в них содержания ТБК-активных соединений (взаимодействующих с 2-тиобарбитуровой кислотой). Характерно, что активность ключевого фермента в защите биомембран клеток от токсического действия супероксидных радикалов – супероксиддисмутазы (СОД) в листьях растений промплощадок была, в сравнении с растениями городского сквера, за редким исключением, ниже в течение вегетационного периода (июнь-август). Изменение в активности растворимой и ионосвязанной фракций ПО в листьях тополя канадского на территориях разных предприятий были неоднозначными. Следовательно, разнокомпонентные эмиссии промышленных производств, повреждая листья тополя

канадского, могут опосредованно активировать процессы перекисного окисления липидов в клетках. К числу неспецифических реакций растений на эмиссионные воздействия следует отнести опадение поврежденных листьев и повторные возобновления их в процессе вегетации у отдельных видов древесных растений, а также преждевременное старение листьев и досрочный по календарным срокам листопад. У многих видов древесных растений преждевременное старение поврежденных эмиссиями листьев, как правило, сопровождается заметным повышением (в 2-3 раза) пероксидазной активности. Появлению симптомов старения листьев предшествует увеличение количества изоформ пероксидазы, а в период интенсивного разрушения хлорофилла – число изозимов этого фермента сокращается [7].

Изменения в онтогенезе древесных растений в условиях техногенно загрязненных территорий.

На территориях крупных производств хронически острые воздействия аэрополлютантов достигают грани генетически детерминированных фенотипических норм реагирования вида на разные стрессовые воздействия. В этих условиях у отдельных выживающих индивидуумов очень ограниченного количества видов древесных растений в онтогенезе нередко происходит изменение жизненной формы. Для большинства выживающих растений характерен незавершенный, непродолжительный онтогенез с быстрым переходом к сенильному периоду. В результате постоянного отмирания осевых побегов, ветвей различного порядка формируются малообъемные бесштабные кустовидные формы древесных растений. Для древесных и травянистых растений этих территорий характерно заметное угнетение роста, развитие ксероморфных структур, а для некоторых видов синантропных травянистых растений – образование карликовых форм.

Длительно произрастающие в условиях техногенных территорий древесные растения – хорошие объекты для выяснения наличия у них онтогенетической «памяти», которая может формироваться в процессе их адаптации к этим неблагоприятным, часто стрессовым условиям. В зоне флуктуирующих умеренно токсичных концентраций аэрополлютантов у древесных растений возможно развитие устойчивости или снижение чувствительности к их воздействию за счет эффектов своеобразной «закалки» [8]. Это подтвердили лабораторные опыты с укорененными черенками однолетних побегов тополя канадского, произрастающего на территориях металлургического и коксохимического заводов. При фумигации сернистым газом эти черенки были более устойчивы, а в их листьях накапливалось меньше ТБК-активных соединений и менее существенно снижалось содержание хлорофилла, чем в листьях таких же черенков растений из городского сквера. Черенки растений из техногенных экотопов имели также меньшие размеры листовой пластинки и, как правило, характеризовались более высоким содержанием пигментов, повышенной активностью оксидоредуктаз в листьях и более интенсивной фотохимической активностью изолированных хлоропластов. Повышенной устойчивостью к парам фенола обладали черенки тополя канадского, произрастающего на территориях фенольного и коксохимического заводов [7].

Более высокая устойчивость к сернистому газу и парам фенола вегетативного потомства древесных растений, адаптировавшихся к условиям техногенных экотопов, вряд ли связана с формированием каких-то узкоспецифичных защитно-приспособительных механизмов. Скорее всего, в клоновом потомстве тополя канадского реализуется онтогенетическая «память» или, согласно П.А. Генкелю [1], – длительная модификация в виде сохраняющейся ксероморфной структуры листьев, свойственной материнским растениям. Эти модификации также сопряжены с изменением отдельных функциональных систем в процессе индивидуального развития растений. Так, например, в период зимнего покоя в листовых зачатках терминальных почек у наиболее устойчивых особей тополя канадского техногенных экотопов отмечается более высокое содержание хлорофилла и каротиноидов, повышенная удельная активность СОД и ПО.

Для выяснения компенсаторных изменений, происходящих в онтогенезе растений в техногенных экотопах, изучали у тополя канадского компонентный состав СОД, ПО, о-ДФО в течение трех лет, глутаматдегидрогеназы (ГДГ) и аспаратаминотрансферазы (ААТ) в течение года: в листовых зачатках в период покоя, в листьях в период вегетации, в листовых зачатках в период покоя последующего года. В изозимном спектре ПО, о-ДФО и СОД можно выделить две группы множественных молекулярных форм: стабильно присутствующие в листьях или листовых зачатках и исчезающие в листьях всех или отдельных изучаемых растений. Индивидуальные различия (выборки составляли 20-35 особей на каждом из 5 предприятий) в изозимном составе этих оксидоредуктаз были свойственны лишь листьям, а в листовых зачатках терминальных почек они не выявлены, исключая слабоподвижные минорные компоненты ПО. Изменения состава изозимов, обнаруживаемые в листьях растений текущего года, не воспроизводятся в листьях последующего вегетационного периода. Это подтверждает также анализ изозимного состава оксидоредуктаз в листьях укорененных в лабораторных условиях черенков, взятых с ростовых побегов растений, у которых эти изменения ранее были обнаружены. Компонентный состав ГДГ и ААТ не изменялся ни в листовых зачатках, ни в листьях в зависимости от степени повреждения растений промышленными эмиссиями. Флуктуирующие изменения в компонентном составе и активности оксидоредуктаз в листьях, вероятно, связаны с оперативной реакцией на поступление в их клетки токсических веществ. Высокая погодичная стабильность изозимного состава ферментов листовых зачатков у растений, индивидуальное развитие которых проходит в загрязненной атмосфере с разным количественно-качественным составом ингредиентов, свидетельствует, что компенсаторные адаптационные изменения в составе изозимов оксидоредуктаз в листьях годичного ростового побега не воспроизводятся в листовых зачатках его верхушечной почки [7].

У древесных растений, произрастающих в техногенных экотопах, может развиваться эксплуативная биохимическая адаптация. Она сопряжена с конформационными изменениями лабильных ферментов, что отражается на их каталитических характеристиках. Пероксидаза, выделенная из листьев тополя канадского, произрастающего на территориях разных производств, и очищенная с помощью гель-фильтрации, характеризовалась однородностью изозимного спектра и очень близким молекулярным весом (39,8 – 41,8 кД), однако существенно различалась по константам Михаэлиса. В этом, по-видимому, проявляется как специфика действия разнокачественных эмиссий металлургического, цинкового, фенольного и коксохимического заводов, так и компенсаторная адаптация этого фермента, вероятно связанная с конформационной подвижностью субстратсвязывающего участка его активного центра [7].

Устойчивость семенного потомства растений фитоценозов, формирующихся на техногенно загрязненных территориях. На заброшенных неэксплуатируемых участках территорий крупных промышленных производств Донбасса формируются устойчивые фитоценозы с доминированием злаков. Семена многих видов злаков, в частности костреца безостого (*Bromopsis inermis* L.), собранные в субпопуляциях на данных территориях, характеризовались достаточно высокой всхожестью. Проростки костреца безостого, полученные из семян, собранных на территории цинкового и металлургического заводов, отличались в условиях лабораторных опытов большей устойчивостью к сернистому газу и токсичными концентрациями цинка и меди, чем проростки, полученные из семян, собранных на степном участке ботанического сада (контроль). При этом уровень накопления этих металлов в корнях и листьях проростков зависел от происхождения семян. У проростков, выращенных из семян растений субпопуляций территории металлургического и цинкового заводов, содержание этих металлов было более низким [7].

У исследуемых опытных проростков, полученных из семян растений техногенных экотопов, в сравнении с проростками из семян контрольного степного участка, в листьях отмечена более высокая пероксидазная активность. Выделенная и очищенная методом гель-фильтрации пероксидаза листьев опытных и контрольных проростков костреца безостого заметно различалась по кинетическим характеристикам, однако не отличалась по изозимному составу. Для пероксидазы семенного потомства растений, произрастающих на территориях разных промышленных предприятий, в отличие от природных экотопов, как правило, свойственно более высокое сродство к таким субстратам, как хлорогеновая кислота и п-фенилендиамин, а также перекись водорода [7]. Мобилизационный резерв популяций может быть основан на эволюции модификационной нормы за счет отбора индивидуумов с однотипными реакциями преадаптивного характера, что возможно и проявляется в семенном потомстве костреца безостого субпопуляций разных техногенных экотопов.

Более высокая устойчивость к сернистому газу и тяжелым металлам семенного потомства отдельных субпопуляций костреца безостого, находящихся под мощным техногенным давлением на территориях промышленных производств, может быть связана с эффектами основателя и давлением отбора. Для выяснения особенностей генетической дифференциации этих субпопуляций исследовали изменчивость изозимов двух полиморфных ферментов – ААТ и ГДГ у 100 проростков костреца безостого каждой их них. Эти исследования подтверждают, что различия в генетической структуре изучаемых субпопуляций связаны как с эффектами основателя, так и «бутылочного горлышка» при их формировании в наиболее экстремальных условиях техногенных экотопов.

Устойчивость травянистых растений, колонизирующих отвалы ртутного комбината. Отвалы горнорудных карьеров представляют собой уникальные экологические ниши, где практически исключается действие такого мощного лимитирующего фактора развития растительных сообществ, как конкуренция за пространство, условия существования и ресурсы. Спонтанное заселение горнорудных отвалов, в породе которых содержатся высокотоксичные соединения и практически отсутствуют многие элементы минерального питания, в первую очередь возможно видами растений, не отличающимися узко фиксированными требованиями к условиям произрастания. Предполагается, что виды, обладающие широкой амплитудой экологической пластичности и высокой степенью экспансивности, колонизируют эти потенциальные ниши из сопредельных популяций без выраженного направленного отбора, а соответственно и особой популяционно-генетической дифференциации. Для того чтобы это выяснить, были исследованы колонии мать-и-мачехи обыкновенной (*Tussilago farfara* L.), активно заселяющей отвалы ртутного комбината. Фенотипическое разнообразие по составу изозимов четырех полиморфных ферментных систем 18 колоний мать-и-мачехи на отвалах этого комбината более ограниченное, чем в 14 колониях природных экотопов близлежащих территорий. Из 14 ферментных фенотипов, выявленных в 18 колониях мать-и-мачехи на отвалах и территории ртутного комбината, на долю 5 фенотипов приходилось 83,6% исследуемых растений. Это свидетельство доминирования вегетативного способа размножения мать-и-мачехи в колониях на территории комбината, хотя в корзинках растений этих колоний формируется от 40 до 300 жизнеспособных семян. Характерно, что семян в корзинках растений колоний отвалов было больше, чем в корзинках растений заповедной степи [8].

Лабораторные опыты по выращиванию растений на жидкой питательной среде с повышенными концентрациями хлорида ртути показали, что одновозрастные растения мать-и-мачехи, взятые из колоний ртутного комбината, заметно превосходят по показателю устойчивости (корневой тест) растения колонии природных местообитаний ботанического сада. И это при том, что в корневищах растений мать-и-мачехи из колоний отвалов изначально

содержится значительное количество ртути. Семенное потомство мать-и-мачехи, спонтанно заселяющей отвалы, также отличалось более высокой устойчивостью к ртути, чем потомство растений природных экотопов. По всей видимости, формирование жизнеспособных колоний мать-и-мачехи обыкновенной на отвалах и территории ртутного комбината происходит за счет селективного отбора генотипов, изначально обладающих повышенной устойчивостью к ртути. Об этом свидетельствует тот факт, что у мать-и-мачехи природных экотопов встречаются такие семена, проростки из которых по величине индекса толерантности к ртути не уступали наиболее устойчивым проросткам, полученным из семян растений, произрастающих на территории комбината [8].

Устойчивость древесных растений в условиях крупного индустриального города степной зоны.

Содержание чужеродных веществ в приземных слоях атмосферы на городских территориях определяется не только объемами выбросов промышленных производств и выхлопных газов автотранспорта, но и спецификой их рассеивания в пространстве. Рельеф местности, застроенность и озеленение городских территорий, особенности метеорологических условий влияют на динамику турбулентных потоков воздуха, а соответственно и на пространственно-временное распределение и сочетание загрязняющих веществ в воздухе. Оценить влияния загрязненной среды на древесные растения можно надежно и просто с помощью визуального мониторинга. В первую очередь анализируется поврежденность и продолжительность жизни ассимиляционных органов у растений различных насаждений на территории города. Наиболее сильно повреждаются растения на территориях промышленных предприятий и вблизи них. На основе многолетних наблюдений была проведена оценка устойчивости к эмиссиям основных производств Донбасса видов древесных растений, наиболее распространенных в насаждениях промышленных городов. Разработаны принципы и практические подходы по использованию древесных и травянистых растений в оптимизации загрязненной городской среды [8].

Первоначальные ответные реакции растений на воздействие умеренных концентраций поллютантов в атмосфере, как правило, проявляются в изменениях физиолого-биохимических показателей ассимиляционных органов. Выяснить характер этих изменений у древесных растений, подавляющее большинство видов которых интродуцированы в степной зоне, достаточно проблематично из-за разновозрастной структуры насаждений на территории города, неоднородности их происхождения и т.д. Для этого необходимо использовать виды, широко представленные в насаждениях города и отличающиеся низкой генетической изменчивостью и высокой чувствительностью на действие аэрополлютантов.

Используя в качестве модельного объекта тополь Болле (*Populus bolleana* Lauche), который соответствовал этим требованиям за исключением повышенной чувствительности на действие загрязненной среды, был проведен сравнительный анализ изменений физиолого-биохимических показателей в листьях растений, произрастающих в 47 точках г. Макеевки и в 3 точках за пределами города. Результаты исследований показали, что изменение в пигментном комплексе и активности оксидоредуктаз на действие загрязнителей среды неоднозначны. Так, у растений, произрастающих на промплощадках и примыкающих к ним территориях металлургического и коксохимического заводов, содержание хлорофилла наименьшее. Однако в листьях растений цементного завода и аллейных посадок вдоль шоссе с интенсивным движением содержание хлорофилла было на уровне и даже выше, чем у загородных растений. Соотношение хлорофилла *a* /хлорофилла *b* было наиболее высоким в поврежденных листьях растений металлургического комбината и наиболее низким у растений аллейной посадки вдоль шоссе. Значительная гетерогенность была свойственна пероксидазной и супероксиддисмутазной активности. Средний уровень коэффициентов вариации большинства изучаемых показателей указывает на узкую амплитуду их отклонений в листьях городских растений тополя Болле. Это может быть следствием высокого фонового загрязнения, что подтверждают результаты определения содержания 28 элементов в листьях растений [8].

Уровень накопления подавляющего большинства тяжелых металлов в листьях городских растений в конце вегетации в среднем выше, чем в листьях растений за пределами города. Это превышение для отдельных элементов составляло: в 1,5-2,0 раза для хрома, никеля, цинка, алюминия; 2,0-2,5 раза - свинца и натрия; 2,5-3,5 раза для железа. Максимальные уровни накопления большинства тяжелых металлов, входящих в состав выбросов металлургического комбината, обнаружены в листьях растений, произрастающих не на его промплощадке, а на участках городской территории, удаленных от нее на 3-5 км по направлению господствующих ветров. Наиболее высокий уровень аккумуляции свинца, более чем в 6 раз превышающий его содержание у загородных растений, как и следовало ожидать, установлен в листьях растений, произрастающих вдоль автострады с интенсивной транспортной нагрузкой [8].

У 24 видов древесных растений в условиях г. Макеевки изучали особенности аккумуляции тяжелых металлов. Наиболее высокий уровень накопления многих тяжелых металлов отмечен в листьях робинии лжеакация (*Robinia pseudoacacia* L.). Повышенное содержание тяжелых металлов в листьях древесных растений, произрастающих на территории города, вряд ли связано с их избыточным поступлением из почвы. В городских условиях в основном загрязняется верхний горизонт грунта, а миграция тяжелых металлов в нижние горизонты, в корнеобитаемый слой древесных растений, затруднена вследствие низкой подвижности катионов большинства металлов. Данные по уровням аккумуляции тяжелых металлов в листьях древесных растений были использованы для оценки загрязненности территории городов этими элементами [8].

Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивный процесс древесных растений. Аэрополлютанты могут оказывать прямое воздействие на репродуктивный процесс, вызывая изменения в генеративных структурах и органах древесных растений и влияя опосредованно через снижение их жизненного состояния [7, 9]. Специфику влияния аэротехногенного загрязнения на половую репродукцию изучали на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), субпопуляции которой в разной степени повреждались выбросами химических комбинатов г. Северодонецка. Во все годы наблюдений по потенциальной семенной продуктивности в расчете на одну женскую шишку растения деградирующих субпопуляций от повреждающих эмиссионных воздействий химкомбинатов и контрольных растений субпопуляции на фоновом уровне загрязнения мало отличались. Фактическая продуктивность полных семян у растений субпопуляции, находящейся вблизи (0,3 км) от промплощадок химкомбинатов по производству азотных удобрений и пластмасс в отдельные годы была даже выше, чем у контрольных растений (15 км). И это при том, что в деградирующих популяциях отмечена преждевременная гибель растений, а из оставшихся деревьев около 40 % - суховершинны. У растений фоновой зоны загрязнения в отдельные годы отмечалась более высокая пустосемянность, нежели у растений зоны острого повреждающего действия эмиссий. Существенное снижение объемов выбросов химкомбинатов в годы экономического кризиса не приводило к повышению семенной продуктивности растений в изучаемых древостоях. Опыленность семяпочек у растений деградирующих субпопуляций, как правило, была не ниже, чем у растений фоновой зоны загрязнения. Выбросы химкомбинатов, по всей видимости, не снижают жизнеспособности пыльцы, что и позволяет сохранять выживаемость семяпочек и семенную продуктивность на близком к обычному для южных популяций сосны обыкновенной уровню. Однако семена растений, как зоны повреждающих воздействий эмиссий, так и фоновой зоны загрязнения характеризовались пониженной всхожестью, которая составляла 58-68 % [7].

Подобные трехлетние исследования, проведенные в искусственных насаждениях сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don.) на территории и в окрестностях городов Мариуполь и Кривой Рог, показали, что выбросы металлургических и горнообогатительных комбинатов негативно влияют на репродуктивный процесс этого вида. Эмиссионные воздействия вызывают снижение урожая шишек в отдельные годы почти в 2 раза в сравнении с региональным

контролем. Хотя количество фертильных семян в женских шишках растений в насаждениях, подверженных прямым воздействиям выбросов этих производств, оставалось в отдельные годы на уровне регионального контроля или снижалось, но не более чем на 15 %. Продуктивность полных семян в расчете на одну женскую шишку у растений в насаждениях недалеко от источников эмиссий (3-5 км) Криворожья и Приазовья была меньшей в сравнении с региональными контролями в 2-3 раза за весь трехлетний период наблюдений. Для растений, подверженных повреждающим воздействиям эмиссий металлургических и горнообогатительных комбинатов, свойственна высокая пустосемянность, которая в отдельных насаждениях была в 5 раз выше, чем у контрольных растений фоновой зоны загрязнения. Изучение репродуктивной биологии сосны крымской в условиях техногенных экотопов Криворожья и Приазовья показало, что загрязнение среды способствует снижению гаметофитной и эмбриональной выживаемости семян и, в целом, негативно отражается на семенной продуктивности и качестве семян. Неоднозначность реакции генеративных сфер сосны обыкновенной и сосны крымской на атмосферные загрязнения свидетельствует, что характер и глубина неблагоприятных изменений в репродуктивном процессе зависят от типа аэрополлютантов, уровня их концентрации, видовых и индивидуальных особенностей растений. В популяциях и насаждениях этих видов встречаются деревья с относительно высокой продуктивностью семян хорошего качества, которые рекомендовано использовать для последующего размножения [10].

Изменения в генетической структуре повреждаемых аэротехногенными выбросами популяциях древесных растений. На юго-востоке Украины был проведен сравнительный анализ генетической изменчивости пяти популяций сосны обыкновенной, в число которых входили деградирующие от повреждающих эмиссионных воздействий крупных химических производств и не испытывающие влияния аэрополлютантов древостои. Различия между исследуемыми популяциями в составе и частотах аллелей 22 локусов 9 ферментных систем главным образом касались редких электрофоретических вариантов. Судя по характеру изменения частот аллелей, в изучаемых популяциях не происходит направленного однолокусного отбора в зависимости от степени воздействия эмиссий и деградации популяции. В исследуемых популяциях обнаружено 92 генотипа, из которых 69 были свойственны деградирующим популяциям, а 81 генотип – условно контрольным популяциям. Изучаемые популяции не различались по доле полиморфных локусов, которая по 1 %-му критерию составила 81,8 %. Среднее число аллелей на локус в деградирующей популяции было таким же, как в популяции, находящейся в зоне фонового загрязнения. Максимальное полокусное аллельное и генотипическое представительство было свойственно популяции, не испытывающей какого-либо воздействия поллютантов. Почти такой же уровень этого представительства обнаружен в одной из двух сильно поврежденных эмиссиями популяций. В деградирующих популяциях средние значения ожидаемой гетерозиготности были несколько ниже, а фактической – достоверно меньше, чем у контрольных популяций. Таким образом, деградирующие от эмиссионных воздействий популяции уступают популяциям, не испытывающим какого-либо действия аэрополлютантов по наиболее адаптивно значимому показателю – среднему уровню гетерозиготности. Это может быть связано с тем, что в число преждевременно элиминирующихся деревьев в деградирующих популяциях входят и высокогетерозиготные особи. В целом, все изучаемые популяции находятся в близком к равновесному состоянию согласно закону Харди-Вайнберга и характеризуются низкой степенью дифференциации. На долю межпопуляционной генетической изменчивости пяти изучаемых популяций сосны обыкновенной приходится всего лишь 1,5 %. Невысокую степень генетической дифференциации изучаемых популяций подтверждают низкие значения коэффициентов генетической дистанции Неи, среднее значение которого составило 0,008.

Следовательно, убыль внутривидовых компонент генного разнообразия в демографически наиболее возрастном элементе деградирующих популяций не приводит к увеличению степени их дифференциации в сравнении с популяциями незагрязняемых территорий [17].

Изменения в генетической структуре последующих поколений популяций древесных растений, повреждаемых аэротехногенными эмиссионными воздействиями. Несмотря на повышенное и оправданное внимание к проблеме влияния промышленных выбросов на популяции древесных растений, сведения об изменениях в генетической структуре последующих поколений этих популяций крайне скудны. Избыточная смертность растений, возможное ограничение случайного комбинирования гамет при опылении и смещение вклада гамет каждой особи в формирование зигот – все это должно отражаться на генофонде последующих демографических элементах таких популяций [7, 10].

В исследованиях генетической структуры популяций хвойных и их семенного потомства с помощью электрофоретического анализа ферментов предоставляется возможность определить генотипы материнских растений и зародышей семян, а также идентифицировать отцовские гаплотипы у зародышей. Для этого можно использовать ферментные системы, которые контролируют биохимические механизмы устойчивости растений к лимитирующим факторам среды, а в случае с аэрополлютантами – отвечающие за их детоксикацию. Так, например, при изучении генетического полиморфизма семенного потомства популяций растений, попадающих под влияние выбросов химкомбинатов с высоким содержанием окислов азота и аммиака, нами были использованы ключевые ферменты азотного обмена. Было установлено, что в популяциях сосны обыкновенной, деградирующих от повреждающего действия выбросов химкомбината по производству азотных удобрений, заметно возрастает частота встречаемости гетерозигот с нарушением сегрегации аллелей по локусам, контролирующим синтез глутаматдегидрогеназы и аспаратаминотрансферазы [7]. Однако у зародышей семян растений этих популяций каждого из урожаев трех лет наблюдений частоты аллелей и генотипов полиморфных локусов ААТ и ГДГ не были смещены, за отдельными исключениями, в сравнении с их частотами у материнских растений. Следовательно, у зародышей семян в деградирующих популяциях сосны обыкновенной в зоне острых повреждающих воздействий выбросов химкомбината воспроизводится в полной мере аллельное разнообразие по локусам ААТ и ГДГ, свойственное растениям этих популяций.

Совокупный урожай семян одних и тех же деревьев каждой из популяций в разные годы характеризовался генетической гетерогенностью. Ощутимый вклад в формирование этой неоднородности вносят отцовские гаметы. Погодичный пул отцовских гамет в урожае семян разных лет популяций из зоны повреждающих эмиссионных воздействий отличался большей генетической неоднородностью, чем пул этих гамет в популяции фоновой зоны загрязнения. Во все три года наблюдений выборки зародышей сравниваемых популяций характеризовались заметно большей аллельной гетерогенностью, чем исходные выборки материнских растений. У взрослых деревьев трех популяций наблюдаемое соотношение генотипов существенно не отличалось от ожидаемого равновесия Харди-Вайнберга ни по одному из 4-х изучаемых локусов ААТ и ГДГ. В выборках зародышей случаи достоверного отклонения фактического распределения генотипов от ожидаемого выявлены в урожаях семян всех лет наблюдений. Средняя наблюдаемая гетерозиготность зародышей за три года исследований в популяции фоновой зоны загрязнения была достоверно выше, чем у зародышей деградирующей популяции. При этом средний уровень фактической гетерозиготности в выборках зародышей всех популяций за весь трехлетний период исследований был ниже, чем средний уровень ожидаемой гетерозиготности. Это указывает на дефицит гетерозигот в семенном потомстве

сосны обыкновенной. В отличие от зародышей, у взрослых деревьев этих популяций отмечен небольшой избыток или недостаток гетерозигот по изучаемым локусам. Значения коэффициента инбридинга особи относительно популяции (F_{is}) свидетельствуют, что у материнских растений нет дефицита гетерозигот, а в выборках зародышей в одной из популяций за три года исследований он составляет 7,9 – 10,4 %, в трех популяциях в отдельные годы 9,2 – 24,9%, в трех популяциях за три года исследований – 17,4%. Подразделенность наиболее возрастных растений популяций сосны обыкновенной выше, нежели зародышей их семян. Дифференциация выборок зародышей, судя по значениям коэффициента генетической дистанции H_{ei} , также ниже, чем возрастных растений. Снижения в выборках зародышей значений показателей, характеризующих подразделенность и дифференциацию, можно объяснить инбридингом, повышающим гомозиготацию, а значит и однородность семенного потомства изучаемых популяций. Основная вероятная причина возникновения дефицита гетерозигот на этой ранней онтогенетической стадии – самоопыление растений. Дальнейшая деградация популяций, по всей видимости, будет способствовать самоопылению и близкородственным скрещиваниям растений, что в целом может привести к понижению уровня гетерозиготности их семенного потомства и развитию инбредной депрессии на последующих онтогенетических стадиях.

Повышение устойчивости древесных растений к условиям техногенно загрязненных территорий. Многолетний опыт наблюдений за выживаемостью древесных растений на промплощадках и повреждаемостью в санитарно-защитных зонах основных промышленных производств Донбасса свидетельствует, что устойчивые и долговечные насаждения можно создавать лишь на основе ограниченного количества видов. Один из наиболее надежных способов повышения устойчивости формируемых насаждений – это предварительный селекционный отбор наиболее жизнеспособных генотипов в ранее созданных насаждениях, подверженных хроническим эмиссионным воздействиям. Устойчивые деревья сосны крымской, выделенные в насаждениях вблизи металлургических производств Кривого Рога и Мариуполя, характеризовались большим уровнем гетерозиготности, чем в целом деревья этих насаждений [10]. Селекционный отбор можно проводить и на ранних стадиях онтогенеза, выращивая сеянцы в искусственных условиях и фумигируя их сернистым газом в специальных камерах. Проведенные исследования по фумигации двухмесячных сеянцев, выращенных из семян растений (посемейно) сосны обыкновенной промзоны Рубежное-Северодонецк, показали, что потомство отдельных растений характеризовалось более высокой устойчивостью к диоксиду азота. Это, как правило, потомство тех материнских растений, которым свойственна повышенная устойчивость к азотсодержащим эмиссиям химкомбинатов в изучаемой промзоне. Внутривидовой отбор устойчивых генотипов – один из наиболее доступных и перспективных подходов по повышению устойчивости древесных растений, используемых для озеленения техногенно загрязненных территорий в степной зоне Украины. Однако научно-практическая реализация этого подхода находится пока еще в начальной стадии решения.

1. Генкель П. А. Физиология жаро-и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982.– 280 с.
2. Гродзинский Д. М. Надежность растительных систем. – Киев: Наук. думка, 1983. – 368 с.
3. Илькун Г. М. Газоустойчивость растений. – Киев: Наук. думка, 1971. – 146 с.
4. Коршиков І.І. Вплив фенолу на пігментний комплекс листків деревних рослин // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні. – 1978. – Вип.13. – С. 44-48.
5. Коршиков І. І. Фитотоксичность фенольных ингредиентов загрязнения окружающей среды: Автореф. дис....канд. биол. наук.–Вильнюс, 1981.– 24 с.
6. Коршиков І. І. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды: Автореф. дис....д-ра биол. наук.– Киев, 1994. –52 с.
7. Коршиков І. І. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – Киев: Наук. думка, 1996. – 238 с.

8. Коршиков И. И., Котов В. С., Михеенко И. П. и др. Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Устойчивость. Фитоиндикация. Оптимизация.- Киев: Наук. думка, 1995. – 191 с.
9. Коршиков И.И., Калафат Л.А., Игнатенко А.А. Изменчивость показателей репродукции *Pinus sylvestris* L. в лесонасаждениях Украины. // Интродукция и акклиматизация растений. – 1999. – Вып. 32. – С. 149–158.
10. Коршиков И. И., Терлыга Н. С., Бычков С. А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). – Донецк: ООО “Лебедь”, 2002. – 328 с.
11. Котов В. С., Коршиков И. И. Содержание и распределение ртути у цератодона пурпурного *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. // Интродукция и акклиматизация растений.-1987.- Вып. 7.- С. 41-43
12. Кулагин Ю. З. Экологические аспекты преадаптации // Журн. общ. биологии. – 1978. – 39, № 6. – С. 823–828.
13. Медведев В. А., Коршиков И. И., Башкатов В. Г., Тарабрин В. П. Окисление экзогенного индола в изолированных листьях растений // Физиология растений. – 1977. – 24, №4. – С. 858–860.
14. Тарабрин В. П., Чернышова Л. В., Макозинов В. С., Хонахбеев В. И. Содержание микроэлементов в выбросах промышленных предприятий и накопление их в листьях растений// Зеленое строительство в степной зоне УССР.- Киев: Наук. думка, 1970. – С. 170–185.
15. Тарабрин В. П. Адаптация растений в условиях индустриальной среды// Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. – Петрозаводск: КФАН СССР, 1981. – С. 125-128.
16. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей/ Тарабрин В. П., Кондратюк Е. Н., Башкатов В. Г. и др.- Киев: Наук. думка, 1986. – 216 с.
17. Korshikov I.I., Velicoridko T.I., Butilskaya L.A. Structure and variation in *Pinus sylvestris* L. populations degrading due to pollution-induced injury // *Silvae Genetica*. – 2002. – 51, № 2-3. – P. 45–49.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 20.05.2004

УДК 632:632.151

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ТЕХНОГЕННЫМ ЗАГРЯЗНИТЕЛЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

И. И. Коршиков

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Рассматриваются механизмы устойчивости растений к техногенным загрязнителям среды на субклеточном, организменном и популяционном уровнях. Обобщены результаты многолетних исследований по следующим вопросам: фитотоксичность отдельных ксенобиотиков и тяжелых металлов; физиолого-биохимические изменения в листьях древесных растений, произрастающих на промплощадках различных производств Донбасса, а также на территории крупного индустриального города; адаптивные изменения у древесных растений в ходе онтогенеза в экстремальных условиях техногенно загрязненных территорий; особенности структуры популяций травянистых растений, колонизирующих горнорудные отвалы; устойчивость к токсичным газам и тяжелым металлам семенного потомства травянистых растений, спонтанно заселяющих техногенные экотопы; степень влияния аэротехногенных выбросов на семеношение хвойных; изменения в генетической структуре взрослых растений и семенного потомства популяций хвойных, повреждаемых эмиссионными воздействиями; селекционные основы повышения устойчивости древесных растений, используемых для оптимизации техногенно загрязненных территорий в степной зоне Украины.

UDC 632:632.151

PLANTS RESISTANCE TO TECHNOGENOUS ENVIRONMENTAL POLLUTANTS.

I.I. Korshikov

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

The mechanisms of plants resistance to technogenous environmental pollutants are investigated on subcellular, organismic and populational levels. The results of long-term researches are generalized on the following aspects: phytotoxicity of separate xenobiotics and heavy metals; physical and biochemical changes in the leaves of arboreal plants growing on industrial sites of different manufactories of Donbass and also in the territory of a large industrial city; adaptive changes of arboreal plants in the course of ontogenesis under extreme conditions of techogenically polluted territories; peculiarities of the structure of herbaceous plants populations colonizing mine-ore dumps; resistance to toxic gases and heavy metals of herbaceous plants seed progeny spontaneously invading technogenic ecotopes; the degree of aerotechnogenic emissions influence on conifers seminification; changes in genetic structures of mature plants and seed progeny of conifers populations damaged by emissional impact; selectional principles of resistance increase of arboreal plants used for optimization of techogenically polluted territories in steppe zone of Ukraine.