

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЁНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.) НА ФОНЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВ В ГОРОДЕ МОСКВА

© 2024 Воробьева О.А., Черняева Е.В.* , Рысенков Д.А., Викторов В.П.

Московский педагогический государственный университет,
119991, ЦФО, Москва, улица Малая Пироговская, дом 1, строение 1,
e-mail: *evchernyaeva@mpgu.su

Поступила в редакцию 02.10.2024; после доработки 19.04.25; принята к публикации 03.05.25

В статье представлены результаты исследования закономерностей изменения аллелопатической активности инвазивного вида *A. negundo* L. на почвах с градиентом загрязнённости. В образцах листьев из 29 районов г. Москва с различными суммарными показателями загрязнения почв тяжёлыми металлами определили содержание фенольных антиоксидантов и фитотоксичность водных экстрактов в биотесте. Содержание фенольных антиоксидантов в листьях *A. negundo* в диапазоне от $13 \pm 0,26$ до $41,15 \pm 2,92$ мг/г коррелировало с уровнем загрязнения почв. Фитотоксичность водных экстрактов листьев статистически достоверно снижалась по градиенту повышения загрязнения почв и коррелировала с ним. Предполагается образование металлоорганических комплексов с поглощёнными ионами тяжёлых металлов, в которых вещества, ответственные за аллелопатические свойства *A. negundo*, выполняют функцию лигандов. Обсуждается роль в инвазионном успехе *A. negundo* преадаптаций в сфере химической конкуренции за элементы минерального питания, опосредованных синтезом и накоплением фитотоксичных веществ-хелаторов.

Ключевые слова: *Acer negundo*, инвазивный вид, вторичная аллелопатия, фитотоксичность, тяжёлые металлы, суммарный показатель загрязнения почвы, металлоорганические комплексы.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-2-014-026

Введение

Чужеродный инвазивный вид клён ясенелистный (*Acer negundo* L.), сем. *Sapindaceae*, в настоящее время широко распространён в урбоэкосистемах и сопредельных с ними территориях Евразии. Благодаря устойчивости к загрязнению и другим негативным факторам городской среды, *A. negundo* является самым распространённым деревом в озеленении населённых мест, в том числе в России [Виноградова и др., 2022]. В городах *A. negundo* формирует своеобразный тип мононасаждений с преимущественно синантропными видами трав под древесным пологом [Веселкин и др., 2018]. Натурализация и внедрение *A. negundo* в естественные фитоценозы приводит к их существенной трансформации, торможению естественного восстановления и снижению видового разнообразия [Гусев, 2016].

К настоящему времени успешность инвазивного распространения *A. negundo* не

получила исчерпывающего объяснения. Данный вопрос имеет большое экологическое и экономическое значение, его решение важно для понимания причин и движущих сил растительных инвазий. Одной из вероятных причин успеха называют аллелопатические свойства вида, которые являются предметом значительного числа исследований. Однако, несмотря на разнообразие экспериментальных подходов, полученные данные весьма противоречивы. В ряде работ аллелопатическая активность *A. negundo* подтверждена [Александров и др., 2019; Еременко, 2014; Яхновец, Юрченко, 2023], в то же время аналогичный результат получен при воздействии экстрактов листьев аборигенных видов деревьев [Веселкин, Рафикова, 2022]. В других исследованиях аллелопатическая активность была слабой или экстракты листьев оказывали стимулирующее действие (Цандекова, 2020; Nikolaeva et al., 2021). Влияние *A. negundo* на образования микоризы у трав

было незначительным [Веселкин и др., 2019], в процессе минерализации листового опада его фитотоксичность снижалась [Яхновец, Юрченко, 2023].

Во вторичном ареале *A. negundo* произрастает на антропогенно нарушенных территориях, для которых характерно загрязнение почв тяжёлыми металлами (ТМ). В последнее время вопрос о возможной взаимосвязи растительных инвазий с техногенным загрязнением почв широко обсуждается, в том числе в научных обзорах [Yand et al., 2007; Li et al., 2021]. Одним из возможных механизмов опосредованного участия загрязнителей в инвазивном успехе вида является вторичная аллелопатия (*elemental allelopathy*) [Morris et al., 2009]. Последняя развивается в результате аккумуляции растениями, преимущественно в надземной части, избыточных количеств ионов тяжёлых металлов. С опадом ионы металлов перемещаются в почву подкронового пространства, где со временем образуется их повышенная концентрация и, как следствие, усиливается фитотоксичность.

Согласно литературным данным, решающую роль в поглощении корнями ионов тяжёлых металлов играют вещества-хелаторы. Хелатирование является одним из механизмов детоксикации. Металлоорганические комплексы с ионами металлов образуются как в почве под воздействием корневых экссудатов, так и непосредственно в тканях корня. К настоящему времени единого мнения о механизмах поглощения и транспорта металлоорганических комплексов в растениях ещё не сложилось (Петухов и др., 2019). Внесение в почву синтетических хелаторов значительно увеличивало поглощение ионов тяжёлых металлов деревьями [Bian et al., 2018]. Взаимодействие ионов металлов с органическими соединениями может как положительно, так и отрицательно влиять на их фитотоксичность. У хелатированных ионов меди и никеля из листового опада инвазивного вида золотарника канадского *Solidago canadensis* фитотоксичность была значительно ниже, чем у свободных, у ионов кадмия — выше, последние действовали с аллелохимикатами синергически [Li et al., 2021]. В связи с большой массой опада у древесных видов — гипераккумуля-

торов тяжёлых металлов накопление ионов в подкроновой области способно, по мнению исследователей, оказывать существенное влияние на растительные сообщества [Boyd et al., 2001].

В надземной биомассе *A. negundo*, как сообщается, накопление ионов тяжёлых металлов не достигает концентрационного критерия гипераккумуляции. Однако среди древесных пород, используемых для озеленения примагистральных полос, *A. negundo* накапливал наибольшее количество свинца [Олива и др., 2021]. Избыточные количества свинца, меди, никеля, цинка, молибдена, накопленные к осени в надземной части, растения сбрасывали с листовым опадом [Ведерников и др., 2009]. В городских условиях *A. negundo* проявлял высокую чувствительность к загрязнителям, в соответствии с градиентом содержания металлов в почве изменялись длина, толщина и другие морфометрические показатели листьев [Савинов и др., 2018].

Тяжёлые металлы вызывают неспецифические защитные реакции растений на биохимическом уровне. Поступление металлов в растения вызывает окислительный стресс и, как следствие, повышение содержания низкомолекулярных фенольных соединений-антиоксидантов [Колупаев и др., 2019]. Содержание фенольных веществ в листьях увеличивается пропорционально количеству поступающих в них ионов металлов [Петухов и др., 2019; Li et al., 2021], что позволяет экспериментально установить проникновение ионов металлов в надземные органы растений. Кроме того, в ответ на действие стресс-факторов городской среды, в том числе ионов тяжёлых металлов, в растениях может расти содержание аллелохимических веществ [Гродзинский, 1965]. Исследований влияния ионов тяжёлых металлов на аллелопатические свойства инвазивных видов деревьев, в том числе *A. negundo*, не проводилось. Мы предположили, что накопление избытка ионов тяжёлых металлов в листьях *A. negundo* может усиливать его аллелопатическую активность, в том числе посредством вторичной аллелопатии, и таким образом повышать конкурентность по отношению к видам-аборигенам. Тяжёлые металлы являются

наиболее распространёнными загрязнителями в городе Москва, в трети районов столицы выявлено сильное и максимальное загрязнение [Ерофеева, Аникина, 2021]. Целью нашей работы являлось изучение закономерностей изменения фитотоксичности экстрактов листьев особей *A. negundo*, произрастающих в городе Москва на почвах с различным уровнем загрязнения тяжёлыми металлами.

Материал и методика

Места сбора образцов. Согласно СанПиН 2.1.7.1287-03 (приложение 1), отнесение почв к различным числовым категориям загрязнения возможно по значению суммарного показателя загрязнения (СПЗ) (Методические ..., 1982). Места сбора образцов листьев выбирали, основываясь на данных картирования территории Москвы по загрязнению почв тяжёлыми металлами [Карта загрязнения...; СП 47.13330...]. Числовые категории СПЗ почв по тяжёлым металлам в городе Москва: 1 – слабый уровень загрязнения, 2 – умеренный, 3 – сильный, 4 – максимальный. Всего было собрано 29 образцов листьев в различных районах города, из них в числовой категории 1 было собрано три образца, 2 – двенадцать, 3 – десять, 4 – восемь образцов. В качестве нулевого контроля, а именно особей *A. negundo* с незагрязнённой тяжёлыми металлами почвы, собрали образец листьев с деревьев на опушке леса в Пушкинском районе Московской области (табл. 1).

Сбор образцов. Листья собрали в июле 2023 года с деревьев *A. negundo* высотой 5–8 метров примерно одного возраста, находившихся в генеративной фазе развития и произраставших на открытых участках. В каждой локации собирали по 10 листьев с каждого из десяти деревьев. Отбирали листья среднего размера без признаков повреждений вредителями и болезнями с нижних ветвей, ориентированных на север, запад, восток и юг.

Получение экстрактов. В лаборатории листья промыли водопроводной водой, высушили до воздушно-сухого состояния, измельчили и просеяли через сито с диаметром отверстий 2 мм. Из листьев одного сбора получали один смешанный образец (всего 30

образцов). Навески по 1 г сухого материала залили дистиллированной водой в соотношении 1 : 50 v/w (концентрация экстракта 2%) и настояли в темноте при комнатной температуре 24 часа. Полученные экстракты отфильтровывали через бумажный фильтр «Красная лента» и хранили в темноте при 4°C.

Биотестирование. В качестве тест-культуры использовали кресс-салат (*Lepidium sativum* L.), обладающий повышенной чувствительностью к загрязнению почвы тяжёлыми металлами (Николаевский, 2002). Семена раннеспелых сортов кресс-салата (нами использован сорт Весенний) обладают высокой всхожестью, во время быстрого и дружного прорастания характеризуются активным метаболизмом, что делает их более чувствительными к токсикантам. В стерильные чашки Петри на один слой фильтровальной бумаги поместили по 10 семян.

Предварительно семена простерилизовали в течение 15 минут 10%-ным водным раствором гипохлорита натрия и промыли автоклавированной дистиллированной водой. Опыт провели в 5 аналитических повторностях по каждому варианту. В чашки Петри залили по 4 мл экстракта. В качестве контроля использовали аналитические повторности с дистиллированной водой. Каждые 12 часов в течение 5 суток отмечали всхожесть, длину корня и гипокотили. Биотестирование образцов листьев провели дважды, данные объединили.

Показатели прорастания. Средневзвешенный период прорастания одного семени (T_{cp}) и абсолютная скорость прорастания семян (V_{cp}) характеризуют кинетику прорастания семян тест-культуры. Для расчёта первого показателя использовали формулу:

$$T_{cp} = \sum(N_{\%n} \times T_n) / \sum N_{\%},$$

где T_{cp} – средневзвешенное значение периода прорастания семян; $N_{\%n}$ – доля проросших семян в процентах от общего числа семян в каждые отдельные часы n , T_n – число часов с момента закладки биотеста, $\sum N_{\%}$ – итоговый процент проросших семян на последний день наблюдений.

Абсолютную скорость прорастания семян рассчитали по формуле:

$$V_{cp} = N_n / n,$$

Таблица 1. Места сбора образцов листьев *A. negundo* в г. Москва

Числовая категория СПЗ почв по ТМ	Наименование места сбора	Административная единица (район)	Координаты места сбора образцов
–	Пушкино	Московская область, Пушкинский	56.023720° с.ш., 037.834882° в.д.
1	Строгино	Строгино	55.803384° с.ш., 037.419259° в.д.
	Сходненская	Южное Тушино	55.842177° с.ш., 037.419118° в.д.
	Ховрино	Ховрино	55.875469° с.ш., 037.480793° в.д.
2	Автозаводская	Даниловский	55.706708° с.ш., 037.656040° в.д.
	Ботанический Сад	Ростокино	55.842154° с.ш., 037.631306° в.д.
	Владыкино	Отрадное	55.842238° с.ш., 037.590579° в.д.
	Воробьёвы Горы	Гагаринский	55.708884° с.ш., 037.559376° в.д.
	Измайлово	Измайлово	55.786024° с.ш., 037.785164° в.д.
	Краснопресненская	Пресненский	55.757267° с.ш., 037.574770° в.д.
	Кропоткинская	Хамовники	55.745183° с.ш., 037.606471° в.д.
	Новослободская	Тверской	55.778034° с.ш., 037.594848° в.д.
	Павелецкая	Замоскворечье	55.731338° с.ш., 037.639426° в.д.
	Фили	Филёвский парк	55.748613° с.ш., 037.504549° в.д.
	Фрунзенская	Хамовники	55.730413° с.ш., 037.577219° в.д.
	Юго-Западная	Тропарёво-Никулино	55.668814° с.ш., 037.497732° в.д.
3	Авиамоторная	Лефортово	55.752932° с.ш., 037.718249° в.д.
	Алексеевская	Алексеевский	55.818670° с.ш., 037.667618° в.д.
	Бабушкинская	Бабушкинский	55.870759° с.ш., 037.743152° в.д.
	Дмитровская	Дмитровский	55.783198° с.ш., 037.618289° в.д.
	Красные Ворота	Красносельский	55.769168° с.ш., 037.651677° в.д.
	Охотный Ряд	Тверской	55.755223° с.ш., 037.613151° в.д.
4	Верхние Котлы	Нагатино-Садовники	55.683595° с.ш., 037.633434° в.д.
	ЗИЛ	Даниловский	55.697431° с.ш., 037.641653° в.д.
	Алма-Атинская	Капотня	55.647957° с.ш., 037.787242° в.д.
	Алтуфьево	Лианозово	55.906213° с.ш., 037.583385° в.д.
	Люблино	Люблино	55.677457° с.ш., 037.775661° в.д.
	Перово	Перово	55.752775° с.ш., 037.762453° в.д.
	Печатники	Печатники	55.696749° с.ш., 037.717371° в.д.
	Соколиная Гора	Соколиная Гора	55.773984° с.ш., 037.727254° в.д.

где V_{cp} – значение средней абсолютной скорости прорастания семян за период n суток, N_n – число проросших семян за период n суток; n – число суток, за которые проросли семена.

Итоговую всхожесть семян рассчитали по формуле

$$G_i = N_i \times 100 / N$$

где G_i – итоговая всхожесть семян, N_i – количество проросших семян, N – объём выборки.

Показатели линейного роста осевых органов проростков тест-культуры. Абсо-

лютную длину корня (RL) и гипокотилия (L) измерили на 5-й день после посева. Абсолютную скорость роста корня (GRr) и гипокотилия (GR) вычислили по формулам:

$$GRr = RL/n \text{ и } GR = L/n,$$

где GRr и GR – абсолютная скорость роста корня и гипокотилия соответственно, n – число дней эксперимента.

Определение сухого веса и расчёт относительного содержания воды в тканях проростков тест-культуры. Сухой вес корня

(DWr) и гипокотили (DW) по каждому варианту опыта определили после просушивания навесок в термостате при 65 °C в течение 48 часов. При отсутствии изменения веса считали полученные данные окончательными. Относительное содержание воды в тканях корня () и гипокотилия () рассчитали по формуле

$$W = (M_{сыр} - M_{сух}) / M_{сух},$$

где $W(Wr)$ – содержание воды, мг/мг сухого веса, $M_{сыр}$ – сырая масса (мг), $M_{сух}$ – сухая масса (мг).

Определение общего содержания фенольных веществ. В экстрактах содержание фенольных веществ определили спектрофотометрическим методом Фолина и Чокальтеу в модификации [Николаева и др., 2021]. Перед определением экстракты развели в 5 раз дистиллированной водой. Оптическую плотность растворов измеряли при 765 нм на спектрофотометре SmartSpec Plus Spectrophotometer “BioRad Laboratories” (США). Определение проводили в 2 биологических и 5 аналитических повторностях. Содержание суммы фенолов выражали в эквивалентах кофейной кислоты в пересчёте на единицу массы воздушно-сухих листьев (г/в-сухого веса). При построении калибровочной кривой в качестве стандарта использовали кофейную кислоту (Schuchardt, Мюнхен, Германия).

Статистическая обработка данных. Статистическую обработку провели с помощью программы PAST (PAleontological STatistics) версии 4.15. Визуализацию распределения значений в выборках осуществили с использованием диаграмм размаха данных (Box plot), влияние экстрактов листьев *A. negundo* из разных мест сбора образцов на тест-культуру при биотестировании – с помощью неметрического многомерного шкалирования (nMDS) по евклидовым расстояниям (Euclidian distance) между показателями. Проверку достоверности влияния уровня загрязнения почв тяжёлыми металлами на аллелопатическую активность экстрактов провели при помощи линейного дискриминантного анализа (LDA). Проверку нормальности распределения данных в выборках выполнили с помощью теста Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk

test). Дальнейшую проверку значимости при однофакторном сравнении данных осуществили с использованием критерия Краскала-Уоллиса (Kruskal-Wallis test) или Манна-Уитни (Mann-Whitney test), что связано с ненормальностью распределения данных у большей части рассматриваемых выборок. Многофакторные сравнения были проведены с помощью перестановочной непараметрической MANOVA (PERMANOVA test). Из-за ненормальности распределений в выборках был применён непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (Spearman’s correlation coefficient) для определения достоверности влияния фактора на отклик. В таблицах и тексте приведены средние значения со стандартной ошибкой $m \pm SE$.

Результаты

Многомерное шкалирование показало достоверное и значительное отличие полученных данных от данных водного контроля. По совокупности данных по всем показателям, полученным при биотестировании, и по содержанию фенольных веществ в листьях места сбора образцов оказалось возможным достоверно сгруппировать. Получившиеся четыре группы совпали с блоками 1–4, в которые объединили места сбора образцов по числовым категориям СПЗ, так как точность классификации при использовании линейного дискриминантного анализа (LDA) составила 90%, а общее различие между группами является значимым ($p \leq 0.001$, тест PERMANOVA) (рис. 1). Образец, представляющий нулевой контроль из Пушкинского района Московской области, по результатам опыта вошёл в 1-й блок, и в дальнейшем анализе его учитывали как образец из места сбора со слабым уровнем загрязнения почвы.

Анализ данных по отдельным показателям и группам показателей выявил следующую картину.

Содержание фенольных веществ в листьях. Между всеми образцами листьев из разных мест сбора обнаружено достоверное различие ($p \leq 0.001$, тест Kruskal-Wallis). Блоки по СПЗ также достоверно различались по этому показателю ($p \leq 0.01$, тест Kruskal-

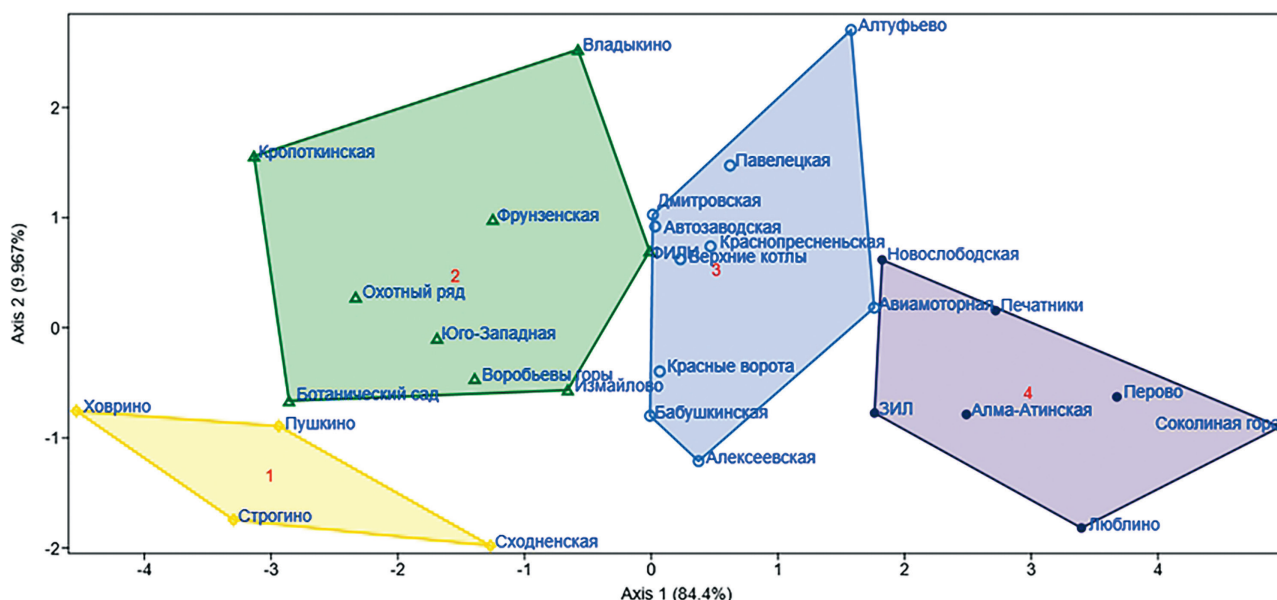


Рис. 1. Группы данных по результатам линейного дискриминантного анализа: числовые категории уровней загрязнения почв тяжёлыми металлами: 1 – слабое загрязнение, 2 – умеренное, 3 – сильное, 4 – максимальное.

Wallis) (табл. 2). Наименьшее содержание фенольных соединений отмечено в образце со слабозагрязнённой почвы (Сходненская), аномально высокое – в образцах с умеренно и сильно загрязнённой почвы (Владыкино, Алтуфьево). При этом попарное сравнение блоков показало статистически достоверное отличие 2-го и 3-го блока от 1-го ($p \leq 0.01$ в каждом случае, тест Mann-Whitney) и отсутствие значимого отличия как между 1-м и 4-м блоками, так и между 2-м и 3-м ($p > 0.05$, тест Mann-Whitney соответственно).

Анализ дисперсии данных по содержанию фенольных веществ выявил значительную асимметрию диаграмм в направлении более высоких показателей. Наиболее значительные различия наблюдались между блоками 1

и 2 с учётом асимметричного расположения медиан. Относительно высокая дисперсия может быть связана с чувствительностью показателя к разнородным локальным условиям роста деревьев, например к близости транспортных магистралей, топографии, экспозиции, к рекреационной нагрузке и другим стрессовым факторам (рис. 2).

Прорастание семян. Действие экстрактов листьев из разных мест сбора образцов на прорастание семян в биотесте достоверно различалось по показателям средневзвешенного периода прорастания одного семени T_{cp} ($p \leq 0.001$, тест Kruskal-Wallis) и абсолютной средней скорости прорастания V_{cp} ($p \leq 0.001$, тест Kruskal-Wallis). Статистически значимого различия по показателю полной всхожести

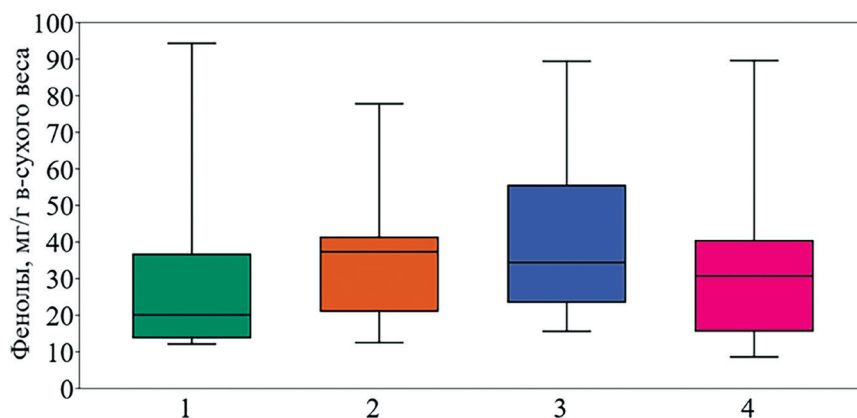


Рис. 2. Диаграмма размаха данных содержания фенольных веществ в образцах листьев *A. negundo* по блокам мест сбора образцов 1–4 с различными уровнями загрязнения почв тяжёлыми металлами: слабым, умеренным, сильным, максимальным соответственно.

Таблица 2. Содержание фенольных веществ в листьях и данные биотестирования экстрактов листьев (всхожесть и показатели линейного роста осевых органов проростков тест-культуры)

Блоки по СПЗ	Места сбора образцов	Содержание фенольных веществ мг/г в-сухого веса	Данные биотестирования				
			Всхожесть	Показатели линейного роста осевых органов проростков			
				<i>Gt</i> (%)	<i>RL</i> (мм)	<i>L</i> (мм)	<i>GRr</i> (мм/сутки)
Контроль		—	100	60,36±1,44	43,93±1,33	10,35±0,26	8,75±0,26
1	Пушкино	37,95±0,65	100	15,23±0,93	15,06±1,04	2,84±0,18	3,01±0,2
	Строгино	39,72±11,08	90±5,77	8,46±0,61	6,03±0,48	1,49±0,12	1,20±0,09
	Ховрино	15,84±0,39	96,66±3,33	10,7±1,44	11,66±1,09	2±0,28	2,33±0,21
	Сходненская	13±0,26	100	14,23±1,45	11,86±1,21	2,68±0,28	2,37±0,24
Среднее значение		26,6±3,64	96,7±1,88	12,2±0,62	11,2±0,57	2,25±0,12	2,23±0,11
2	Ботанический Сад	39,77±0,39	83,33±8,81	11,86±1,03	12,76±0,89	2,17±0,2	2,54±0,17
	Владыкино	76,91±0,37	86,66±6,66	21,7±1,77	21,83±1,41	4,14±0,35	4,36±0,28
	Воробьёвы Горы	40,39±0,72	93,33±6,66	17,3±0,78	12,16±0,72	3,33±0,15	2,43±0,14
	Измайлово	24,27±4,54	96,66±3,33	18,93±1,89	14,66±1,57	3,62±0,36	2,93±0,31
	Кропоткинская	40,72±0,53	96,66±3,33	17,43±1,52	22,56±1,11	3,29±0,3	4,51±0,22
	Охотный Ряд	37,32±0,44	93,33±3,33	18,13±1,15	15,43±1,23	3,43±0,22	3,08±0,24
	Фили	13,29±0,3	100	26,23±1,97	19,46±1,11	5±0,38	3,89±0,22
	Фрунзенская	21,93±0,93	93,33±3,33	19,86±1,68	19,16±1,44	3,78±0,33	3,83±0,28
	Юго-Западная	21,7±1,68	100	22,9±1,6	13,2±0,92	4,38±0,31	2,64±0,18
Среднее значение		35,2±2,46	93,7±1,7	19,4±0,55	16,8±0,45	3,68±0,10	3,36±0,09
3	Авиамоторная	20,73±0,39	93,33±3,33	26,6±2,46	17,63±1,76	5,13±0,48	3,52±0,35
	Автозаводская	23,35±0,63	100	21,3±1,84	22,83±1,43	4,18±0,36	4,56±0,28
	Алексеевская	43,54±7,25	100	20,2±1,92	16,6±1,69	3,86±0,38	3,32±0,33
	Алтуфьево	82,79±2,92	86,66±6,66	27,26±1,76	28,83±1,46	5,25±0,35	5,76±0,29
	Верхние Котлы	79,73±1,16	80±5,77	21,46±2,22	13,4±1,8	4,11±0,44	2,68±0,36
	Дмитровская	27,94±2,98	96,66±3,33	14,8±1,5	27,23±2,56	2,86±0,29	5,44±0,51
	Краснопресненская	37,9±1,67	100	27,03±1,53	19,13±0,87	5,22±0,29	3,82±0,17
	Красные Ворота	41,15±0,18	100	27,7±1,78	14,83±0,9	5,40±0,35	2,96±0,18
	Бабушкинская	33,83±0,74	100	16,43±1,5	16,5±1,6	3,08±0,3	3,3±0,32
	Павелецкая	20,01±1,63	100	21,43±2,04	13,76±1,13	4,14±0,4	2,58±0,22
Среднее значение		41,1±2,9	95,6±1,49	22,4±0,63	19,1±0,58	4,32±0,12	3,79±0,11
4	ЗИЛ	38,28±1,05	96,66±3,33	27,1±2,36	16,3±1,91	5,24±0,46	3,26±0,38
	Алма-Атинская	40,19±0,44	96,66±3,33	23,26±2,35	21,86±2,27	4,51±0,46	4,37±0,45
	Люблино	14,12±0,23	96,66±3,33	34,46±2,31	20,63±0,99	5,84±0,44	4,12±0,19
	Новослободская	17,63±0,206	100	34,1±1,33	20,56±1,05	6,62±0,26	4,11±0,21
	Перово	30,71±3,89	93,33±3,33	22,7±1,9	20,3±1,24	4,3±0,37	4,06±0,24
	Печатники	34,67±10,31	93,33±6,66	36,33±2,33	17,66±0,93	7,05±0,45	3,53±0,18
	Соколиная Гора	41,49±3,76	100	33,96±2,74	24,06±2,09	6,75±0,54	4,81±0,41
Среднее значение		31,3±2,55	96,7±1,25	30,3±0,9	20,2±0,61	5,76±0,17	4,04±0,12

Примечания. 1. Блоки по СПЗ: 1 – со слабым, 2 – умеренным, 3 – сильным, 4 – максимальным уровнем загрязнения. 2. *RL* и *L* – длина корня и длина гипокотыля на 5-й день биотеста соответственно; *GRr* и *GR* – средняя скорость роста корня и гипокотыля соответственно. 3. Жирным шрифтом выделены данные, статистически отличные от контроля в каждом отдельном столбце, $p \leq 0.05$.

Таблица 3. Данные биотестирования экстрактов листьев *A. negundo* (скорость прорастания семян, содержание сухого веса и оводненность тканей проростков), средние значения по блокам СПЗ.

Варианты опыта		Контроль	Блоки по СПЗ			
			1	2	3	4
Показатели прорастания семян	T_{cp} (час)	25,6±1,6	29,8±2,62	26,8±1,31	30,4±1,83	30,7±2,11
	V_{cp} (семян/сутки)	4,46±0,1	4,1±0,17	4,2±0,08	3,85±0,13	3,72±0,18
Показатели сухого веса и относительного содержания воды в тканях проростков	DWr мг/растение	0,64±0,05	0,59±0,04	0,68±0,02	0,66±0,03	0,68±0,03
	Wr мг/мг сухого веса	0,6±0,17	0,92±0,2	0,57±0,07	0,92±0,23	0,84±0,30
	DW мг/растение	0,37±0,05	0,52±0,04	0,41±0,02	0,36±0,02	0,34±0,02
	W мг/мг сухого веса	1,82±0,3	1,83±0,86	1,77±0,15	2,89±0,5	2,59±0,31

Примечания. 1. Блоки по СПЗ: 1 – со слабым, 2 – умеренным, 3 – сильным, 4 – максимальным уровнем загрязнения. 2. T_{cp} – средневзвешенный период прорастания одного семени; V_{cp} – средняя скорость прорастания семян; DWr и Wr – сухой вес и относительное содержание воды в тканях корня проростков соответственно; DW и W – сухой вес и относительное содержание воды в тканях гипокотилия проростков соответственно.

Gt ($p > 0.05$, тест Kruskal-Wallis) не обнаружено, за исключением образцов из мест сбора с аномально высоким содержанием фенолов (Владыкино, Алтуфьево, Верхние Котлы) (см. табл. 2). В целом можно говорить о наличии достоверной разницы между образцами из разных мест сбора по показателям прорастания ($p \leq 0.05$, тест PERMANOVA). В то же время блоки по СПЗ не отличались между собой как по каждому из этих показателей ($p > 0.05$ в каждом случае, тест Kruskal-Wallis), так и по всем показателям прорастания в совокупности ($p > 0.05$, тест PERMANOVA) (табл. 3). Таким образом, показатели прорастания семян в биотесте не зависели от уровня загрязнения почвы в местах сбора образцов.

Сухой вес и оводненность тканей проростков. Показатели сухого веса корня и гипокотилия, относительного содержания воды в тканях корня и гипокотилия проростков статистически значимо отличались между собой ($p \leq 0.001$ в каждом случае, тест Kruskal-Wallis). Образцы из разных мест сбора достоверно различались и по совокупности этих показателей ($p \leq 0.05$, тест PERMANOVA). В то же время между блоками данных по СПЗ не обнаружено достоверного различия по показателям сухого веса и оводнённости тканей корня ($p > 0.05$ в каждом случае, тест Kruskal-Wallis), однако найдено

значимое отличие по указанным показателям гипокотилия ($p \leq 0.001$ в каждом случае, тест Kruskal-Wallis) (см. табл. 3). Итак, влияния уровня загрязнения в местах сбора образцов на эти показатели в целом не обнаружено ($p > 0.05$, тест PERMANOVA).

Линейный рост осевых органов проростков. Торможение скорости роста корня образцами со слабозагрязнённых почв было в 1,8–2,5 раза сильнее, чем с максимально загрязнённых (см. табл. 2). Аналогичные результаты получены и по росту гипокотилия. Длина корня и гипокотилия, а также абсолютная средняя скорость роста корня и гипокотилия тест-культуры при воздействии экстрактов листьев из разных мест сбора достоверно отличались от контрольных показателей в меньшую сторону ($p \leq 0.001$ во всех случаях, тест Kruskal-Wallis), в 3,9–5 раз у образцов со слабозагрязнённых почв, в 1,8–2,2 раза – у образцов с максимально загрязнённых (см. табл. 2). Торможение линейного роста корня и гипокотилия статистически достоверно различалось между блоками по СПЗ как по каждому из показателей по отдельности ($p \leq 0.001$ во всех случаях, тест Kruskal-Wallis), так и в совокупности ($p \leq 0.001$, тест PERMANOVA).

Большинство значений длины корня и гипокотилия проростков тест-культуры располагалось на диаграммах размаха компактно, в

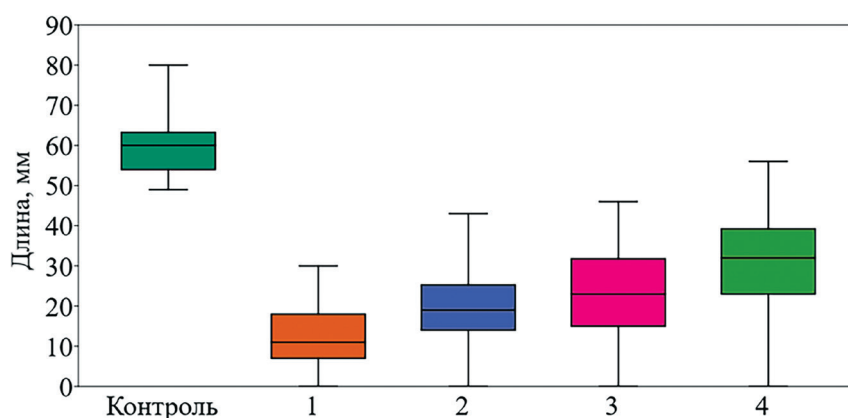


Рис. 3. Диаграмма размаха данных длины корня проростков тест-культуры на 5-й день биотеста по блокам мест сбора образцов 1–4 с различными уровнями загрязнения почвы тяжёлыми металлами: слабым, умеренным, сильным, максимальным соответственно.

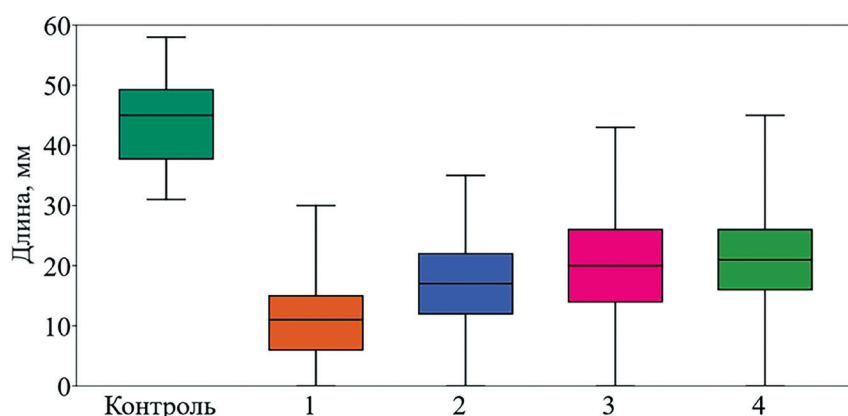


Рис. 4. Диаграмма размаха данных длины гипокотили проростков тест-культуры на 5-й день биотеста по блокам мест сбора образцов 1–4 с различными уровнями загрязнения почвы тяжёлыми металлами: слабым, умеренным, сильным, максимальным соответственно.

ограниченном диапазоне величин, с малым отличием от дисперсии данных контроля с водой (рис. 3, 4). Низкую степень дисперсии подтверждает и относительная симметрия диаграмм, что свидетельствует о нормальности распределения данных и достоверности обнаруженных различий между выборками.

Обнаружена прямая зависимость между уровнем загрязнения и показателями длины и скорости роста осевых органов проростков. Корреляционный анализ показал умеренную

силу зависимости показателей роста корня от уровня загрязнения и слабую – гипокотили (табл. 4).

Обсуждение

Линейный дискриминантный анализ показал достоверную связь уровней загрязнения почв города тяжёлыми металлами с совокупностью данных по всем исследованным показателям. Однако анализ по отдельным показателям выявил определяющее значение

Таблица 4. Корреляция между уровнем загрязнения почв тяжёлыми металлами и показателями линейного роста осевых органов проростков тест-культуры в биотесте

Факторы		Длина корня (RL)	Длина гипокотили (L)	Скорость роста корня (GRr)	Скорость роста гипокотили (GR)
Числовая категория СПЗ почв по ТМ	<i>p</i>	2.3554E-47	7.767E-18	2.4697E-46	1.1259E-18
	Коэффициент Спирмена	0.45571	0.2895	0.45115	0.2882

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые значения ($p \leq 0.05$).

данных содержания фенольных соединений в листьях и линейного роста осевых органов проростков тест-культуры в биотесте. Взаимосвязь между этими показателями мы видим следующим образом.

Содержание фенольных антиоксидантов в листьях *A. negundo* позволило оценить уровень накопления ионов тяжёлых металлов в листовом аппарате растений, поскольку количество фенольных веществ коррелирует с количеством поступивших ионов (Петухов и др., 2019). Полученные результаты согласуются с сообщениями, что в норме количество фенольных веществ в листьях клёна ясенелистного составляет 13–15 мг/г сухого веса, однако при воздействии загрязняющих веществ оно возрастало на 15–30% при слабом загрязнении и в 2–3 раза при сильном загрязнении (Малахова, 2001). Таким образом, ближе всего к контрольным значениям было содержание фенольных соединений в образцах листьев из Ховрино и Сходненской (см. табл. 2). Установлено, что у растений в зонах с большой техногенной нагрузкой способность к синтезу фенольных соединений ниже, чем у контрольных образцов, и коррелирует с уровнем загрязнения почвы (Ведерников и др., 2009; Никитина и др., 2016). Таким образом, по нашим данным, на почве с максимальным загрязнением (образцы блока 4) растения поглощали ионы тяжёлых металлов в количествах, подавляющих синтез фенольных антиоксидантов, поэтому содержание последних в листьях *A. negundo* было в среднем ниже, чем в образцах из мест с умеренным и сильным загрязнением (образцы блоков 2 и 3). Наиболее низким содержание фенольных веществ было в образцах со слабозагрязнённых мест блока 1, что означает, что растения аккумулировали незначительное количество ионов тяжёлых металлов. У образцов из мест с умеренным и сильным загрязнением содержание фенольных антиоксидантов было наиболее высоким, то есть особи *A. negundo* аккумулировали значительно больше ионов металлов, чем на слабозагрязнённых почвах, и меньше, чем на почвах с максимальным загрязнением, поскольку значительного нарушения синтеза фенольных веществ ионы металлов в этих локациях не вызвали.

Торможение линейного роста корня и гипокотилия проростков тест-культуры при биотестировании является наиболее информативным показателем фитотоксичности испытуемых веществ (Иванов, 2011) и используется для оценки уровня аллелопатической активности (Гродзинский, 1965). Фенольные антиоксиданты, как показало биотестирование, не оказывали влияния на фитотоксичность экстрактов, поскольку длина корня и гипокотилия проростков находилась в прямой зависимости и коррелировала с уровнем загрязнения почвы в местах сбора образцов, а не с количеством фенольных веществ в листьях (см. табл. 4).

Ионы металлов, поступившие в листья деревьев в локациях с максимальным загрязнением, вызвали значительное, в 2–2,5 раза, снижение фитотоксичности экстрактов по сравнению с образцами из локаций со слабым загрязнением (см. табл. 2). Несмотря на это фитотоксичность экстрактов всё ещё оставалась высокой, и у проростков тест-культуры отсутствовали характерные для ионов тяжёлых металлов физиологические повреждения (Петухов, 2019), а именно: нарушение поглощения воды корнями и снижение относительного содержания воды в тканях (см. табл. 3). К настоящему времени накопилось достаточно информации о том, что некоторые вещества, ответственные за аллелопатическую активность, могут выполнять функцию лигандов (Kato-Noguchi, 2023). В связи с этим мы полагаем, что снижение фитотоксичности экстрактов является результатом взаимной детоксикации ионов металлов и веществ-комплексобразователей с фитотоксичными свойствами. Причину обнаруженной закономерности было бы правомерно связать с историей интродукции *A. negundo*. Массовое применение *A. negundo* в городском зелёном строительстве началось с конца XIX века на фоне усиливающегося загрязнения окружающей среды [Виноградова и др., 2022]. У интродуцированных растений увеличилось содержание хелаторов с фитотоксическими свойствами. Они могли накапливаться в небольших количествах в органах *A. negundo* под давлением естественного отбора первоначально, вероятно, с целью улучшения

поглощения элементов минерального питания, которые в почвах естественных растительных сообществ в природном ареале не всегда присутствуют в достаточных количествах или находятся в малодоступной форме. В пользу такого предположения свидетельствует установленная преадаптация высокой фенотипической пластичности семян *A. negundo* в инвазионных популяциях по отношению к доступности питательных веществ [Lamarque et al., 2013].

Согласно полученным данным, фитотоксичность листьев *A. negundo* увеличивалась по градиенту снижения загрязнённости почвы. Вероятно, в естественных фитоценозах, в условиях конкуренции за элементы минерального питания, особи инвазионных популяций *A. negundo* способны к проявлению максимальной аллелопатической активности. Этим может объясняться высокая скорость распространения *A. negundo* в природных сообществах, хотя аллелопатия, скорее всего, не является единственной или главной причиной успеха. Она дополняет комплекс факторов, характерных для вида, а именно: сильную корневую конкуренцию, высокий темп накопления надземной биомассы, засухоустойчивость, нетребовательность к почвенным условиям [Виноградова и др., 2022].

Определённой проблемой в нашем исследовании был поиск образцов для нулевого контроля, то есть растений, произрастающих на почвах без загрязнения тяжёлыми металлами, в связи с тем, что *A. negundo* во вторичном ареале тяготеет к антропогенно преобразованным территориям. По нашим данным, на 5-й день биотестирования экстракта листьев семян *A. negundo*, выращенных из собранных в городе семян на почвосмеси «Универсальная» в лабораторных условиях, итоговая средняя длина корня проростков тест-культуры была ниже аналогичного значения для слабозагрязнённой почвы на 40,74%, что не противоречит обнаруженной закономерности. Некоторая погрешность исследования также может быть связана с разнообразием городских веществ-загрязнителей, среди которых могут быть не только тяжёлые металлы, но и нефтепродукты, фенолы. Мы предполагаем также, что большинство исследований ал-

лелопатии *A. negundo* проведено с особями, произрастающими на загрязнённых почвах, и этим могут быть объяснены упомянутые выше противоречия данных.

Заключение

Гипотеза о более высокой аллелопатической активности *A. negundo* на загрязнённых тяжёлыми металлами почвах в нашем эксперименте не подтвердилась. Фитотоксичность экстрактов листьев *A. negundo* была достаточно высокой во всех образцах, однако значительно и статистически достоверно снижалась по градиенту повышения уровня загрязнения. Полученные результаты позволили нам трансформировать первоначальную гипотезу в другое предположение о более сложной взаимосвязи фитотоксичности листьев *A. negundo* с уровнем загрязнения почв тяжёлыми металлами и двойственности функций веществ-хелаторов. На сильно загрязнённой почве, как мы полагаем, эти соединения обеспечивают детоксикацию проникающих в клетки ионов тяжёлых металлов и повышают устойчивость растений. При слабой загрязнённости почв и в естественных сообществах они способствуют более эффективному поглощению элементов минерального питания, особенно при их дефиците, и в качестве тремозителей угнетают конкурирующую подкрановую растительность. Длительное культивирование на загрязнённых почвах интродуцированного вида с преадаптацией в сфере химической конкуренции за элементы минерального питания, вероятно, могло индуцировать синтез дополнительного количества фитотоксичных хелаторов в отдельных популяциях как адаптивную защитную реакцию. При контакте с незагрязнёнными территориями эти популяции оказались способны дать начало процессу инвазионного распространения. Мы полагаем, что дальнейшее изучение особенностей поглощения ионов тяжёлых металлов может иметь важное значение для понимания механизма инвазии *A. negundo*. В будущих исследованиях необходимо сосредоточить внимание на идентификации и количественном анализе веществ, ответственных за фитотоксические свойства *A. negundo*, изучить особенности поглощения

растением ионов различных металлов, устойчивость металлорганических комплексов во внешней среде.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках плана НИР кафедры ботаники по тематике 1.6.2.4. «Закономерности формирования основных типов взаимодействия организмов в экосистемах».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Александров Д.С. Влияние экстрактов листового опада клёна остролистного и клёна ясенелистного на прорастание семян и начальные этапы роста газонных трав и декоративных однолетников // Вестник ландшафтной архитектуры. 2019. № 19. С. 3–6.
- Ведерников К.Е., Бухарина И.Л., Шумилова М.А. Динамика содержания тяжёлых металлов в ассимиляционном аппарате древесных растений в условиях техногенной среды // Химическая физика и мезоскопия. 2009. Т. 11, № 4. С. 483–489.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Костина М.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология, оценка инвазивности. М.: Изд-во КМК, 2022. 218 с.
- Веселкин Д.В., Киселева О.А., Екшибаров Е.Д., Рафикова О.С., Коржиневская А.А. Богатство и численность проростков из почвенного банка семян в куртинах инвазивного вида *Acer negundo* L. // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11, № 1. С. 18–25.
- Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Енгибаров Е.Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных видов трав // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80, № 3. С. 214–225.
- Веселкин Д.В., Рафикова О.С. Влияние водных вытяжек из листьев клёна ясенелистного и листьев местных видов деревьев на раннее развитие растений // Экология. 2022. № 2. С. 87–85.
- Гусев А.П. Чужеродные виды как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Белоруссии) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 10–14.
- Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Основы химического взаимодействия растений. Киев: Наукова думка, 1965. 200 с.
- Еременко Ю. А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7, № 2. С. 33–39.
- Ерофеева В.В., Аникина Е.В. Оценка загрязнения почв урбанизированных экосистем (на примере г. Москва) // МНИЖ. 2021. № 4 (106). Ч. 2. С. 53–57.
- Иванов В.Б. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.
- Методические рекомендации по геохимической оценке загрязнения территорий городов химическими элементами // Ин-т минералогии, геохимии и кристаллохимии ред. элементов / сост. Б.А. Ревич и др. М.: ИМГРЭ, 1982. 111 с.
- Малахова Е.С. Некоторые физико-химические характеристики растений в условиях техногенного загрязнения // Естественные науки и экология. Межвузовский сб. науч. трудов. 2001. Вып. 6. С. 213–217.
- Никитина В.С., Аюпова Р.Н., Яминева Э.З. Фенольные соединения высших растений и диагностика состояния окружающей среды // Вестник Башкирского университета, 2016, Т. 2, № 3. С. 303–306.
- Николаева Т.И., Лапшин П.В., Загоскина Н.В. Метод определения суммарного содержания фенольных соединений в растительных экстрактах с реактивом Фолина-Дениса и реактивом Фолина-Чокальтеу: модификации и сравнения // Химия растительного сырья. 2021. № 2. С. 291–299.
- Николаевский В.С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. М: Московский университет леса, 2002. 220 с.
- Олива Т.В., Колесниченко Е.Ю., Панин С.И., Манохина Л.А. Аккумуляция тяжёлых металлов древесными породами и сельскохозяйственными культурами в условиях примагистральной экосистемы // Успехи современного естествознания. 2021. № 12. С. 184–193.
- Петухов А.С., Хритохин Н.А., Петухова Г.А., Кремлева Т.А. Фенольная система защиты растений в условиях загрязнения среды г. Тюмени тяжёлыми металлами // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2019. Т. 161, № 1. С. 93–107.
- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д., Ерофеева К.А. Биоиндикационный аспект изменчивости листьев *Acer negundo* L. при загрязнении городских почв // Проблемы региональной экологии. 2018. № 5. С. 45–47. DOI: 10.24411/1728-323x-2019-150045
- СП 47.13330.2016 СНиП 11-02-96 Инженерные изыскания для строительства. Основные положения. АИИС. 2016. 122 с.
- Карта загрязнения почвы в Москве химическими элементами. http://www.etomesto.ru/map-eco_chemical/. Проверено 15.12.2024.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 5. С. 419–440.
- Цандекова О.Л. Роль аллелопатического влияния *Acer negundo* L. на рост травянистых растений // Вестник

- НВГУ. 2020. № 1. С. 15–18. DOI.org/10.36906/2311-4444/20-1/03
- Яхновец М.Н., Юрченко Е.О. Оценка биологической активности экстрактов из листьев *Acer negundo* и *Robinia pseudoacacia* на проростках тест-культур // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2023. № 3. С. 20–31. http://www.etomesto.ru/map-eco_chemical/
- Bian X., Cui J., Tang B., Yang L. Chelant-induced phytoextraction of heavy metals from contaminated soils: a review // Poland Journal of Environmental Studies. 2018. Vol. 27. № 6. P. 2417–2424. DOI: 10.15244/pjoes/81207
- Boyd R.S., Jaffre T. Phytoenrichment of soil Ni content by *Seberia acuminata* in New Caledonia and the concept of elemental allelopathy // South African Journal of Science. 2001. Vol. 97. № 11. P. 535–538.
- Kato-Noguchi H. Isolation and identification of allelochemicals and their activities and functions // Journal of Pesticide Science. 2023. P. 1–14. Open access article. DOI: 10.1584/jpestics.D23-052
- Lamarque L.J., Porté A.J., Eymeric C., Lasnier J-B., Lortie C.J., Delzon S. A test for pre-adapted phenotypic plasticity in the invasive tree *Acer negundo* L. // PLoS ONE. 2013. Open Access. e74239. DOI.org/10.1371/journal.pone.0074239.
- Li J.L., Zhanrui W., Yueming D., Yizhou D., Zhi-Cong B., Asim Z., Xiao J.L., Guanlin R., Esawy J., Hui D. Interactions between invasive plants and heavy metal stresses: a review // Journal of Plant Ecology. 2021. Vol. 15. P. 429–436. DOI.10.1093/jpe/rtab100
- Morris C., Grossl P.R., Call C.A. Elemental allelopathy: processes, progress, and pitfalls // Plant Ecol. 2009. Vol. 202. P. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9470-6>
- Nikolaeva A.A., Golosova E.V., Shelepova O.V. Allelopathic activity *Acer negundo* leaf litter as vector invasion species into plant communities // BIO Web of Conferences. Northern Asia Plant Diversit. 2021. 38. 00088. P. 1–7. DOI.org/1051/bioconf/20213800088
- Yand R., Tang J., Chen X., Ru-Yi. Invasive and non-invasive plants differ in response to soil heavy metal lead contamination // Botanical Studies. 2007. Vol. 48. P. 453–458.

ASH-LEAVED MAPLE (*ACER NEGUNDO* L.) ALLELOPATHY ON POLLUTED MOSCOW SOIL

© 2024 Vorobyova O.A., Chernyaeva E.V.*, Rysenkov D.A., Viktorov V.P.

Moscow Pedagogical State University, 119991, Central Federal District,
Moscow, Malaya Pirogovskaya Street, building 1
e-mail: *evchennyaeva@mpgu.su

The article presents the results of a search for patterns of the changes in allelopathic activity of the invasive species *A. negundo* L. on soils with a gradient of contamination. In leaf samples from 29 districts of Moscow with different total indicators of soil pollution with heavy metals, the content of phenolic antioxidants and phytotoxicity of aqueous extracts was determined in the biotest. The content of phenolic antioxidants in *A. negundo* leaves in the range from 13 ± 0.26 to 41.15 ± 2.92 mg/g correlated with the level of soil pollution. Phytotoxicity of aqueous leaf extracts decreased statistically significantly along the gradient of increased soil pollution and correlated with it. The formation of metal-organic complexes with absorbed heavy metal ions is assumed, in which the substances responsible for allelopathic properties perform the function of ligands. The role of pre-adaptations in the field of chemical competition for mineral nutrition elements mediated by the synthesis and accumulation of phytotoxic chelating substances in the invasive success of *A. negundo* is discussed.

Keywords: *Acer negundo*, invasive species, elemental allelopathy, phytotoxicity, heavy metals, total index of soil pollution, metal-organic complexes.