ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК, 2017, том 473, № 1, с. 114–117

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 574.91:581.1

СПОСОБНОСТЬ К БЫСТРОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕСУРСОВ КАК ОСНОВА ИНВАЗИВНОГО СИНДРОМА *Heracleum sosnowskyi*

© 2017 г. Д. В. Веселкин[1,3,*], Л. А. Иванова[2], Л. А. Иванов[2], М. А. Микрюкова[3], академик РАН В. Н. Большаков[1], А. А. Бетехтина[3]

Поступило 19.10.2016 г.

Представлена характеристика функциональных свойств инвазивного *Heracleum sosnowskyi* в сравнении с аборигенным *Heracleum sibiricum*. Изучен комплекс признаков листьев, корней, микоризообразования и целого растения. *H. sosnowskyi* реализует потенциал высокой продуктивности только при оптимальной обеспеченности ресурсами, прежде всего, водой, и плохо приспособлен поддерживать высокую физиологическую активность при неблагоприятных почвенных условиях. Важный компонент инвазивного синдрома *H. sosnowskyi* – способность к быстрому использованию ресурсов в надземной и в подземной сферах при оптимальных условиях.

DOI: 10.7868/S0869565217070283

К 2015 г. 13168 видов растений (3.9%) Земли натурализовались в новых для них регионах [1]. Глобальное перемешивание биоты обусловливает актуальность изучения инвазивных организмов, некоторые из которых закрепляются в автохтонных сообществах, блокируя региональные смены видов и сообществ [2]. Активный инвазивный вид-трансформер в Европе и в России – борщевик Сосновского, *Heracleum sosnowskyi* Manden [3, 4]. Изучены разные аспекты аутэкологии, демографии и физиологии *H. sosnowskyi* и близкого вида *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev [5, 6]. Установлено, что в центре вторичного ареала в средней тайге *H. sosnowskyi* эффективно использует свет и воду [6], однако структурные, физиологические и экологические механизмы этого неизвестны.

Цель настоящей работы – изучить структуру и функции *H. sosnowskyi* в надземной и подземной сферах обитания и сравнить полученные характеристики с таковыми аборигенного представителя того же рода *Heracleum sibiricum* L.

Материал собирали в 2014–2015 гг. в окрестностях г. Екатеринбург (подзона южной тайги), где *H. sosnowskyi* натурализовался и активно расселяется. У растений, собранных с 2–4 пробных площадей, исследовали разные признаки. Площади для сбора борщевика выбирали таким образом, чтобы на них одновременно произрастали особи *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum*. Функциональные признаки исследовали с использованием стандартных методических приемов у 20–48 особей генеративного возраста. Признаки были объединены в группы (представлены в табл. 1).

Мы не обнаружили достоверных различий в содержании фотосинтетических пигментов в листе и фотосинтетической активности хлоропластов между инвазивным и аборигенным видами. Различия были нами зарегистрированы при исследовании на более высоком уровне организации растений – клеточном и организменном. У инвазивного *H. sosnowskyi* мы обнаружили более крупные клетки губчатого мезофилла с большим количеством хлоропластов в них. При этом клетки мезофилла у этого вида были более плотно упакованы, так как в единице площади листа содержалось большее число клеток. Несмотря на меньшую толщину листа *H. sosnowskyi*, показатели массы единицы площади листа у сравниваемых видов не различались. Структура мезофилла и показатели скорости идущих в нем процессов газообмена различались между этими видами в 1.5 раза. По линейным размерам особи инвазивного *H. sosnowskyi* превосходили *H. sibiricum* в 1.4–2.7 раза, а по абсолютным значениям массы – более чем в 5 раз.

Наиболее существенная особенность инвазивного вида по сравнению с аборигенным в надземной сфере – это увеличение интегральных показателей мезофилла (общая площадь поверхности

[1] *Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, Екатеринбург*

[2] *Ботанический сад Уральского отделения Российской Академии наук, Екатеринбург*

[3] *Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, Екатеринбург*

* *E-mail: denis_v@ipae.uran.ru*

Таблица 1. Функциональные признаки *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum sibiricum*

Признак	*H. sosnowskyi*	*H. sibiricum*	*n*	Статистическая обработка	*p*
Биохимические характеристики листа					
Содержание на единицу площади листа, мг/дм^2:					
хлорофиллов	3.29 ± 0.40	3.17 ± 0.32	20	2A	>0.05
каротиноидов	0.63 ± 0.04	0.66 ± 0.04	20	2A	>0.05
Характеристики хлоропластов					
Объем, мкм^3	32.5 ± 2.3	32.0 ± 1.4	20	2A	>0.05
Фотосинтетическая активность, 10^{-10} мкмоль/с	5.71 ± 0.54	5.58 ± 0.39	20	2A	>0.05
Характеристики клеток мезофилла					
Объем клетки мезофилла, тыс. мкм^3:					
палисадного	10.22 ± 0.64	9.33 ± 0.50	20	2A	>0.05
губчатого	6.34 ± 0.57	4.38 ± 0.42	20	2A	<0.01
Число хлоропластов в клетке мезофилла:					
палисадного	23.8 ± 1.1	24.2 ± 1.6	20	2A	>0.05
губчатого	19.8 ± 1.6	15.7 ± 1.4	20	2A	<0.05
Характеристики структуры листа					
Толщина, мкм	179 ± 5	197 ± 4	20	2A	<0.01
Удельная поверхностная плотность, мг/дм^2	367 ± 18	369 ± 23	20	2A	>0.05
Число на единицу площади листа:					
клеток мезофилла, тыс./см^2	1150 ± 38	984 ± 31	20	2A	<0.01
хлоропластов, млн /см^2	25.7 ± 2.0	20.3 ± 1.6	20	2A	<0.01
Общая поверхность клеток мезофилла на единицу площади листа, отн. ед.	30.9 ± 0.99	22.8 ± 1.3	20	2A	<0.001
Физиологические характеристики листьев					
Максимальная интенсивность:					
фотосинтеза, мкмоль/м^2 · с	13.9 ± 0.5	10.8 ± 0.4	20	2A	<0.001
транспирации, ммоль/м^2 · с	4.04 ± 1.23	3.15 ± 0.71	20	2A	<0.01
Эффективность использования воды, мкмоль CO_2/ммольH_2O	3.79 ± 0.43	3.60 ± 0.27	20	2A	>0.05
Характеристики подземных органов					
Число порядков ветвления корней	5–6	4–5	20	M–W	<0.001
Диаметр корня последнего порядка, мкм*	232 ± 12	206 ± 9	20	2A	>0.05
Встречаемость:					
корневых волосков, %	0.4 ± 0.2	18.1 ± 3.7	48	2A	<0.0001
арбускулярной микоризы, %	38.9 ± 5.5	52.2 ± 5.4	48	2A	<0.01
эфемерных корней, %	63	15	39	χ^2	<0.01
Характеристики целой особи					
Высота надземной части, см	245 ± 13	179 ± 7	20	2A	<0.001
Диаметр листовой кроны, см	253 ± 28	94 ± 9	20	2A	<0.0001
Масса, г	903 ± 162	158 ± 29	27	2A	<0.001

$M \pm m$, n – количество исследуемых особей. * Диаметр неэфемерных корней первичного строения без признаков деградации. 2A – двухфакторный дисперсионный анализ, M–W – критерий Вилкоксона–Манна–Уитни, χ^2 – критерий χ^2, p – уровень значимости различий между видами *Heracleum*.

клеток и хлоропластов на единицу площади листа) за счет увеличения площади поверхности губчатого мезофилла. Эти показатели положительно коррелируют со скоростью диффузии CO_2 и водяного пара внутри листа при высокой интенсивности освещения и в отсутствие дефицита влаги [7]. Усложнение структуры клеток в глубоких слоях губчатого мезофилла дает преимущество лишь при высокой интенсивности освещения, поскольку до 80% фотосинтетически активной радиации обычно поглощается в верхних слоях палисадной ткани [8]. В результате в оптимальных условиях освещения и увлажнения у инвазивного вида выше скорость газообмена листьев – фотосинтеза и транспирации. Но эффективность использования воды (отношение фотосинтеза к транспирации) в нашем исследовании не выявила видовой специфики. Следовательно, для обеспечения более высокого уровня фотосинтеза *H. sosnowskyi* требуется большее количество доступной влаги. В целом функциональные свойства *H. sosnowskyi* в надземной сфере позволяют ему в оптимальных условиях среды быстрее использовать ресурсы по сравнению с аборигенным видом.

Мы обнаружили, что во всех местообитаниях у *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенным видом устойчиво ниже вклад корней в общую биомассу и выше вклад стеблей (рис. 1). У *H. sosnowskyi* больше порядков ветвления корней, меньше встречаемость корневых волосков и арбускулярной микоризы. В части местообитаний в корнях *H. sosnowskyi* не найдено арбускул, основных симбиотических структур арбускулярных микориз. Средние диаметры корней последнего порядка у двух видов не различались. Для обоих видов была характерна большая изменчивость состояния тонких корней, поскольку соотношение корней с разным сочетанием признаков деградации сильно варьировалось. В некоторые моменты вегетационного периода доля корней последнего порядка с признаками деградации у *H. sosnowskyi* достигала 83%. Свидетельство пластичности корневой системы *H. sosnowskyi* – частая встречаемость эфемерных корней. Эфемерные корни обычно располагаются пучками на корнях порядков II–IV на местах отхождения ранее отмерших боковых корней. Эфемерные корни не ветвятся, не переходят ко вторичному строению, редко имеют микоризу и редко несут корневые волоски. Они толще, чем типичные корни последнего порядка. В эфемерных корнях был больше диаметр сосудов и чаще, чем в типичных, мы регистрировали полости аэренхимы.

Функциональные свойства *H. sosnowskyi* в подземной сфере согласуются между собой и свидетельствуют о невысокой способности поддерживать поглотительную активность при неблагоприятных почвенных условиях. У *H. sosnowskyi*

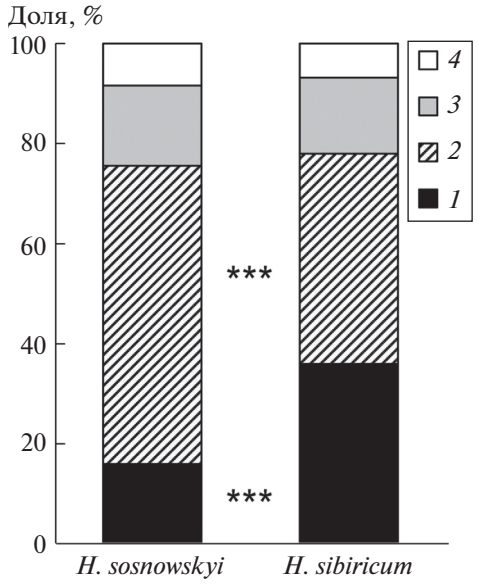

Рис. 1. Распределение фитомассы в корнях (*1*), стеблях (*2*), листьях (*3*) и генеративных органах (*4*) у *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum sibiricum*. ***$p < 0.0001$ при проведении двухфакторного дисперсионного анализа при сравнении (*1*) и (*2*), $n = 27$.

меньше, чем у *H. sibiricum*, развиты такие приспособления, как арбускулярная микориза и корневые волоски, позволяющие поглощать почвенные ресурсы при их низкой концентрации, но требующие для формирования и поддержания больших затрат веществ и энергии. Поскольку у *H. sosnowskyi* возможно быстрое отмирание тонких корней, активное формирование эфемерных корней можно считать компенсаторным механизмом, способствующим быстрому восстановлению потока воды и элементов минерального питания при наступлении благоприятных условий. Подобные адаптации к поглощению циклических ресурсов путем активного формирования поглощающих корней в начале и конце вегетационного сезона описаны для инвазивных деревьев [9, 10].

Для систематизации представлений о механизмах биологических инвазий предложено понятие “синдром инвазивного вида” [11]. Наше исследование дополняет представление о составляющих инвазивного синдрома *H. sosnowskyi*. Благодаря особенностям строения листа и корней, распределению биомассы между разными органами и особенностям микоризообразования, *H. sosnowskyi* способен реализовывать высокую фотосинтетическую активность и продуктивность только при оптимальной обеспеченности ресурсами, прежде всего, водой. По-видимому, как и другие растения [12], на недостаток воды *H. sosnowskyi* реагирует снижением процессов жизнеобеспечения корней. После оптимизации почвенных условий

H. sosnowskyi способен быстро компенсировать сниженную мощность корневой системы путем образования эфемерных корней, которые растут быстро и специализированы к поглощению воды при оптимальной обеспеченности водой.

Таким образом, нами установлена согласованность функционирования вегетативных надземных и подземных органов *H. sosnowskyi*. Найденное сочетание функциональных признаков свидетельствует о том, что способность к быстрому использованию ресурсов – важный компонент синдрома этого инвазивного вида. Комплекс признаков *H. sosnowskyi* близко соответствует общему, физиологически интерпретируемому синдрому быстрорастущего вида как в надземной [13, 14], так и в подземной [15] сферах. Установленные свойства *H. sosnowskyi* хорошо объясняют преимущественную приуроченность его вторичного ареала к областям прохладного гумидного климата и выраженную приуроченность его популяций к пониженным элементам рельефа в более сухих условиях континентальной южной тайги и лесостепи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 15–04–07770, 16–54–00105) и Программы повышения конкурентоспособности УрФУ (постановление Правительства РФ № 211, контракт № 02.A03.21.0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Kleunen van M., Dawson W., Essl F., et al.* // Nature. 2015. V. 525. № 7567. P. 100–103.
2. *Richardson D.M., Pyšek P.* // New Phytol. 2012. V. 196. P. 383–396.
3. *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.
4. DAISIE – Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. http://www.europe-aliens.org/; дата обращения: 07.07.2016.
5. *Pyšek P., Cock M.J., Nentwig W., Ravn H.P.* Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Wallingford: CABI, 2007. 352 p.
6. *Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G., et al.* // PLoS ONE. 2015. V. 10. doi 10.1371/journal.pone.0142833
7. *Terashima I., Hanba Y.T., Tholen D., Niinemets U.* // Plant Physiol. 2011. V. 155. P. 108–116.
8. *Evans J.R.* // Aust. J. Plant Physiol. 1995. V. 22. P. 865–873.
9. *Jo I., Fridley J.D., Frank D.A.* // Biol. Invas. 2015. V. 17. P. 1545–1554.
10. *Smith M.S., Fridley J.D., Goebel M., et al.* // PLoS ONE. 2014. V. 9. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0104189
11. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
12. *Spaeth S.C., Cortes P.M.* // Canad. J. Bot. 1995. V. 73. P. 253–261.
13. *Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., et al.* // Intern. J. Sci. 2003. V. 164. Suppl. 3. P. S143–S164.
14. *Domínguez M.T., Aponte C., Pérez-Ramos I.M., et al.* // Plant Soil. 2012. V. 357. P. 407–424.
15. *Wahl S., Ryser P.* // New Phytol. 2000. V. 148. P. 459–471.