

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

© 2020 Лукаткин А.С., Шаркаева Э.Ш.

ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева», г. Саранск, 430005, Республика Мордовия, РФ
e-mail: aslukatkin@yandex.ru, elsharkaeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024. После доработки 18.01.2025. Принята к публикации 10.02.2025.

Исследовали кратковременное влияние стрессовых факторов (повышенной и пониженной температур, засухи) на перекисное окисление липидов (ПОЛ), активность антиоксидантных ферментов (каталаза, аскорбат-пероксидаза (АПО)) и состояние фотосинтетического аппарата (ФСА) по характеристикам флуоресценции хлорофилла (ФХ) в листьях молодых растений древесных и травянистых инвазионных видов – клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), мелколепестника канадского (*Erigeron canadensis* L.), эхиноцистиса лопастного (*Echinocystis lobata* L.), интенсивно распространяющихся в Республике Мордовия. Показано, что ответные реакции различались у древесных и травянистых инвазионных растений. Травянистые виды проявили более высокую устойчивость к абиотическим стрессорам по сравнению с древесными. Предположено, что устойчивость антиоксидантной системы и ФСА чужеродных видов к стрессовым факторам среды является одной из причин высокой инвазионной способности этих растений.

Ключевые слова: инвазионные растения, абиотические стрессы, перекисное окисление липидов, антиоксидантные ферменты, флуоресценция хлорофилла.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-096-107

Введение

В настоящее время чужеродные виды считаются второй по значимости (после разрушения мест обитания) угрозой биоразнообразию [Борисова, 2008]. Вселение чужеродных видов в природные сообщества представляет собой биологическое загрязнение, последствия которого, в отличие от других видов антропогенного воздействия, имеют, как правило, необратимый характер [Дгебуадзе, 2014]. Обилие инвазионных видов можно объяснить климатическими факторами, плотностью населения и долей городского населения в том или ином регионе [Vinogradova et al., 2018]. Большое число чужеродных видов характерно для городских флор [Kühn et al., 2017]; это обусловлено рядом причин, среди которых – торговые и транспортные пути, локализованные в городах [Vila, Pujadas, 2001]; городские водоёмы и водотоки, способствующие внедрению чужеродных видов и освоению ими местообитаний [Planty-Tabacchi et al., 2001; Burton et al., 2005]; городские сады и парки,

являющиеся одним из главных центров распространения и натурализации чужеродных видов [Hulme, 2011; McLean et al., 2017]. Все эти факторы, типичные для городов, являются движущей силой видового разнообразия чужеродных растений.

Среди чужеродных видов выделяется группа инвазионных растений, наиболее активно внедряющихся в естественные фитоценозы и способных изменять структуру и состав растительного покрова. Всего в европейской части России зарегистрированы 277 видов инвазионных растений [Vinogradova et al., 2018]; 52 вида включены в Черную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010], из них в г. Саранск выявлено 44 [Лукаткин, Хапугин, 2018], что составляет 82% всего видового состава наиболее агрессивного компонента чужеродной флоры Средней России в Республике Мордовия (РМ). Однако не все растения из этого списка ведут себя как агрессивные инвазионные виды на данной территории.

Город Саранск и его окрестности, где произрастает большое число чужеродных (в том числе инвазионных) видов растений в условиях нарушенного растительного покрова, позволяют проводить сравнение показателей жизнеспособности растений и ранжировать чужеродные растения по степени их инвазионной активности и устойчивости к абиотическим факторам среды [Gladunova et al., 2014, 2016; Gladunova et al., 2014; Kharugin et al., 2016; Kharugin, 2017]. Формирование популяций инвазионных видов в рамках города позволяет использовать эти растения как базу для анализа их активности и разработки мер противодействия внедрению чужеродных растений в состав растительных сообществ урбоэкосистемы.

Высокая инвазионная способность и интенсивное распространение в самых разнообразных экологических условиях вызывают необходимость изучения физиологических и биохимических особенностей этих растений, особенно их устойчивости к действию стрессовых факторов, в первую очередь абиотических, таких как засуха, холод, засоление, токсичные металлы и т.д.

В литературе имеются отдельные исследования, показывающие, что некоторые инвазионные виды обладают большей стрессоустойчивостью, чем аборигенные. Так, охлаждение инвазионного галофита *Carpobrotus edulis* (L.) L. Bolus привело к повышению содержания абсцизовой кислоты и цитокининов, в результате чего растения смогли предотвратить индуцированное холодом усиление перекисного окисления липидов (ПОЛ) и возможное повреждение фотосинтетического аппарата (ФСА), что свидетельствует о его высокой способности к холодовой акклимации [Fenollosa, 2018b]. Исследование влияния солей никеля и меди на прорастание семян аборигенного вида *Bidens tripartita* L. и чужеродного вида *B. frondosa* L. показано, что семена чужеродного вида оказались устойчивее к действию тяжёлых металлов, чем семена аборигенного; возможно, это связано с большей массой семян *B. frondosa*, что наряду с другими показателями указывает на высокую приспособляемость вида к экстремальным условиям, обеспечивающую его успешное

расселение [Крылова, 2018]. Оценка реакции на засоление при прорастании семян аборигенного вида *Lepidium alyssoides* A. Gray и инвазионных видов *L. draba* L. и *L. latifolium* L. свидетельствует о том, что относительно высокая устойчивость на этапах прорастания и раннего роста растений может способствовать инвазивности этих видов в условиях засоления [Hooks et al., 2018].

Адаптивный потенциал инвазионных видов в сильной степени должен определяться их способностью выдерживать давление неблагоприятных факторов окружающей среды. Поскольку в основе действия различных неблагоприятных факторов лежит возникновение окислительного стресса [Лукаткин, 2002a], то вполне возможно, что у инвазионных видов не будет возникать окислительный стресс (или интенсивность его будет невелика) при попадании в неблагоприятные условия. Известно, что процесс адаптации растений к условиям внешней среды происходит при участии антиоксидантной системы, контролирующей в клетках уровень активных форм кислорода (АФК) [Дмитриев, 2003]. Эффективность функционирования антиоксидантной системы обусловлена содержанием низкомолекулярных компонентов и активностью антиоксидантных ферментов, в том числе аскорбатпероксидазы (АПО) и каталазы, участвующих в детоксикации H_2O_2 в клетках растений [Лукаткин, 2002b]. Высокая приспособленность инвазионных видов к разнообразным условиям существования, в том числе при высокой оксидантной нагрузке, позволяет предположить интенсивное функционирование антиоксидантной системы этих растений.

Состояние ФСА проявляет высокую чувствительность к различным стрессам и поэтому считается адекватным показателем устойчивости растений к стрессам. Одним из методов оценки ФСА растений при стрессах является определение параметров флуоресценции хлорофилла (ФХ) [Sayed, 2003]. ФХ – достоверный показатель активности ФСА высших растений; основными индексами ФХ, которые используются в качестве показателей стрессоустойчивости, являются F_v/F_m , qP , qN и некоторые другие [Strasser et al.,

1998; Zaks et al., 2013]. Маркеры фотоокислительного стресса, включающие параметры ФХ (F_v/F_m), содержание пигментов и АФК, состояние компонентов антиоксидантной системы, а также интенсивность ПОЛ, могут быть полезным инструментом для оценки физиологического состояния растений и их стрессоустойчивости; они дают возможность понять потенциал и силу инвазивных видов, которые необходимы для изучения успеха вторжения [Fenollosa, 2018a].

Наше исследование направлено на изучение устойчивости антиоксидантной системы и ФСА чужеродных видов к стрессовым факторам среды, что, возможно, является одной из причин высокой инвазионной способности этих растений. Для экспериментального подтверждения этого предположения было проведено определение интенсивности ПОЛ, активности антиоксидантных ферментов – каталазы и АПО, а также параметров ФХ в листьях молодых растений исследуемых видов в условиях неблагоприятных температур и засухи.

Материалы и методика

Материалом для исследования служили молодые растения клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), мелколепестника канадского (*Erigeron canadensis* L.), эхиноцистиса лопастного (*Echinocystis lobata* L.); все виды родом из Северной Америки.

Acer negundo L. – клён ясенелистный (семейство Сапиндовые (Sapindaceae)). В настоящее время клён ясенелистный освоил разнообразные местообитания и сформировал на территории Евразии обширный вторичный ареал [Виноградова, 2006]. Натурализация данного вида отрицательно влияет на рост, развитие и возобновление местных лесообразующих видов, что ведёт к необратимым последствиям вырождения пойменных лесов [Абрамова и др., 2019]. В Мордовии вид успешно расселяется по долинам рек и лесным опушкам, конкурируя в древостое с ясенем, липой, клёном остролистным. Ещё более агрессивно он ведёт себя в пойменных дубравах и ивняках, вытесняя из подроста местные виды. Промышленную зону вокруг

посёлков и в городах, равно как и разнообразные вторичные местообитания, вид уже завоевал [Письмаркина, 2006].

Fraxinus pennsylvanica Marsh. – ясень пенсильванский (семейство Маслиновые (Oleaceae)). Предпочитает влажную почву и солнечные места, не боится холодных ветров, проявляет устойчивость к неблагоприятным условиям среды. Эти быстрорастущие долговечные деревья, весьма декоративные, используются в лесных культурах и зелёном строительстве [Виноградова и др., 2010]. Ясень относится к числу деревьев с выраженной аллелопатической активностью [Матвеев, 1994].

Erigeron canadensis L. – мелколепестник канадский (семейство Астровые (Asteraceae)); в Северной Америке произрастает около 180 видов рода *Erigeron* [Борисова, 2008]. Мелколепестник канадский широко распространяется на полях, огородах, свалках, в местах прохождения железнодорожных путей. В ходе натурализации у *E. canadensis* выработались и закрепились на генетическом уровне важные адаптивные признаки, к которым относятся недолгий период роста и быстрое прохождение полного цикла развития (по направлению с юга на север, что соответствует изменениям климатических условий вдоль широтного профиля) [Виноградова и др., 2010].

Echinocystis lobata L. – эхиноцистис лопастной, однолетнее вьющееся растение семейства Тыквенные (Cucurbitaceae). Является особенно агрессивным, что выражается в способности интенсивно размножаться и заселять огромные территории. В настоящее время эхиноцистис лопастной произрастает во всех без исключения районах Средней России [Куклина, Виноградова, 2015].

Город Саранск (54°12' с. ш. и 45°12' в. д.) расположен на границе лесостепной зоны и зоны широколиственных лесов на Приволжской возвышенности. В Саранске и его окрестностях преобладают серые лесные, пойменные аллювиальные почвы и выщелоченные чернозёмы. В окрестностях Саранска преобладают вторичные лиственные леса, луговые сообщества (остепненные и пойменные). Флора г. Саранск включает 907 видов,

в том числе 302 чужеродных [Письмаркина, 2006].

Семена изучаемых инвазионных видов были собраны в местах произрастания в Саранске с нескольких (3–7) растений, хранились в бумажных пакетах и затем были объединены для лабораторных испытаний.

После низкотемпературной стратификации семена помещали в сосуды с почвой (среднесуглинистый деградированный чернозём, 2 кг на сосуд). Растения выращивали в лабораторных условиях в течение 45–60 дней под люминесцентными лампами (Philips TL-D 30/54-765, Польша) с ППФ 50 мкмоль фотонов/м²·с, при 12-часовом фотопериоде, относительной влажности 80% и температуре 25°C. Эти условия были определены как наиболее приемлемые в предварительных экспериментах. Чтобы имитировать условия дефицита воды, саженцы оставляли в тех же условиях роста, без полива в течение 2 дней. Температурный стресс моделировали путем помещения сосудов с молодыми растениями на 6 ч в условия высокой (+40°C) или пониженной (+5°C) температур. Контрольные сосуды, а также варианты с высокой/низкой температурой поливали каждый день.

Сразу после окончания воздействия неблагоприятных факторов в листьях исследуемых растений проводили определения интенсивности ПОЛ, активности антиоксидантных ферментов и параметров ФХ.

Интенсивность ПОЛ оценивали по накоплению продукта окисления – малонового диальдегида (МДА) – по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) [Лукаткин, 2002а]. Для этого навеску высечек листьев (около 1 г) гомогенизировали в 10 мл среды выделения (0.1 М Трис-НСl буфер рН 7.6, содержащий 0.35 М NaCl). К 3 мл гомогената добавляли 2 мл 0.5%-ной ТБК в 20%-ной трихлоруксусной кислоте, инкубировали на кипящей водяной бане 30 мин, фильтровали и регистрировали оптическую плотность фильтра на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 532 нм. Контролем служила среда выделения с реагентом. Концентрацию МДА рассчитывали в мкМ/г сырой массы листьев по молярной экстинкции ($\epsilon = 1.56 \cdot 10^5 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).

Для определения активности каталазы 1 г листовой ткани растирали с 10 мл 50 мМ фосфатного буфера (рН 7.0), центрифугировали 10 мин при 8000g. К 2.9 мл фосфатного буфера приливали 50 мкл полученного ферментного экстракта, непосредственно перед измерением добавляли 180 мкл 3%-ной перекиси водорода. Падение оптической плотности за 1 мин измеряли на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 240 нм, активность рассчитывали в ммоль H₂O₂/г ткани·мин по коэффициенту молярной экстинкции ($\epsilon = 39.4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) [Лукаткин, 2002б].

При определении активности АПО высечки листьев массой 1 г гомогенизировали в 10 мл 50 мМ фосфатного буфера (рН 7.6) с добавлением 0.3 г поливинилпирролидона, центрифугировали 10 мин при 8000g. Реакционная смесь состояла из 50 мкл 0.1 мМ этилендиаминтетраацетата, 300 мкл 0.05 мМ аскорбиновой кислоты, 50 мкл 0.1 мМ H₂O₂, 2.55 мл фосфатного буфера (рН 7,6) и 300 мкл ферментного экстракта, полученного после центрифугирования гомогената. Оптическую плотность регистрировали на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 290 нм против контроля без ферментного экстракта. Для расчёта активности АПО использовали понижение оптической плотности раствора за первые 30 секунд реакции, активность АПО рассчитывали в мкМ/г·мин с использованием коэффициента молярной экстинкции ($\epsilon = 2.8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) [Лукаткин, 2002б].

Параметры ФХ в листьях исследуемых растений определяли с помощью портативного флуориметра Junior PAM (Heinz Walz, Германия). Перед регистрацией кривых индукции ФХ 45–60-дневные проростки сначала помещали в темноту на 60 мин, затем определяли параметры ФХ. Фотохимическую активность оценивали путем расчёта следующих показателей: F_v/F_m – максимальный квантовый выход флуоресценции фотосистемы II; qP – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции [Лукаткин, Тютяев, 2017].

Все опыты повторяли не менее 3 раз, в каждом варианте эксперимента использовали по 30–40 молодых растений. Результаты

обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим показателям с использованием пакета прикладных программ «Microsoft Excel 2007». На диаграммах и в таблицах приведены средние значения из всех опытов с их стандартными ошибками. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали по t-критерию Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

Стрессовое воздействие на растения оценивают различными методами, при этом предпочтительнее использовать экспресс-методы. Мы использовали параметры окислительного повреждения и ФХ, позволяющие быстро определить степень повреждения.

Перекисное окисление липидов является существенной причиной накопления клеточных дефектов. Свободнорадикальные продукты ПОЛ и карбонильные соединения, например МДА, обладают сильным повреждающим действием на мембраны [Лукацкий, 2002а; Anjum et al., 2015]. При действии различных стрессоров на растительные орга-

низмы интенсивность ПОЛ возрастает, и это служит одним из критериев силы стрессового воздействия.

Действие мягких стрессовых факторов (не вызывающих видимые повреждения) на проростки изучаемых инвазивных растений изменяло в их клетках интенсивность ПОЛ, определённую по содержанию ТБК-реагирующих продуктов (рис. 1).

Так, в листьях клёна ясенелистного после нахождения в условиях неблагоприятной повышенной температуры (40°C) наблюдали достоверное при $p \leq 0.05$ возрастание уровня МДА на 8.4% к контролю (рис. 1, А). Пониженная температура привела к более значительному увеличению уровня ПОЛ относительно контроля (на 16.1%), а в условиях водного дефицита интенсивность процессов ПОЛ уменьшилась на 21.5%.

Действие повышенных температур на растения ясеня пенсильванского привело к увеличению содержания МДА на 26.7% относительно контроля (рис. 1, Б). При действии засухи интенсивность ПОЛ в клетках листьев

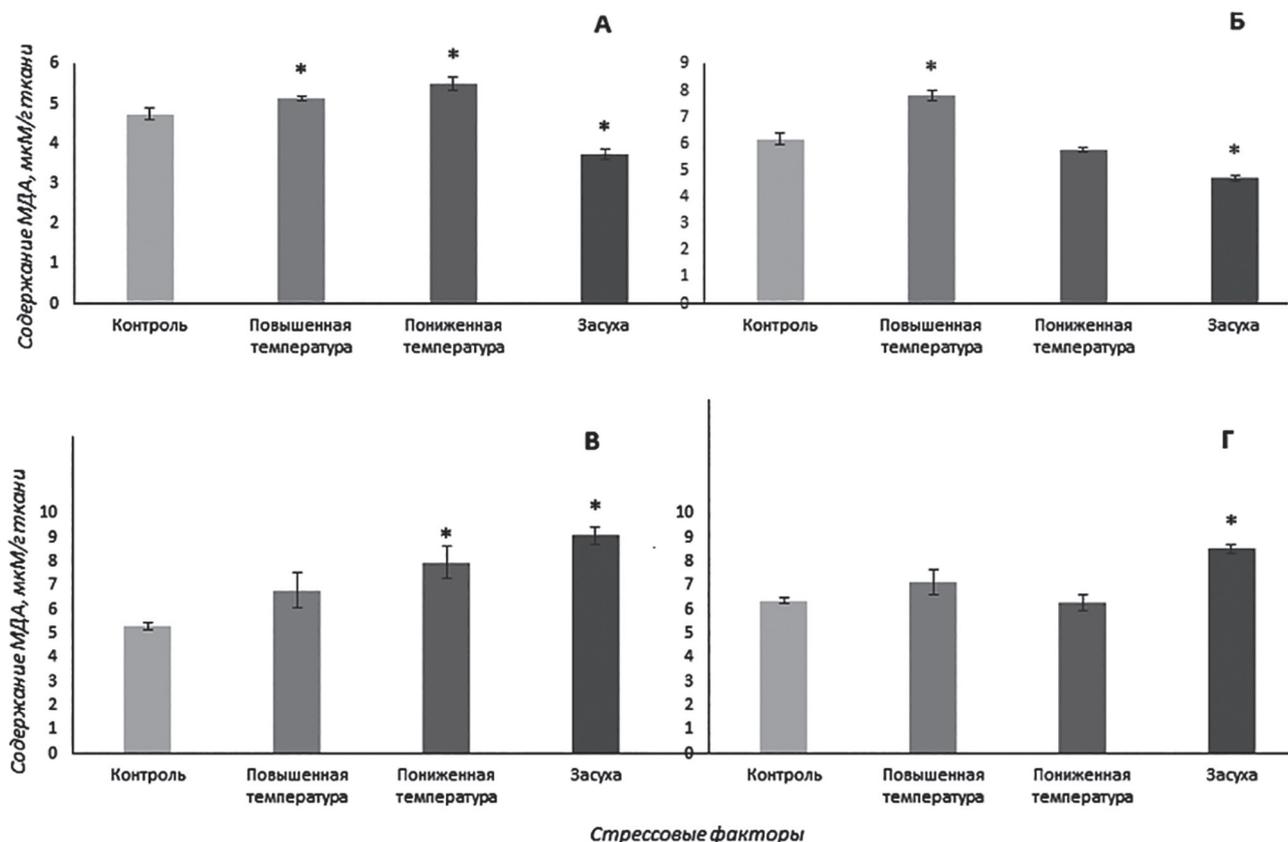


Рис. 1. Интенсивность ПОЛ в листьях инвазивных растений при влиянии стрессовых факторов: А – *Acer negundo*; Б – *Fraxinus pennsylvanica*; В – *Erigeron canadensis*; Г – *Echinocystis lobata* (* – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$).

ясея была ниже значений контрольных растений на 23.8%.

Влияние стрессовых факторов на травянистые инвазионные виды показало несколько иную тенденцию. У мелколепестника канадского все неблагоприятные факторы вызвали усиление процессов ПОЛ: повышенная температура – на 28.3%, пониженная температура – на 50.2% по отношению к контролю (рис 1, В). Самым значительным стрессовым фактором оказалась засуха, в этом случае накопление продуктов ПОЛ возросло на 71.5%. В листьях растений эхиноцистиса лопастного содержание МДА при действии засухи повысилась на 34.7% (рис. 1, Г). Неблагоприятные температуры не оказали существенного влияния на интенсивность ПОЛ, поскольку она не изменялась достоверно относительно контрольных растений. Это может свидетельствовать о том, что на растения мелколепестника канадского и эхиноцистиса лопастного наиболее существенное действие оказала засуха.

Известно, что повышенный уровень ПОЛ свидетельствует о значительном повреждении клеточных мембран, что выявлено при действии разных стрессовых факторов [Лукаткин, 2002а; Anjum et al., 2015]. Это в полной мере относится и к инвазионным растениям, подвергающимся действию стрессоров. Так, в листьях растений инвазионного вида *Lantana camara* L. в условиях температурного стресса уровень ПОЛ повышался; наряду с этим при холодовом и тепловом стрессе значительно возрастала активность ряда антиоксидантов по сравнению с контролем [Nischal, Sharma, 2019]. Авторы предположили, что повышение активности антиоксидантных ферментов в стрессовых условиях свидетельствует об их роли в снижении уровня окислительного стресса.

При развитии окислительного стресса, наряду с активностью прооксидантной системы (АФК, метаболиты на их основе), существенную роль играет функционирование антиоксидантной системы [Лукаткин, 2002а]. Для

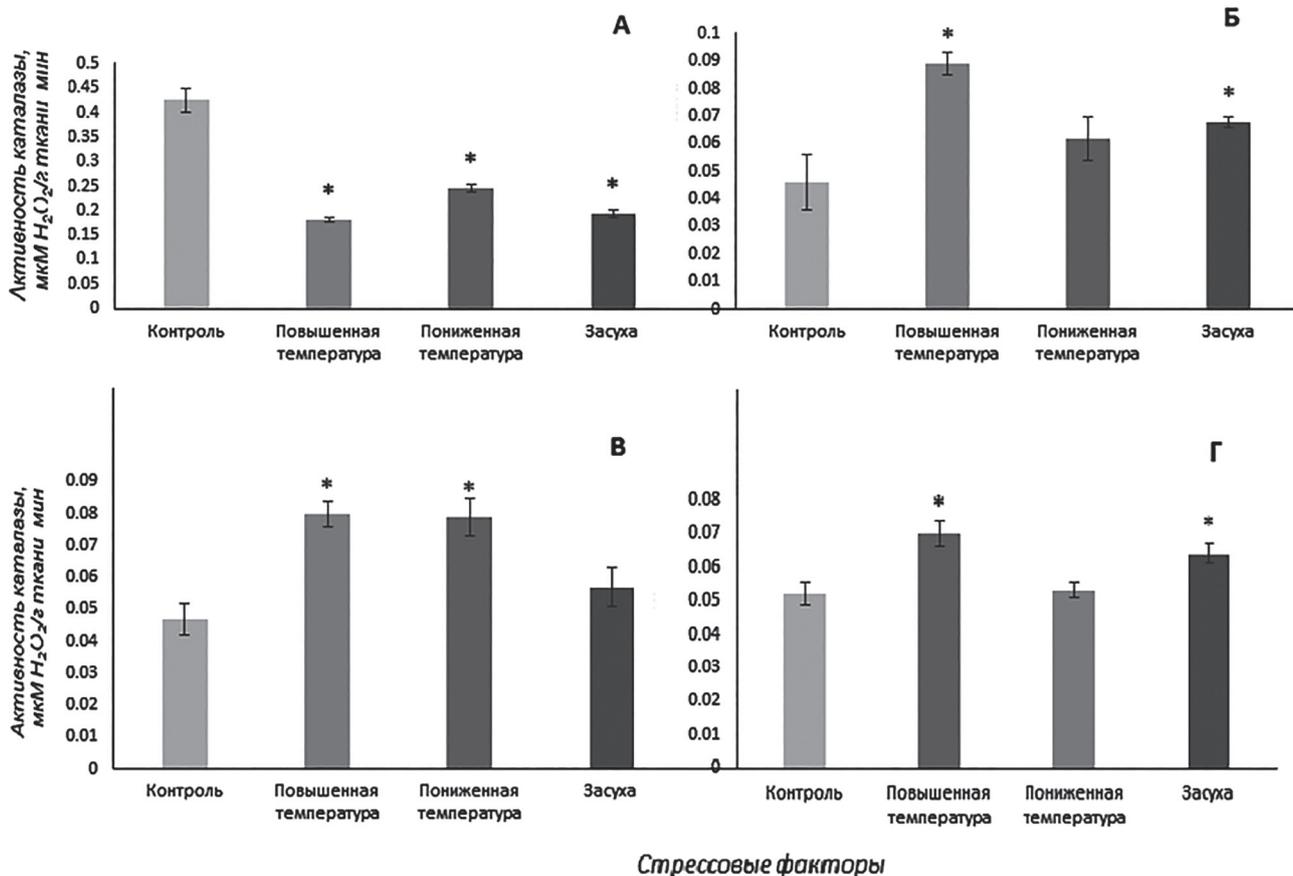


Рис. 2. Активность каталазы в листьях инвазионных растений при влиянии стрессовых факторов: А – *Acer negundo*; Б – *Fraxinus pennsylvanica*; В – *Erigeron canadensis*; Г – *Echinocystis lobata* (* – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$).

оценки адаптивного потенциала инвазивных видов оценивали активность двух ферментов – каталазы и АПО, которые участвуют в удалении пероксида водорода [Anjum et al., 2016].

В наших опытах максимальное снижение активности каталазы (более чем в 2 раза относительно контроля) в листьях клёна наблюдали при повышенной температуре и засухе (рис. 2, А). В условия пониженной температуры активность каталазы снижалась на 47.2%. Это указывает на существенное нарушение деятельности антиоксидантной системы в листьях клёна американского при действии абиотических стрессоров.

Наоборот, в листьях ясеня пенсильванского активность каталазы повышалась при действии неблагоприятных факторов среды (рис. 2, Б). Наиболее выражено (почти в 2 раза) увеличение активности каталазы после воздействия повышенной температуры. В условиях пониженной температуры и засухи, активность каталазы увеличивалась соответ-

ственно на 35.4 и 52.2% относительно контрольного варианта (в первом случае различия с контролем недостоверны).

Определения активности антиоксидантных ферментов у травянистых инвазивных видов после действия различных стрессоров показали, что максимальное усиление активности каталазы (на 68–70%) было в листьях мелколепестника канадского в последствии пониженной и повышенной температур (рис. 2, В). В листьях эхиноцистиса лопастного при повышенной температуре наблюдали увеличение активности каталазы на 23.5%, при действии засухи – на 35.2% по отношению к контролю (рис. 2, Г). Пониженная температура практически не оказала никакого влияния на активность фермента.

Поскольку каталаза – индуцибельный фермент, активность которого существенно возрастает при повышении концентрации субстрата реакции (пероксида водорода), увеличение активности каталазы, наблюдаемое при некоторых воздействиях на растения

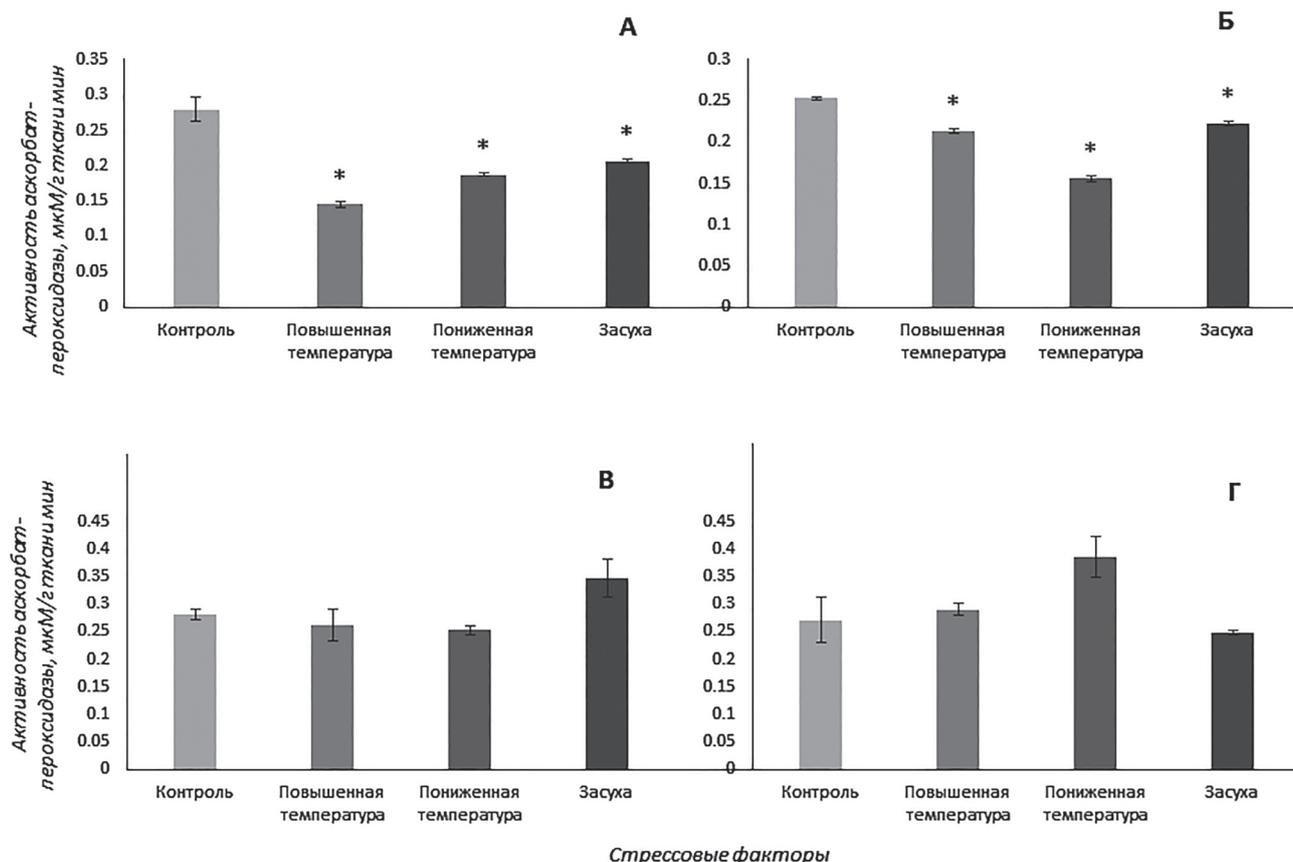


Рис. 3. Активность аскорбат-пероксидазы в листьях инвазионных растений при влиянии стрессовых факторов: А – *Acer negundo*; Б – *Fraxinus pennsylvanica*; В – *Erigeron canadensis*; Г – *Echinocystis lobata* (* – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$).

в наших опытах, может указывать на активацию прооксидантной системы, приводящую к усилению образования АФК, в том числе H_2O_2 [Anjum et al., 2016]. Поэтому повышение активности каталазы в листьях инвазионных растений свидетельствует об интенсивной работе компонентов антиоксидантной системы в стрессовых условиях.

Другой фермент, участвующий в утилизации пероксидов, образующихся в растительных клетках при стрессовых воздействиях, – АПО. В наших опытах были выявлены различия в реакции фермента на действие неблагоприятных температур и засухи у разных видов инвазионных растений (рис. 3).

У растений клёна американского, помещённых в условия повышенной температуры, активность АПО была в 2 раза ниже контроля (рис. 3, А). При действии пониженной температуры активность фермента была снижена на 33.4%, а в условиях засухи – на 26.3% по сравнению с растениями контрольного варианта.

Активность АПО в листьях ясеня пенсильванского также всегда снижалась после действия неблагоприятных факторов, наиболее значительно (на 38.2% относительно контроля) – после воздействия пониженной температуры (рис. 3, Б). В стрессовых условиях с повышенной температурой и засухой падения активности АПО при сравнении с контролем были выражены слабее – на 15.2 и 12.8% соответственно.

Достоверных изменений активности АПО в листьях мелколепестника канадского и эхиноцистиса лопастного в неблагоприятных условиях не выявлено (рис. 3, В и Г). При этом выявлена тенденция к повышению активности фермента у мелколепестника канадского в условиях засухи, а у эхиноцистиса лопастного – пониженной температуры.

Таким образом, анализ активности АПО показал существенное подавление у древесных растений, помещённых в неблагоприятные условия, и отсутствие значительных изменений в листьях травянистых растений в тех же условиях. Очевидно, активность этого фермента играет значительно меньшую роль в противодействии стрессам по сравнению с каталазой.

Для максимального продвижения и заселения территории необходима высокая активность фотосинтеза, и эта активность должна поддерживаться в самых разнообразных условиях; в стрессовых условиях состояние ФСА растений можно эффективно оценивать по различным параметрам ФХ [Лукаткин, Тютяев, 2017]. Одним из них является F_v/F_m ; для большинства растений при развитии в оптимальных условиях максимальное значение этого параметра равно 0.84. Его понижение означает, что перед измерением растение было подвержено влиянию стресса, который повредил функции ФСА, и это привело к снижению эффективности переноса электронов. Параметр qP указывает на восстановленность пула хинонов: чем выше этот коэффициент, тем в большей степени пул хинонов является окисленным, то есть способным к принятию электрона от феофетина и дальнейшему его транспорту по ЭТЦ (электронно-транспортной цепи). Параметр qP представляет долю световой энергии, потребляемой открытыми центрами в реакциях фотосинтеза, в общем количестве поглощаемой ФС (фотосистемы) II энергии [Гольцев и др., 2016].

Наши исследования показали, что в листьях клёна американского после мягких стрессовых воздействий показатель F_v/F_m незначительно отличался от контрольных растений. Наименьшее значение данного параметра наблюдали после действия засухи, где он отличался от контрольного варианта на 8.5% (табл. 1). Аналогичным образом, достоверное снижение F_v/F_m в листьях ясеня пенсильванского происходило тоже после воздействия засухи. В то же время у травянистых инвазионных растений не наблюдали снижения максимального квантового выхода относительно контроля, а в некоторых вариантах внешние воздействия приводили к повышению F_v/F_m . Это свидетельствует об отсутствии повреждения ФСА травянистых видов после мягких стрессовых воздействий.

Однако при моделировании стрессовых условий у инвазионных растений наблюдали достоверное снижение показателя qP . Так, у клёна ясенелистного все стрессовые воздействия способствовали уменьшению qP , при этом более негативное воздействие оказали

Таблица 1. Влияние неблагоприятных условий на параметры флуоресценции в листьях древесных и травянистых инвазионных растений

Воздействие	<i>Acer negundo</i>	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Echinocystis lobata</i>
F_v/F_m				
Контроль	0.795±0.002	0.795±0.006	0.792±0.008	0.814±0.011
Повышенная температура	0.774±0.013	0.819±0.006	0.838±0.007*	0.835±0.021
Пониженная температура	0.800±0.013	0.797±0.005	0.828±0.011*	0.807±0.014
Засуха	0.735±0.008*	0.741±0.004*	0.818±0.005*	0.830±0.005
qP				
Контроль	0.552±0.009	0.494±0.020	0.318±0.024	0.325±0.007
Повышенная температура	0.392±0.010*	0.298±0.034*	0.491±0.026*	0.280±0.009*
Пониженная температура	0.399±0.021*	0.353±0.007*	0.352±0.028	0.281±0.006*
Засуха	0.451±0.031*	0.206±0.001*	0.210±0.015*	0.325±0.016

F_v/F_m – максимальный квантовый выход; qP – коэффициент фотохимического тушения; * – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$.

неблагоприятные температуры, после действия которых qP снижался на 28.3%. Менее выраженные изменения наблюдали при засухе (qP снижен на 18.4%).

В листьях ясеня пенсильванского коэффициент фотохимического тушения после действия стрессоров тоже значительно снижался, особенно после засухи (величина qP уменьшена более чем в 2 раза относительно контроля). Можно отметить, что при данных стрессовых факторах происходит заметное увеличение восстановленности пула хинонов и как следствие – снижение его способности к акцептированию электронов от ФС II.

У травянистого инвазионного вида мелколепестника канадского неблагоприятные стрессовые факторы привели к значительному изменению параметра qP , при этом повышенная температура вызвала возрастание коэффициента фотохимического тушения на 54.2%, а дефицит влаги, напротив, снизил qP на 34.4%.

В листьях растений эхиноцистиса лопастного неблагоприятные температуры вызвали снижение показателя qP на 14.6% по отношению к контролю. В варианте с засухой коэффициент фотохимического тушения в листьях этого вида не отличался от контроля.

Таким образом, при действии мягких стрессов на молодые растения инвазионных

видов изменения характеристик ФХ не всегда указывают на нарушения состояния ФСА. Однако измерения параметров флуоресценции хлорофилла (F_v/F_m), выявленные у инвазионного вида *Lonicera maackii* (Rupr.) Herder при действии затопления, высокой температуры и засухи, позволили авторам сделать заключение, что снижение F_v/F_m компенсировалось возрастанием аллелопатического потенциала и в последующем приводило к успеху в замещении аборигенных растений [Medina-Villar et al., 2020].

Заключение

Изучение воздействия мягких стрессовых факторов, которые не вызывали видимых повреждений – пониженных и повышенных температур, а также засухи – на молодые растения четырех инвазионных видов показало, что реакции на стрессоры отличались у древесных и травянистых растений. У древесных видов (клёна ясенелистного и ясеня пенсильванского) величина оксидативного статуса, определённая по интенсивности ПОЛ в листьях, возрастала после неблагоприятных температур и снижалась при действии засухи. У травянистых растений (в первую очередь мелколепестника канадского) интенсивность ПОЛ при действии стрессовых

факторов всегда возрастала, причём при действии засухи сильнее, чем при неблагоприятных температурах. Таким образом, если на возникновение окислительного стресса в клетках древесных видов сильнее повлияли пониженные и повышенные температуры, то у травянистых видов – дефицит воды.

Активность антиоксидантных ферментов, ответственных за элиминацию АФК, при действии стрессоров была ниже у древесных видов. Самые низкие значения активности каталазы и АПО отмечены в листьях клёна ясенелистного, затем у ясеня пенсильванского. У травянистых инвазионных видов наблюдали повышение активности каталазы, особенно при действии повышенной температуры и засухи. Активность АПО в листьях травянистых инвазионных видов при действии стрессоров достоверно не изменялась.

Параметры ФХ (F_v/F_m , qP) инвазионных видов показали, что ФСА древесных растений более чувствительна к стрессовым факторам по сравнению с травянистыми. У древесных растений наблюдали снижение F_v/F_m после засухи, тогда как у травянистых видов неблагоприятные факторы показывали тенденцию к повышению значений F_v/F_m , более выраженному у мелколепестника канадского. Показатель qP на фоне стрессоров изменялся значительно, особенно у древесных видов, наиболее сильно – у ясеня пенсильванского. У травянистых видов наблюдали неоднозначные изменения данного показателя: повышение qP в листьях мелколепестника канадского при высокой температуре и снижение в условиях водного дефицита, тогда как в листьях эхиноцистиса лопастного – снижение qP при неблагоприятных температурах, но не при засухе. Очевидно, это указывает на различные экологические потребности разных видов инвазионных растений, что особо проявляется при воздействиях стрессовых абиотических факторов.

Слабая физиологическая реакция проростков инвазионных видов на мягкие стрессовые воздействия свидетельствует о высокой устойчивости данных видов к неблагоприятным абиотическим факторам среды; это может служить одним из механизмов высокой инвазионной способности данных растений.

Наиболее критичным для инвазионных видов оказалось действие засухи, поскольку именно при водном дефиците наблюдали максимально негативное действие на физиологические и биохимические показатели у проростков.

Исходя из полученных результатов, для оценки адаптивного потенциала инвазионных растений эффективными критериями оказались интенсивность ПОЛ, активность антиоксидантных ферментов, коэффициент фотохимического тушения qP. Однако следует отметить выраженную видоспецифичность ответных реакций. Вероятно, растения следует подвергать жестким воздействиям стрессовых абиотических факторов для получения более выраженных эффектов. Знание физиологических механизмов адаптивного потенциала инвазионных растений важно для понимания их быстрого распространения в различных экологических условиях и разработки эффективных механизмов их сдерживания.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Абрамова Л.М., Агишев В.С., Хазиахметов Р.М. Вселение клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в пойменные леса северо-запада Оренбургской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 1–9.
- Борисова Е.А. Новые адвентивные виды в областях Верхневолжского региона // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2008. Т. 113, вып. 6. С. 54–55.
- Виноградова Ю.К. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бюллетень Глав. ботан. сада. М.: Наука, 2006. Вып. 190. С. 25–47.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гладунова Н.В., Хапугин А.А., Варгот Е.В. К вопросу об инвазионной активности *Elodea canadensis* Michx. в Республике Мордовия // Инвазионная биология:

- современное состояние и перспективы: мат. рабочего совещания (Москва, 10–13 сентября 2014 г.). М.: МАКС Пресс, 2014. С. 63–67.
- Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 881–908.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–7.
- Дмитриев А. П. Сигнальные молекулы растений для активации защитных реакций в ответ на биотический стресс // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 465–474.
- Крылова Е.Г. Влияние солей никеля и меди на прорастание семян нативного и чужеродного видов рода *Bidens* (Asteraceae) из популяций верхнего и среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 2. С. 30–34.
- Куклина А.Г., Виноградова Ю.К. Фитоинвазии: опасность и экологические последствия // Наука и жизнь. 2015. № 5. С. 107–112.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002а. 208 с.
- Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений: Активность антиоксидантных ферментов в динамике охлаждения // Физиология растений. 2002б. Т. 49, № 6. С. 878–885.
- Лукаткин А.С., Пютяев Е.В. Определение состояния фотосинтетического аппарата высших растений при неблагоприятных воздействиях. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2017. 64 с.
- Лукаткин А.С., Хапугин А.А. Инвазионные виды растений во флоре города Саранска // Сборник материалов XX международного научно-практического форума «Проблемы озеленения крупных городов». М.: Перо, 2018. С. 67–70.
- Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. Самара: Кн. изд-во, 1994. 203 с.
- Письмаркина Е.В. Флора городов Республики Мордовия: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2006. 23 с.
- Anjum N.A., Sofo A., Scopa A., Roychoudhury A., Gill S.S., Iqbal M., Lukatkin A.S., Pereira E., Duarte A.C., Ahmad I. Lipids and proteins – major targets of oxidative modifications in abiotic stressed plants // Environmental Science and Pollution Research. 2015. Vol. 22, No 6. P. 4099–4121.
- Anjum N.A., Sharma P., Gill S.S., Hasanuzzaman M., Khan E.A., Mohamed A.A., Kachhap K., Thangavel P., Devi G.D., Vasudhevan P., Sofo A., Khan N.A., Misra A.N., Lukatkin A.S., Singh H.P., Pereira E., Tuteja N. Catalase and ascorbate peroxidase – representative H₂O₂-detoxifying haeme enzymes in plants // Environmental Science and Pollution Research. 2016. Vol. 23, No 19. P. 19002–19029.
- Burton M.L., Samuelson L.J., Pan S. Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient // Urban Ecosystems. 2005. Vol. 8. P. 93–106.
- Fenollosa E., Munné-Bosch S. Photoprotection and photo-oxidative stress markers as useful tools to unravel plant invasion success // Advances in Plant Ecophysiology Techniques. 2018a. P. 153–175.
- Fenollosa E., Gámez A., Munné-Bosch S. Plasticity in the hormonal response to cold stress in the invasive plant *Carpobrotus edulis* // Journal of Plant Physiology. 2018b. 231. P. 202–209.
- Gladunova N.V., Vargot E.V., Khapugin A.A. *Oenothera biennis* L. (Onagraceae) in the Republic of Mordovia (Russia) // Russian Journal of Biological Invasion. 2014. Vol. 5 (1). P. 12–17.
- Gladunova N.V., Khapugin A.A., Vargot E.V. *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) in the Republic of Mordovia (Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7 (2). P. 129–136.
- Hooks T.N., Picchioni G.A., Schutte B.J., Shukla M.K., Daniel D.L. Sodium chloride effects on seed germination, growth, and water use of *Lepidium alyssoides*, *L. draba*, and *L. latifolium*: Traits of resistance and implications for invasiveness on saline soils // Rangeland Ecology & Management. 2018. Vol. 71, No 4. P. 433–442.
- Hulme P.E. Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens // Trends in Ecology & Evolution. 2011. Vol. 26. P. 168–174.
- Khapugin A.A. *Hieracium sylvularum* (Asteraceae) in the Mordovia State Nature Reserve: invasive plant or historical heritage of the flora? // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2 (4). P. 40–52.
- Khapugin A.A., Silaeva T.B., Utorova Yu.N. Three Maples (*Acer* L., Aceraceae Juss.) in the Republic of Mordovia, Russian Federation // Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis Studia Biologica. 2016. Vol. 1. P. 129–143.
- Kramer D.M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G.E. New flux parameters for the determination of QA redox state and excitation fluxes // Photosynthesis Research. 2004. 79. P. 209–218.
- Kühn I., Wolf J., Schneider A. Is there an urban effect in alien plant invasions? // Biological Invasions. 2017. Vol. 19 (12). P. 3505–3513.
- McLean P., Gallien L., Wilson J.R.U., Gaertner M., Richardson D.M. Small urban centres as launching sites for plant invasions in natural areas: insights from South Africa // Biological Invasions. 2017. Vol. 19 (12). P. 3541–3555.
- Medina-Villar, S., Uscola, M., Pérez-Corona, M.E., Jacobs D.F. Environmental stress under climate change reduces plant performance, yet increases allelopathic potential of an invasive shrub // Biological Invasions. 2020. Vol. 22, No 9. P. 2859–2881.
- Nischal P., Sharma A.D. Antioxidants and secondary metabolites changes in stomata and pollens of invasive alien plant *Lantana camara* // Biologia. 2019. Vol. 74. P. 1279–1294.
- Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E., Salinas Bonillo M.J. Invasions of river corridors by exotic plant species: patterns and causes // Plant invasions: species ecology and ecosystem management / Eds.: Brundu G., Brock

- J., Camarda I., Child L., Wade M. Leiden: Backhuys. 2001. P. 221–234.
- Sayed O.H. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research // *Photosynthetica*. 2003. 41. P. 321–330.
- Strasser R. J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples // *Probing photosynthesis: mechanism, regulation and adaptation* / Eds.: Yunus M., Parthre U., Mohanty P. London: Taylor & Francis. 1998. P. 1–59.
- Vila M., Pujadas J. Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries // *Biological Conservation*. 2001. Vol. 100. P. 397–401.
- Vinogradova Y., Pergl J., Essl F., Hejda M., van Kleunen M., Pysek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20, No 8. P. 1931–1943.
- Zaks J., Amarnath K., Sylak-Glassman E.J., Fleming G.R. Models and measurements of energy-dependent quenching // *Photosynthesis Research*. 2013. 116. P. 389–409.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PECULIARITIES OF WOODY AND HERBAL INVASIVE PLANT SPECIES UNDER STRESS CONDITIONS

© 2020 Lukatkin A.S., Sharkaeva E.Sh.

National Research Mordovia State University, Saransk, 430005, Republic of Mordovia, RF
e-mail: aslukatkin@yandex.ru, elsharkaeva@yandex.ru

We studied the short-term effect of stress factors (high and low temperatures, drought) on lipid peroxidation (LPO), the activity of antioxidant enzymes (catalase, ascorbate-peroxidase (APO)) and the state of the photosynthetic apparatus (PSA) according to the characteristics of chlorophyll fluorescence (CIF) in leaves of young plants of woody and herbaceous invasive species – American maple (*Acer negundo* L.), Pennsylvania ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), Canadian horseweed (*Erigeron canadensis* L.), and wild cucumber (*Echinocystis lobata* L.), spreading intensively in Mordovia Republic. It was shown that the responses were different in woody and herbaceous invasive plants. Herbaceous species showed higher resistance to abiotic stressors as compared to woody ones. It has been suggested that the resistance of the antioxidant system and PSA of alien species to environmental stress factors is one of the reasons for the high invasive ability of these plants.

Key words: invasive plants, abiotic stresses, lipid peroxidation, antioxidant enzymes, chlorophyll fluorescence.