

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ИНВАЗИОННЫХ И АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ РОДА *EPILOBIMUM* В ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СВЯЗАНА С ФУНКЦИОНАЛЬНЫМИ ОСОБЕННОСТЯМИ РАСТЕНИЙ

© 2020 Ронжина Д.А.

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук,
Екатеринбург 620144, Россия;
Тюменский государственный университет, Тюмень 625003, Россия;
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 21.03.2019. После доработки 11.02.2020. Принята к публикации 18.02.2020.

Изучены распределение биомассы по органам, листовые параметры и скорость ассимиляции CO_2 у инвазионных *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и *E. pseudorubescens* A.K. Skvortsov и аборигенного *E. palustre* L. на Среднем Урале. Показано, что *E. adenocaulon* имел максимальную высоту, а *E. palustre* – наибольший диаметр листового полога. Самый компактный по линейным размерам вид *E. pseudorubescens* отличался наименьшей биомассой. Характер распределения биомассы по органам у инвазионных *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* соответствовал растениям с рудеральной стратегией, что выражалось в низкой доле корней и большой доле генеративных органов. Среди изученных видов *E. adenocaulon* отличался наибольшим вложением биомассы в стебель. Аборигенный *E. palustre* имел большую долю корней и листьев и меньшую долю генеративных органов, что свидетельствовало о стресс-толерантных свойствах этого вида. Кроме характера распределения биомассы по органам, *E. palustre* отличался от инвазионных видов большим (в среднем на 30%) количеством хлорофилла и меньшим в 1.2 раза содержанием каротиноидов, а также низкой фотосинтетической активностью хлорофилла. Скорость поглощения CO_2 в расчёте на единицу площади листа была наибольшей у *E. adenocaulon*, имевшего толстые листья с большой массой единицы площади листа (LMA), и превышала значение этого параметра у видов с тонкими листьями с меньшей LMA *E. palustre* и *E. pseudorubescens* в 1.8 и 1.6 раза, соответственно. Отрицательная корреляция между скоростью ассимиляции CO_2 в расчёте на 1 г сухого веса и объёмной плотностью листа (LD) ($r = -0.78$, $p < 0.001$) обусловила максимальное значение скорости фотосинтеза у *E. pseudorubescens*, имевшего наименее плотные листья. Анализ совокупности функциональных черт показал, что изученные виды р. *Epilobium* имеют разные экологические стратегии: *E. palustre* – S (стресс-толерант), *E. adenocaulon* – CR (конкуренто-рудеральная стратегия), *E. pseudorubescens* – R (рудеральный вид). Сделано заключение, что, обладая другими, чем аборигенный *E. palustre*, экологическими свойствами, инвазионные виды не оказывают прямого негативного воздействия на этот вид. Однако, благодаря CR-стратегии *E. adenocaulon* способен внедряться в сообщества прибрежно-водных растений при воздействии на них нарушающих факторов, что приведёт к снижению участия или исчезновению аборигенного стресс-толерантного вида *E. palustre* и его замещению в нарушенных сообществах более конкурентоспособным инвазионным *E. adenocaulon*.

Ключевые слова: инвазии растений, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Epilobium palustre*, распределение биомассы, листовые параметры, содержание пигментов, скорость ассимиляции CO_2 .

Введение

Epilobium adenocaulon Hausskn. и *Epilobium pseudorubescens* A.K. Skvortsov (сем. Onagraceae) – инвазионные для Евразии виды североамериканского происхождения [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010]. Впервые *E.*

adenocaulon был собран на территории России в конце XIX в. в Псковской губернии, а с середины 1960-х гг. начал быстрое распространение в Европейской части и продвижение на восток [Виноградова и др., 2010]. История интродукции и натурализации *E. pseudorubescens*

известна в меньшей степени, поскольку раньше, до идентификации этого вида Скворцовым А.К. [1973], *E. pseudorubescens* объединяли с *E. adenocaulon*. На территории России, в Карелии, *E. pseudorubescens* впервые был найден в 1950 г. [Виноградова и др., 2010]. В настоящее время оба вида широко распространены в Европейской части России и Сибири, а также обнаружены на Дальнем Востоке [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010; Чёрная книга..., 2016]. Они включены в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010] и Чёрную книгу флоры Сибири [2016].

Первоначально *E. pseudorubescens* рассматривался рядом авторов как белоцветковая форма *E. adenocaulon* [Raven, 1968; Фатаре, 1979]. Однако Скворцовым А.К. [1973, 1995] были обнаружены другие, помимо белых лепестков, морфологические признаки: более узкие ланцетные листья, более узкие лепестки цветов и более крупные семена, которые позволили идентифицировать *E. pseudorubescens* и отличить его от *E. adenocaulon*. Кроме того, *E. pseudorubescens* имеет светло-зелёные листья (без красной пигментации) с хорошо выраженным черешком, а наибольшая ширина пластинки нередко находится ближе к её середине (у *E. adenocaulon* – ближе к основанию) [Эбель, 2013]. Вместе с тем, для обоих видов характерны близкие эколого-биологические свойства. По жизненной форме *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* относят к одно-двулетним монокарпикам [Виноградова и др., 2010]. Оба вида являются самоопылителями с высокой степенью гомозиготности, характеризуются низкой генетической изменчивостью и сходны по феноритмотипу [Виноградова, 1992]. Процесс прорастания семян изучен для инвазионного *E. adenocaulon* и аборигенных видов рода *Epilobium* и показано, что условия прорастания семян и процент их всхожести сходны у инвазионного и аборигенных видов [Myerscough, Whitehead, 1966; Асминг, 2007].

Значительная фенотипическая изменчивость позволяет *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* занимать широкий спектр местообитаний во вторичном ареале [Виноградова и др., 2010]. Многие авторы отмечают приуроченность этих видов к открытым влажным

полуестественным и естественным местообитаниям и относят оба вида к экологической группе гигрофитов [Папченков, 2001; Чемерис, 2004; Куликов, 2010; Капитонова, 2011]. Произрастая в аквальных местообитаниях, оба инвазионных вида могут образовывать гибриды с аборигенным *Epilobium palustre* [Скворцов, 1995]. Гибриды обычно стерильны и образуются очень редко [Цвелёв, 2007]. В сообществах прибрежно-водных растений *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens* и аборигенный *E. palustre* не формируют собственных ассоциаций, а встречаются в качестве сопутствующих видов [Чемерис, 2004; Капитонова, 2011, Сенатор и др., 2017]. Несмотря на сходство двух инвазионных видов, обнаружено, что в большинстве исследованных районов большую инвазионную активность проявляет *E. adenocaulon* по сравнению с *E. pseudorubescens* [Борисова, 2010; Виноградова и др., 2010; Капитонова, 2011, 2015; Трemasова и др., 2012; Чёрная книга..., 2016]. В ряде работ отмечено, что *E. adenocaulon* стал обычным компонентом в прибрежно-водных экосистемах, в то время как *E. pseudorubescens* встречался там реже [Чемерис, 2004; Борисова, 2010; Капитонова, 2011] и более распространён в рудеральных местообитаниях [Виноградова и др., 2010; Третьякова, 2011; Чёрная книга..., 2016]. Кроме того, считается, что *E. pseudorubescens* более теневынослив по сравнению с *E. adenocaulon* [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010].

Физиологические исследования видов рода *Epilobium* посвящены, в основном, изучению процессов семенного размножения и прорастания семян [Myerscough, Whitehead, 1966; Lee et al., 2017] или синтеза и накопления биологически активных веществ, используемых в фармакологии [Barakat et al., 1997; Granica et al., 2014], а также выявлению механизмов устойчивости растений к росту в условиях затопления [Justin, Armstrong, 1987; Lenssen et al., 2003]. Хорошими индикаторами экологических свойств вида являются функциональные черты растений, такие как высота растений, распределение биомассы по органам и листовые функциональные черты (толщина, плотность и сухая масса единицы площади листа,

содержание пигментов и скорость поглощения CO₂) [Lambers et al., 1998; Пьянков, Иванов, 2000; Novick et al., 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013]. Функциональные черты растений позволяют идентифицировать экологические стратегии видов [Westoby, 1998; Pierce et al., 2017] и выявить механизмы адаптации к действию факторов среды [Lambers et al., 1998; Иванов и др., 2008]. Сравнительный анализ функциональных черт растений инвазионных и аборигенных видов нередко используется для установления свойств, обеспечивающих инвазионный потенциал видов [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012]. Проведение такого анализа у близкородственных видов, обладающих общей эволюционной историей развития и комплексом близких эколого-биологических черт, позволяет выяснить физиологические механизмы большей конкурентоспособности инвазионных видов. Ранее было показано, что в прибрежно-водных сообществах Верхнего Поволжья инвазионный *E. adenocaulon* часто встречается вместе с аборигенным *E. palustre* L. [Чемерис, 2004]. На Среднем Урале *E. palustre* также является широко распространённым аборигенным видом, обитающим в переувлажнённых местообитаниях [Определитель..., 1994]. В связи с этим, *E. palustre* был выбран для сравнения с инвазионными *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens*.

Целями данной работы были: 1) выявить физиологические механизмы экологической дифференциации инвазионных видов *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens*, а также аборигенного *E. palustre*; 2) определить экологические стратегии этих видов; 3) оценить конкурентоспособность *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* в переувлажнённых местообитаниях на Среднем Урале. Для этого были изучены функциональные черты *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens* и *E. palustre* и проведён сравнительный анализ этих параметров у растений, произраставших в прибрежно-водных экосистемах.

Материал и методика

Растения были собраны на берегу Верх-Исетского водохранилища (верхнее течение р. Исеть, 56°50.471' с. ш., 60°30.564' в. д). Инвазионные

виды *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* произрастали в сообществе с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний (с доминированием *Persicaria minor* (Huds.) Opiz и *P. hydropiper* (L.) Delabre), аборигенный *E. palustre* – в сообществе с доминированием *Carex acuta* L. Район исследований расположен на восточных предгорьях Урала в подзоне южной тайги. Климат территории умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха около +3 °С. Средняя температура самого холодного месяца (январь) –13 °С, самого тёплого месяца (июль) +19 °С. Годовая сумма осадков 470–540 мм. Продолжительность вегетационного периода от 90 до 115 дней. Для территории характерна большая плотность населения и высокий уровень промышленного и сельскохозяйственного производства [Атлас..., 2014].

У двух инвазионных видов *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens*, а также аборигенного *E. palustre* были изучены биомасса, листовые параметры (площадь, толщина и плотность листьев), содержание пигментов и фотосинтетическая активность листьев. Для анализа брали неповреждённые, полностью сформированные растения, находящиеся в фазе цветения-плодоношения. Высоту, диаметр листового полога и массу растений, а также параметры листьев измеряли в 10 биологических повторностях (10 растений для каждого вида). Структуру биомассы растений, содержание пигментов и скорость поглощения CO₂ определяли в 5 повторностях.

Для изучения структуры биомассы растения выкапывали, очищали от почвы, высушивали, взвешивали и рассчитывали отношение массы отдельных органов к массе целого растения.

Для определения листовых параметров собирали листья среднего яруса с 10 растений. На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012Е (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали, взвешивали и рассчитывали содержание воды и сухого вещества в листе (LDMC, leaf dry matter content, мг/г). Площадь листа устанавливали с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Сухую массу единицы площа-

ди листа (LMA, leaf mass per area, г/м²) вычисляли как $LMA = DW \div S \times 10$ (DW – сухая масса листа, мг; S – площадь листа, см²). Плотность листа (LD, leaf density, г/см³) рассчитывали как $LD = LMA \div T$ (LMA – сухая масса единицы площади листа, г/м²; T – толщина листа, мкм). Кроме этого, определяли отношение площади листьев к массе целого растения (LAR, leaf area ratio, см²/г) по формуле: $LAR = LMR \div LMA \times 100$ (LMR, leaf mass ratio – доля листьев в биомассе целого растения, %; LMA – сухая масса единицы площади листа, г/м²).

Максимальную скорость поглощения CO₂ (A_{max}, мкмоль CO₂/(м² с)) измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при освещённости 1800 мкмоль/(м² с), содержании CO₂ 380 ppm, влажности 50% и температуре 24 °C.

Для измерения содержания пигментов брали высежки из тех же листьев, на которых определяли газообмен. Пигменты экстрагировали 80%-м ацетоном и измеряли оптическую плотность экстрактов на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам [Lichtenthaler, Wellburn, 1983] с пересчётом на единицу площади листа. Долю хлорофиллов, входящих в светособирающий комплекс (Chl_{LHC}, chlorophyll of light-harvesting complex, %), определяли, используя подход Дымовой О.А. и Головки Т.К. [2007]. Фотосинтетическую активность хлорофилла (A_{chl}, мкмоль CO₂/(г Chl с)) рассчитывали делением скорости поглощения CO₂ на единицу площади листа на содержание пигментов в единице площади листа.

Для установления влияния фактора «Вид» (*E. palustre*, *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens*) на изученные показатели был проведён однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Для оценки достоверности различий между средними значениями использовали Тьюки (Tukey) HSD тест с вероятностью безошибочного прогноза 0.95. Метод парной корреляции Пирсона был применён для определения силы и характера связей между изученными параметрами. На графиках приведены средние значения показателей со стандартной ошибкой.

Результаты

Структура биомассы видов рода *Epilobium*.

Сравнительный анализ размеров растений у изученных видов показал, что *E. adenocaulon* был выше, чем *E. palustre* и *E. pseudorubescens* в среднем на 15% и 34%, соответственно (рис. 1).

В то же время, *E. palustre* имел в среднем на 65% больший диаметр листового полога по сравнению с инвазионными видами. Самый компактный по линейным размерам вид *E. pseudorubescens* характеризовался также наименьшей биомассой. Отношение площади листьев к массе целого растения (LAR) у *E. adenocaulon* было на 60% ниже, чем у *E. palustre* и *E. pseudorubescens*. Биомасса растений положительно коррелировала с их высотой ($r=0.88$, $p<0.0001$).

Анализ распределения биомассы растения по органам показал, что у инвазионных видов доли корней и листьев были меньше в 1.2 раза, а доли генеративных органов больше в 3 раза у *E. adenocaulon* и в 5 раз у *E. pseudorubescens* по сравнению с аборигенным *E. palustre* (рис. 2).

Среди изученных видов *E. adenocaulon* отличался наибольшим вложением биомассы в стебель.

Листовые параметры у видов рода *Epilobium*. Анализ значений листовых параметров показал, что изученные виды не имели достоверных различий по площади листа (рис. 3).

E. adenocaulon имел в 1.7 раза более толстые листья и в 1.3 раза более плотные листья, чем другие виды. При одинаковой толщине листа у *E. palustre* и *E. pseudorubescens*, небольшая плотность листьев *E. pseudorubescens* обусловила меньшую (на 20%) сухую массу единицы площади листа (LMA) по сравнению с *E. palustre*. Таким образом, вследствие изменения толщины и/или плотности листа в ряду *E. adenocaulon* – *E. palustre* – *E. pseudorubescens* наблюдались уменьшение LMA, которое сопровождалось закономерным снижением содержания сухого вещества в листе (LDMC) ($r=0.98$, $p<0.00001$) и увеличением содержания воды ($r=-0.98$, $p<0.00001$) (рис. 3). Корреляционный анализ показал, что LMA отрицательно связан с LAR ($r=-0.95$, $p<0.000001$) и положительно с высотой ($r=0.72$, $p<0.01$) и биомассой растений ($r=0.69$, $p<0.01$).

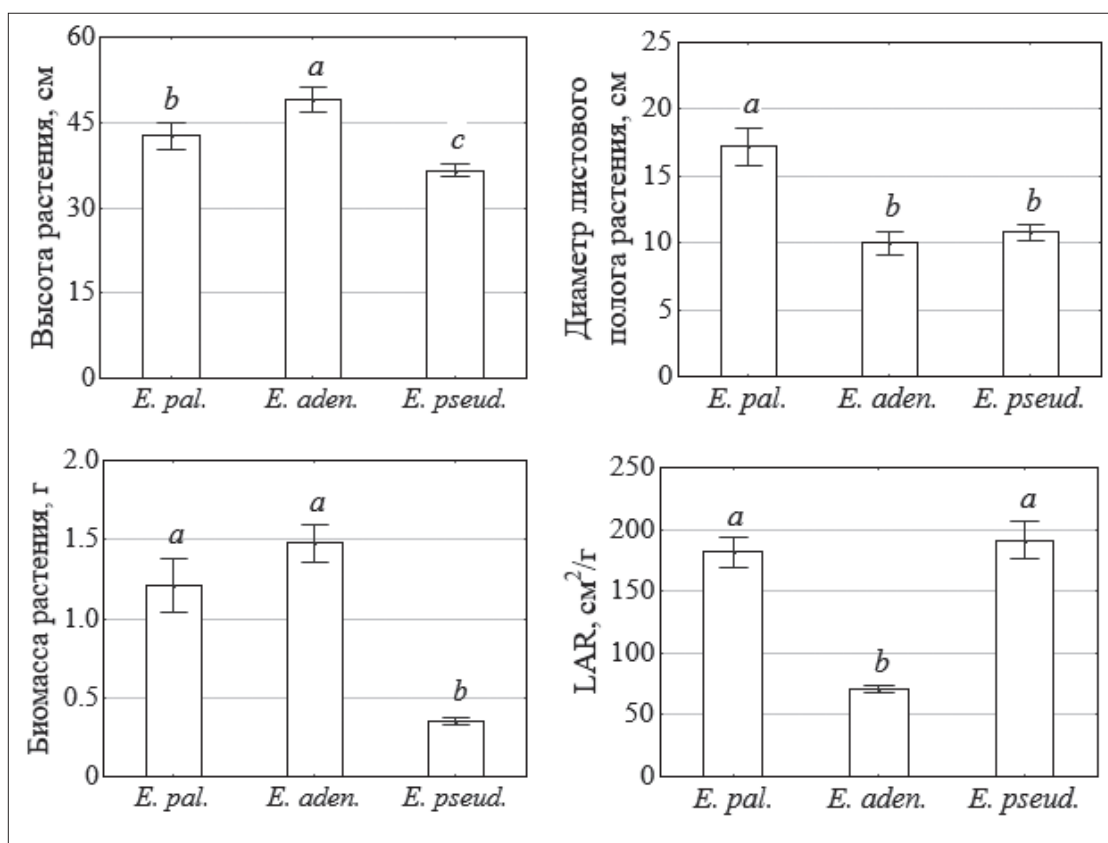


Рис. 1. Высота, биомасса и размеры листового полога растения (диаметр и LAR, leaf area ratio) у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

Содержание пигментов у видов рода *Epilobium*. Анализ содержания пигментов в единице площади листа показал, что *E. palustre* отличался от инвазионных видов большим (в среднем на 30%) количеством хлорофиллов и

меньшим в 1.2 раза содержанием каротиноидов (рис. 4).

Отношение хлорофиллов a/b увеличилось в ряду *E. palustre* – *E. adenocaulon* – *E. pseudorubescens*, что сопровождалось

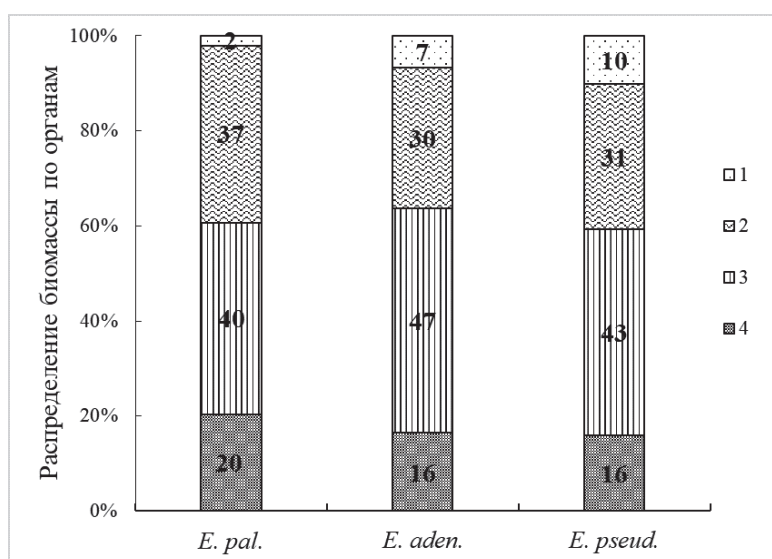


Рис. 2. Распределение биомассы по органам у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). 1 – генеративные органы, 2 – листья, 3 – стебли, 4 – корни. Цифры на столбцах диаграммы – среднее значение доли органов ($n=5$).

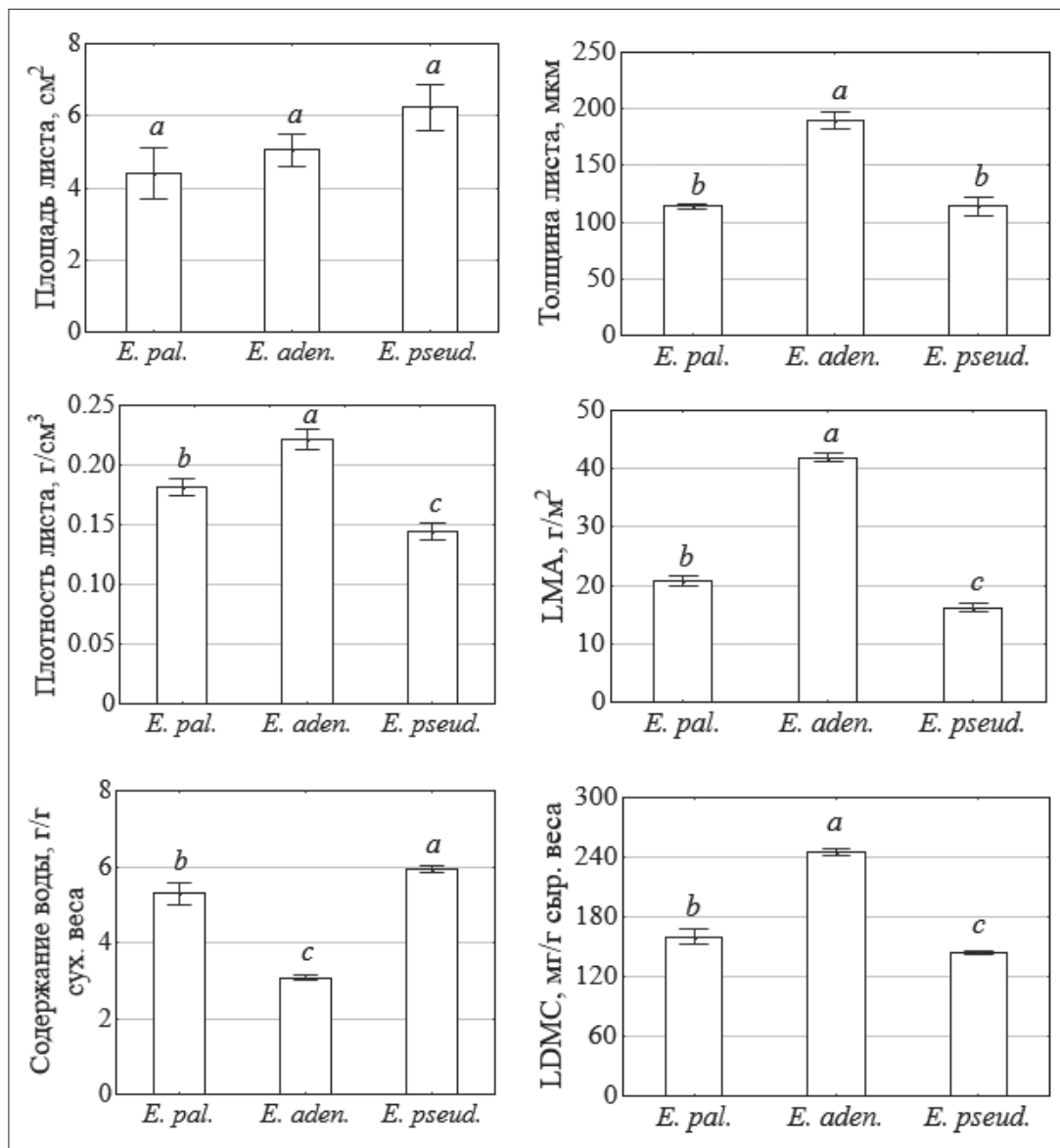


Рис. 3. Листовые параметры (LMA – сухая масса единицы площади листа, LDMC – содержание сухого вещества в листе) у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

закономерным снижением доли хлорофиллов светособирающего комплекса (рис. 4). Отношение хлорофиллов к каротиноидам также уменьшалось в ряду *E. palustre* – *E. adenocaulon* – *E. pseudorubescens* и отрицательно коррелировало с отношением хлорофиллов a/b ($r = -0.90$, $p < 0.00001$). Фотосинтетическая активность хлорофилла у инвазионных видов *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* была в 2.0 и 1.6 раза выше по сравнению с *E. palustre* (рис. 4).

Скорость поглощения CO₂ у видов рода *Epilobium*. Скорость поглощения CO₂ в расчёте на единицу площади листа была связана параметрами структуры листа и положитель-

но коррелировала с толщиной листа и LMA ($r = 0.81$, $p < 0.001$ и $r = 0.84$, $p < 0.0001$, соответственно). В соответствии с этим, значение данного показателя было наибольшим у *E. adenocaulon*, имевшего толстые листья с большей LMA, и превышало скорость ассимиляции CO₂ у видов с тонкими листьями с меньшей LMA *E. palustre* и *E. pseudorubescens* в 1.8 и 1.6 раза, соответственно (рис. 5).

Скорость поглощения CO₂ в расчёте на 1 г сухого веса листа также была связана со структурой этого органа, а именно с плотностью листовой пластинки. Отрицательная корреляция между этими параметрами ($r = -0.78$, $p < 0.001$) обусловила максимальное значение скорости

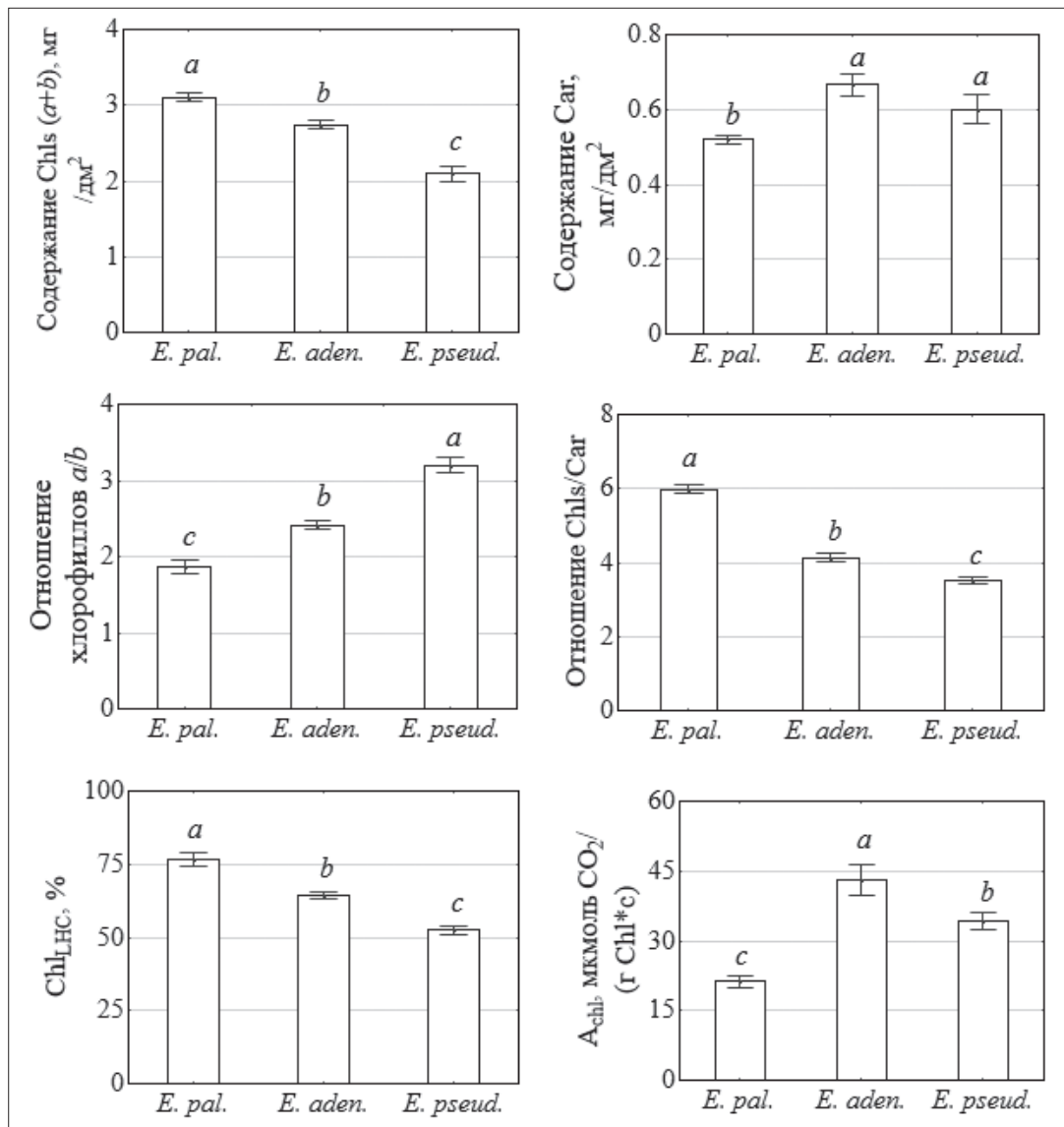


Рис. 4. Показатели пигментного комплекса листьев у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Chl(s) (chlorophyll(s)) – хлорофилл(ы), Car (carotenoids) – каротиноиды, Chl_{LHC} (chlorophyll of light-harvesting complex) – хлорофилл светособирающего комплекса, A_{chl} – фотосинтетическая активность хлорофилла. Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

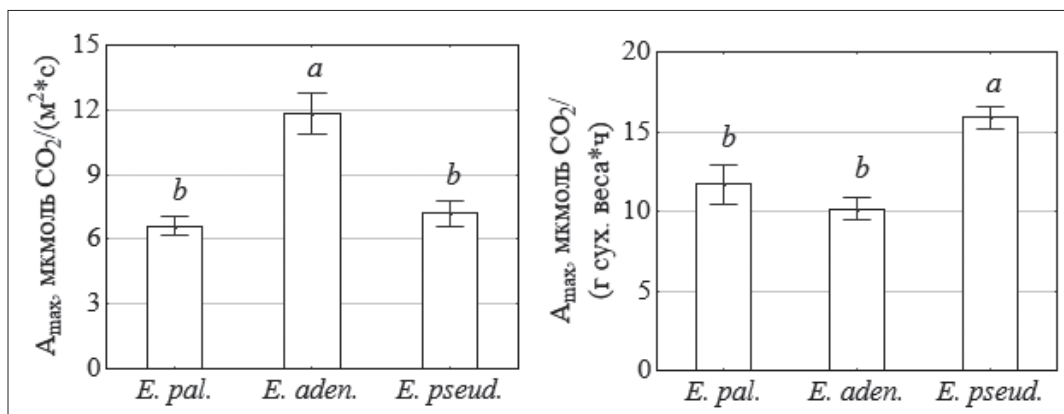


Рис. 5. Скорость поглощения CO₂ (A_{max}) у *Epilobium palustre* (*E. pal.*), *Epilobium adenocaulon* (*E. aden.*) и *Epilobium pseudorubescens* (*E. pseud.*). Буквами обозначена достоверность отличий по Тьюки (Tukey) HSD тесту при $p < 0.05$.

фотосинтеза в расчёте на 1 г сухого веса у вида *E. pseudorubescens*, имевшего наименее плотные листья (рис. 5). Скорость поглощения CO₂ в расчёте на единицу площади листа была в большей степени связана с высотой растений ($r=0.67$, $p<0.01$), чем с их биомассой ($r=0.55$, $p<0.05$) и отрицательно коррелировала с отношением общей площади листьев к массе растения ($r=-0.81$, $p<0.001$).

Обсуждение

Экологическая стратегия вида характеризует совокупность его экологических свойств. Существуют разные подходы к отбору черт растений, необходимых для определения стратегии вида. Тем не менее большинство из авторов отмечают важность жизненной формы, продолжительности жизни и размеров растения для идентификации стратегии вида [Grime et al., 1988; Westoby, 1998; Hodgson et al., 1999]. Как было отмечено выше, изученные нами инвазионные виды *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* сходны по жизненной форме [Виноградова и др., 2010]. Ранее установлено, что продолжительность жизни этих видов также одинакова, они являются двулетниками [Виноградова и др., 2010]. Известно, что короткий цикл развития является одним из признаков растений с рудеральной стратегией (R-стратегия) [Grime et al., 1988]. Наши исследования показали, что характер распределения биомассы по органам у *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* также соответствовал R-стратегам, что выражалось в низкой доле корней и большой доле генеративных органов (рис. 2). Именно такие особенности ранее были выявлены у рудеральных видов растений Среднего Урала [Пьянков, Иванов, 2000].

В отличие от двух других изученных видов, *E. adenocaulon* имел большую долю стеблей в биомассе (рис. 2). Как было установлено для инвазионной *Bidens frondosa* L. [Ронжина, 2017], большая доля стеблей может быть конкурентным преимуществом вида, так как обеспечивает большие размеры растения, необходимые для перехвата фотосинтетически активной радиации, и одновременно снижает затраты на построение биомассы целого растения, поскольку конструкционная

цена стеблей у травянистых растений меньше, чем энергетическая стоимость листьев и семян [Poorter, 1994]. Большая доля стеблей в биомассе обнаружена также у инвазионного *Heracleum sosnowskyi* Manden. по сравнению с аборигенным *Heracleum sibiricum* L. [Весёлкин и др., 2017; Бетехтина и др., 2018]. Помимо особенностей распределения биомассы, *E. adenocaulon* характеризовался наибольшей высотой и значительной биомассой по сравнению с другими изученными видами (рис. 1), что свидетельствует о выраженности конкурентных свойств у *E. adenocaulon*.

Физиологической основой для большой конкурентоспособности *E. adenocaulon* стала высокая скорость поглощения CO₂ единицы площади листа (рис. 5), которая была обеспечена толстыми листьями с большей LMA (рис. 3). Аналогично нашим результатам большой ассимиляционный потенциал инвазионного *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенным *H. sibiricum* был также обеспечен плотными листьями с большой фотосинтетической активностью единицы площади листа [Весёлкин и др., 2017; Бетехтина и др., 2018]. Следует отметить, что у других изученных видов аквальных местообитаний (*Elodea canadensis* Michx., *Bidens frondosa* L.), напротив, были обнаружены листья с меньшей LMA по сравнению с аборигенными видами [Ронжина, 2006, 2017]. Снижение LMA обычно сопровождается увеличением относительной листовой поверхности на единицу сухой массы растения (LAR), что также приводит к возрастанию фотосинтетической продуктивности растений [Lambers et al., 1998; Ронжина, 2017]. Таким образом, в отличие от других инвазионных видов аквальных местообитаний, у *E. adenocaulon* большой фотосинтетический потенциал растения был обеспечен высокой скоростью поглощения CO₂ единицы площади листа, а не развитием большой ассимиляционной поверхности растения.

Ранее у водных и прибрежно-водных растений были обнаружены положительные корреляции между скоростью фотосинтеза, LMA и количеством фотосинтетических клеток в единице площади листа, что свидетельствует о том, что листья гидро- и гигрофитов состоят

преимущественно из фотосинтетических тканей с большими воздухоносными полостями [Ронжина, Пьянков, 2001; Ронжина и др., 2004]. Поскольку среди трёх изученных видов *E. adenocaulon* имел листья с наибольшими значениями LMA и скорости фотосинтеза, можно предположить, что для этого вида характерно также самое большое число фотосинтетических клеток. Как было показано ранее, большое количество фотосинтетических элементов (клеток и хлоропластов) свойственно для растений с C (конкурентной) и R (рудеральной) стратегиями [Pyankov et al., 1998]. Таким образом, результаты наших исследований позволяют заключить, что размер растений, распределение биомассы по органам, структура и функциональная активность листьев отражают промежуточный тип стратегии CR (конкурентно-рудеральный) инвазионного *E. adenocaulon*. В работе Grime et al. [1988] *E. adenocaulon* также был отнесён к CR-стратегам на основании определения таких параметров как скорость роста и морфологический индекс (бальная оценка высоты и габитуса растения). Такая стратегия предполагает, что данный вид может проявлять инвазионную активность в сообществах прибрежно-водных растений с разной степенью нарушения и в сообществах с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний.

Среди трёх изученных видов инвазионный *E. pseudorubescens* был наиболее компактным растением с наименьшей биомассой (рис. 1). В совокупности с особенностями распределения биомассы по органам, такими как большая доля генеративных органов и маленькая доля корней (рис. 2), это свидетельствовало о рудеральной стратегии данного вида. Помимо небольших размеров и биомассы, *E. pseudorubescens* имел самое низкое содержание хлорофиллов в единице площади листа среди трёх изученных видов (рис. 4). Это объясняет наблюдение некоторых авторов [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010; Эбель, 2013], что листья *E. pseudorubescens* более светлые по сравнению с *E. adenocaulon*. Другими специфическими чертами пигментного комплекса листьев *E. pseudorubescens* были низкая доля пигментов светособирающего комплекса и большая доля каротиноидов

(рис. 4). Ранее показано, что у растений открытых местообитаний уменьшаются размеры светособирающего комплекса в основном за счёт уменьшения количества хлорофилла *b* и возрастает роль каротиноидов в защите фотосинтетического аппарата от фотоокисления при высокой инсоляции [Ронжина и др., 2004; Дымова, Головкин, 2007]. Это позволяет заключить, что особенности соотношения пигментов в листьях *E. pseudorubescens* характеризовали данный вид как наиболее светлюбивый среди трёх изученных. Поскольку эвритопный *E. pseudorubescens* нередко встречается в затенённых условиях, ранее было сделано заключение о его теневыносливости [Скворцов, 1995; Виноградова и др., 2010]. Можно предположить, что пигментный комплекс *E. pseudorubescens* обладает большой пластичностью, позволяющей регулировать количество и соотношение пигментов в зависимости от условий освещения.

В отличие от *E. adenocaulon*, *E. pseudorubescens* имел тонкие и менее плотные листья с низким содержанием сухого вещества (рис. 3). Ранее такие структурные особенности листьев были обнаружены у инвазионной *Bidens frondosa* L. [Ронжина, 2017]. Низкое содержание сухого вещества в листе и небольшое количество хлорофиллов в единице площади листа свидетельствовали о наименьшем количестве клеток и хлоропластов в единице площади листа у *E. pseudorubescens* среди трёх изученных видов [Ронжина и др., 2004; Ронжина, Иванов, 2014]. Это указывает на неплотную упаковку клеток мезофилла внутри листа, что имеет значение для процесса газообмена. Рыхлая структура листа может обеспечить большую свободную от клеточных контактов поверхность мезофилла и большую поверхность хлоропластов, обращённых в межклетники, что увеличивает проводимость мезофилла для диффузии углекислоты и скорость фотосинтеза [Oguchi et al., 2003; Иванова и др., 2006; Kodama et al., 2011]. Наше исследование также показало, что неплотная структура листа способствовала оптимизации газообмена листьев *E. pseudorubescens*. Так, скорость поглощения CO₂ на единицу площади листа у *E. pseudorubescens* была сходна с *E. palustre*, в расчёте на 1 г хлорофилла превосходила ско-

рость поглощения CO_2 у *E. palustre* в 1.6 раза, а в расчёте на 1 г сухого веса была максимальной среди трёх изученных видов (рис. 5).

Известно, что помимо влияния на скорость газообмена, особенности структуры листа тесно связаны с химическим составом и, как следствие, имеют значение для величины энергетической стоимости их построения [Poorter et al., 2006; Ронжина и др., 2010; Ронжина, Иванов, 2014]. Так, снижение количества сухого вещества в листе и уменьшение LMA приводит к уменьшению конструкционной цены листьев [Ронжина, Иванов, 2014; John et al., 2017]. Благодаря низкой энергетической стоимости построения листьев, растения с низким содержанием сухого вещества в листе и LMA могут оптимизировать фотосинтетическую продуктивность растения, формируя большую площадь листьев в расчёте на единицу массы растения (LAR). Таким образом, в отличие от *E. adenocaulon*, фотосинтетический потенциал *E. pseudorubescens* был обеспечен развитием большой ассимиляционной поверхности растения, а не высокой скоростью поглощения CO_2 единицы площади листа. В целом, структурно-функциональные черты фотосинтетического аппарата *E. pseudorubescens*, такие как тонкие листья с низким содержанием сухого вещества в листе, небольшой LMA и высокой фотосинтетической активностью в расчёте на 1 г хлорофилла и 1 г сухого веса листа, должны обеспечить этому виду эффективное использование ресурсов для быстрого роста биомассы и переходу к формированию семян в короткий благоприятный период в нарушенных открытых местообитаниях. Таким образом, размеры растений, характер распределения биомассы по органам и структурно-функциональные особенности листьев отражают принадлежность этого вида к R-стратегам. Такое заключение о стратегии *E. pseudorubescens* вполне согласуется со спектром часто занимаемых этим видом местообитаний, а именно рудеральные и нарушенные прибрежно-водные [Виноградова и др., 2010, Капитонова, 2011, Третьякова, 2011, Чёрная книга..., 2016].

Характер распределения биомассы по органам у аборигенного *E. palustre* свидетельствовал о стресс-толерантных свойствах этого вида, что выражалось в большой доле корней и

листьев и меньшей доле генеративных органов (рис. 2). Ранее подобные особенности были установлены у стресс-толерантных растений Среднего Урала [Пьянков, Иванов, 2000]. Помимо характера распределения биомассы, *E. palustre* имел специфические черты пигментного комплекса, которые заключались в низком отношении хлорофиллов *a/b*, высокой доле пигментов в светособирающем комплексе и небольшой фотосинтетической активности хлорофилла (рис. 4). Известно, что такие признаки свойственны растениям, адаптированным к произрастанию в условиях затенения [Ронжина и др., 2004; Дымова, Головкин, 2007]. О приспособлении к пониженной освещённости свидетельствовал также наибольший среди трёх изученных видов диаметр листового полога растений у *E. palustre* (рис. 1). Более широкий листовый полог способствует уменьшению самозатенения листьев и обеспечивает более равномерное поступление фотосинтетически активной радиации ко всей листовой поверхности растения. В целом, исследование показало, что *E. palustre* является наиболее теневыносливым видом среди трёх изученных. Устойчивость к затенению отражает адаптацию этого вида к произрастанию в нижнем ярусе прибрежно-водных сообществ высокотравных гелофитов или кустарников. Таким образом, характер распределения биомассы по органам, особенности пигментного комплекса и функциональные черты листьев отражают стресс-толерантные свойства аборигенного *E. palustre*. В работе Grime et al. [1988] стратегия *E. palustre* определена как S (стресс-толерант) на основании изучения таких параметров, как скорость роста и морфологический индекс, а также анализа частоты встречаемости вида в разных местообитаниях.

Заключение

Сравнительный анализ функциональных черт у видов рода *Epilobium* позволил выяснить физиологические механизмы их экологической дифференциации, которые заключались в разной структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата растений. Так, листья разных видов отличались по толщине, плотности и содержанию пигментов, что со-

проводилось закономерными изменениями скорости фотосинтеза как в расчёте на единицу листовой поверхности, так и на 1 г сухого веса и 1 г хлорофилла.

Основные различия между аборигенным *E. palustre* и инвазионными видами *E. adenocaulon* и *E. pseudorubescens* были связаны с распределением биомассы по органам и пигментным комплексом растений. По сравнению с инвазионными видами *E. palustre* имел большую долю корней и листьев и меньшую долю генеративных органов. Характерными чертами пигментного комплекса *E. palustre* были низкое отношение хлорофиллов *a/b*, высокая доля пигментов в светособирающем комплексе и небольшая фотосинтетическая активность хлорофилла.

Особенности распределения биомассы по органам и функциональные черты листьев отражали экологические стратегии видов рода *Epilobium*. Аборигенный *E. palustre* проявлял S-стратегию, инвазионный *E. adenocaulon* – CR-стратегию, инвазионный *E. pseudorubescens* – R-стратегию. Обладая стресс-толерантными свойствами, аборигенный *E. palustre* произрастает в ненарушенных местообитаниях в нижнем ярусе сообществ высокотравных гелофитов или кустарников. Близкие по стратегии инвазионные виды будут проявлять большую активность в нарушенных открытых местообитаниях, занятых сообществами с преобладанием однолетников нарушенных переувлажнённых местообитаний. Таким образом, имея другие экологические свойства, чем аборигенный *E. palustre*, инвазионные виды не будут оказывать прямого негативного воздействия на этот вид. Однако, благодаря CR-стратегии *E. adenocaulon* способен внедряться в сообщества прибрежно-водных растений при воздействии на них нарушающих факторов, что приведёт к снижению участия или исчезновению аборигенного стресс-толерантного вида *E. palustre* и его замещению в нарушенных сообществах более конкурентоспособным инвазионным *E. adenocaulon*.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Госзадания Ботанического сада УрО РАН.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Асминг С.В. Морфолого-биологические особенности и экология видов рода *Epilobium* L. в Мурманской области // Вестник ОГУ. 2007. № 10. С. 128–134.
- Атлас Свердловской области / Под ред. В.Г. Капустина, И.Н. Корнева. Екатеринбург: Сократ, 2014. 32 с.
- Бетехтина А.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А., Малыгин М.В., Иванов Л.А. Относительная скорость роста и её компоненты у инвазионного *Heracleum sosnowskyi* и аборигенного *H. sibiricum* // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 4. С. 7–19.
- Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3. № 4. С. 2–9.
- Весёлкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А., Микрюкова М.А., Большаков В.Н., Бетехтина А.А. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазионного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады академии наук. 2017. Т. 473. № 1. С. 114–117.
- Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных видов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Дымова О.А., Головки Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 521–528.
- Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 3. С. 332–339.
- Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушников Р.М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трёхмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 1–10.
- Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 34–42.
- Капитонова О.А. Конспект флоры макрофитов Вятско-Камского Предуралья // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9. № 4. С. 4–85.

- Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 969 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала / Под ред. П.Л. Горчаковского, Е.А. Шуровой, М.С. Князева и др. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Ронжина Д.А. Физиологические аспекты натурализации *Elodea canadensis* Michx. // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международной научной конференции / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырёва. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 2006. С. 87–88.
- Ронжина Д.А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10. № 3. С. 68–79.
- Ронжина Д.А., Иванов Л.А. Конструкционная цена и мезоструктура листьев гидрофитов // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 6. С. 824–832.
- Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Пьянков В.И. Химический состав листа и структура фотосинтетического аппарата высших водных растений // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 3. С. 389–397.
- Ронжина Д.А., Некрасова Г.Ф., Пьянков В.И. Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводных, плавающих и погружённых листьев гидрофитов // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 1. С. 27–34.
- Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 5. С. 661–669.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С. Инвазионные и потенциально инвазионные растения Среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 1. С. 57–69.
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области // Бюл. Гл. бот. сада. 1973. Вып. 87. С. 3–11.
- Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) во флоре России // Бюл. МОИП. 1995. Т. 100, вып. 1. С. 74–78.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярослав. педагогический вестник. Сер. Естественные науки. 2012. Т. 3. № 1. С. 103–111.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–68.
- Фатаре И.Я. Род *Epilobium* в Латвийской ССР // Флора и растительность Латв. ССР. Рига: Зинатне, 1979. С. 129–132.
- Цвелёв Н.Н. О роде *Epilobium* L. (Onagraceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2007. Т. 39. С. 241–259.
- Чемерис Е.В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2004. 158 с.
- Чёрная книга флоры Сибири / Под ред. Ю.К. Виноградовой, А.Н. Куприянова. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Эбель А.Л. О распространении *Epilobium pseudorubescens* (Onagraceae) в Сибири // Turczaninowia. 2013. Т. 16. № 3. С. 112–115.
- Barakat H.H., Hussein S.A.M., Marzouk M.S., Merfort I., Nawwar M.A.M. Polyphenolic metabolites of *Epilobium hirsutum* // Phytochemistry. 1997. Vol. 46. P. 935–941.
- Granica S., Piwowarski J.P., Monika E. Czerwińska M.E., Kiss A.K. Phytochemistry, pharmacology and traditional uses of different *Epilobium* species (Onagraceae): A review // Journal of Ethnopharmacology. 2014. Vol. 156. P. 316–346.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman Inc., 1988. 653 p.
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem // Oikos. 1999. Vol. 85. P. 282–294.
- Hovick S.M., Peterson C.J., Carson W.P. Predicting invasiveness and range size in wetland plants using biological traits: a multivariate experimental approach // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100. P. 1373–1382.
- John G.P., Scoffoni C., Sack L., Buckley T.N., Villar R., Poorter H. The anatomical and compositional basis of leaf mass per area // Ecology Letters. 2017. Vol. 20. P. 412–425.
- Justin S.H.F.W., Armstrong W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding // New Phytologist. 1987. Vol. 106. P. 465–495.
- Kodama N., Cousins A., Tu K.P., Barbour M.M. Spatial variation in photosynthetic CO₂ carbon and oxygen isotope discrimination along leaves of the monocot triticale (*Triticum*×*Secale*) relates to mesophyll conductance and the Pécelet effect // Plant, Cell and Environment. 2011. Vol. 34. P. 1548–1562.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant physiological ecology. New York: Springer-Verlag, 1998. 540 p.
- Lee E.-P., Han Y.-S., Lee S.-I., Cho K.-T., Park J.-H., You Y.-H. Effect of nutrient and moisture on the growth and reproduction of *Epilobium hirsutum* L., an endangered plant // Journal of Ecology and Environment. 2017. Vol. 41. P. 1–9.
- Lenssen J.P.M., Menting F.B.J., Van der Putten W.H. Plant responses to simultaneous stress of waterlogging and shade: amplified or hierarchical effects? // New Phytologist. 2003. Vol. 157. P. 281–290.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Biochemical Society Transactions. 1983. Vol. 603. P. 591–592.

- Myerscough P.J., Whitehead F.H. Comparative biology of *Tussilago farfara* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Epilobium montanum* L. and *Epilobium adeno-caulon* Hausskn. I. General biology and germination // *New Phytologist*. 1966. Vol. 65. P. 192–210.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // *Plant, Cell and Environment*. 2003. Vol. 26. P. 505–512.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S., Cornelissen J.H.C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2013. Vol. 61. P. 167–234.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin III F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Le Stradic S., Penuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Functional Ecology*. 2017. Vol. 31. P. 444–457.
- Poorter H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective // *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction* / Eds. J. Roy, E. Garnier. The Hague: SPB Academic Publishing, 1994. P. 111–127.
- Poorter H., Pepin S., Rijkers T., de Jong Y., Evans J.R., Körner C. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves // *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57. P. 355–371.
- Pyankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissue of plant species of different functional types in a boreal vegetation // *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences* / Eds. H. Lambers, H. Poorter, M.M.I. Van Vuuren. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 71–87.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? // *Biological Invasions* / Ed. W. Nentwig. Berlin: Springer-Verlag, 2007. P. 97–125.
- Raven P.H. *Epilobium* // *Florae Europaea*. Cambridge: University Press, 1968. Vol. 2. 455 p.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 199. P. 213–227.

ECOLOGICAL DIFFERENTIATION BETWEEN INVASIVE AND NATIVE SPECIES OF THE GENUS *EPILOBIUM* IN RIPARIAN ECOSYSTEMS IS ASSOCIATED WITH PLANT FUNCTIONAL TRAITS

© 2020 Ronzhina D.A.

Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, 620144, Russia;
Tyumen State University, Tyumen, 625003, Russia;
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

The biomass allocation, leaf traits and CO₂ assimilation rate of invasive *Epilobium adenocaulon* Hausskn. and *Epilobium pseudorubescens* A.K. Skvortsov and native *Epilobium palustre* L. were studied in the Middle Urals. *E. adenocaulon* had a maximum plant height, and *E. palustre* had the largest diameter of a leaf canopy. *E. pseudorubescens* was the most compact in linear sizes among the species and differed from others by the smallest biomass. The biomass allocation of invasive *E. adenocaulon* and *E. pseudorubescens* corresponded to plants with ruderal strategy, which was expressed in a low root mass ratio and a large generative organs mass ratio. Native *E. palustre* had a large root and leaf mass ratio and a small generative organs mass ratio that indicated the stress-tolerant properties of this species. In addition to the biomass allocation, *E. palustre* differed from invasive species by large (on average 30%) chlorophyll content and 1.2 times less carotenoid content, as well as a low CO₂ assimilation rate per chlorophyll unit. *E. adenocaulon* had thick leaves with a high leaf mass per area (LMA) and the highest rate of CO₂ uptake per unit leaf area which exceeded the value of this parameter in species *E. palustre* and *E. pseudorubescens* with thin leaves with a smaller LMA by 1.8 and 1.6 times respectively. The negative correlation between the rate of CO₂ assimilation per dry weight unit and leaf density (LD) ($r = -0.78, p < 0.001$) determined the maximum value of the photosynthetic rate in *E. pseudorubescens*, which had the least dense leaves. Complex analysis of the plant functional traits showed that the studied species of genus *Epilobium* exhibited different ecological strategies: *E. palustre* – S, *E. adenocaulon* – CR, *E. pseudorubescens* – R. It has been concluded that, possessing ecological properties other than native *E. palustre*, invasive species do not directly affect the native species. However, due to the CR strategy, *E. adenocaulon* is able to invade riparian plant communities under the influence of disturbing factors, which will lead to a decrease in the participation or disappearance of the indigenous stress-tolerant species *E. palustre* and its replacement in disturbed communities by a more competitive invasive *E. adenocaulon*.

Key words: plant invasions, *Epilobium adenocaulon*, *Epilobium pseudorubescens*, *Epilobium palustre*, biomass allocation, leaf traits, pigment content, CO₂ assimilation rate.