

УДК 581.4:581.522

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *HERACLEUM SOSNOWSKYI* И МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ИХ УСТОЙЧИВОСТИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

© 2024 г. И. В. Далькэ^{а,*}, С. П. Маслова^а, И. Г. Захожий^а, Г. А. Гольке^б,
Ю. А. Смотрина^{а, б}

^аИнститут биологии Коми научного центра УрО РАН, Россия, 167982, Сыктывкар,
ул. Коммунистическая, 28

^бФГБОУ ВО “СГУ им. Питирима Сорокина”, Россия, 167001, Сыктывкар, просп. Октябрьский, 55

*e-mail: dalke@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 22.08.2023 г.

После доработки 01.11.2023 г.

Принята к публикации 17.11.2023 г.

Исследованы рост и продуктивность, ритм развития, онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Республики Коми. Продолжительность вегетации *H. sosnowskyi* составляла 180–190 дней за счет ранневесеннего прорастания семян и длительной осенней вегетации прегенеративных особей. Изученные ЦП *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами, высокими индексами восстановления, что характеризует их как молодые, самовозобновляющиеся. Наибольшую численность в расчете на единицу площади имели ювенильные (710–1700 особей/м²), наименьшую (от 1 до 3 особей/м²) – генеративные растения. Средняя плотность имматурных особей составляла 4–7 шт/м², виргинильных – 12–16 шт/м². Обнаружено отсутствие проростков в период цветения растений, что является следствием синхронного прорастания мерикарпиев и быстрого прохождения этапа послеовсходового развития. Растения приступали к цветению в возрасте 2–6 полных лет, максимальный срок жизни особей составил 7 лет. Растения *H. sosnowskyi* характеризовались высокой продуктивностью, формируя до 15 кг/м² сырой фитомассы, половину которой составляли генеративные особи. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагалась в верхних слоях (по типу “перевернутая пирамида”) и поглощала около 70% поступающей ФАР. Выявленные механизмы самоподдержания ЦП опосредуют распространение и удержание захваченных территорий растениями *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, ценопопуляции, онтогенетический спектр, фенология, морфоструктура, фитомасса, архитектоника, Республика Коми

DOI: 10.31857/S0367059724020025 **EDN:** DLEQCR

Стратегия жизни растений определяется оптимизацией длительности онтогенеза, способами и темпами размножения, аллокацией и долговечностью фитомассы, индивидуальными особенностями роста и развития. Основой для изучения жизненного цикла, выявления эколого-фитоценологических и онтогенетических стратегий вида являются популяционные исследования [1–3]. Значительный интерес представляет изучение биологии и экологии, определение адаптационных способностей инвазионных видов растений, способных к быстрому расселению и натурализации вне естественного ареала [4, 5].

Высокорослые борщевики (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum* и *H. persicum*), за-

нимающие обширные вторичные ареалы на территории Европы, являются агрессивными инвазионными растениями [6, 7]. В условиях вторичного ареала эти виды доминируют в составе маловидовых растительных сообществ, сформированных в постагрогенных ландшафтах и на трансформированных территориях. Борщевики поддерживают высокую семенную продуктивность, эффективно используют ресурсы среды и хорошо восстанавливаются после повреждения [8–12]. Учитывая высокие темпы расселения и продолжающуюся экспансию растений рода *Heracleum*, оценка их инвазионного потенциала остается актуальной [13–19]. Для более глубокого понимания и управления распространением видов рода *Heracleum* во вторичном ареале не-

обходимо изучение структурно-функциональных характеристик растений в ценопопуляциях, определяющих самоподдержание и расселение вида.

Цель настоящей работы — изучение роста и ритмов развития, продуктивности, онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* в условиях Севера. Исследование направлено на выявление механизмов, обеспечивающих устойчивость биологического вторжения инвазионного вида на организменном и популяционном уровнях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *Heracleum sosnowskyi* Manden. (борщевик Сосновского) — многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом. Подземная часть растений *H. sosnowskyi* представлена погруженным каудексом, на верхушке которого закладывается терминальная зимующая почка возобновления. Главный корень ветвится до 3–4-го порядков, корни имеют контрактильные свойства. Репродуктивный стебель полый, до 3 м и более в длину. Прикорневые (розеточные) и стеблевые листья тройчато- или перистосложные. Зонтики многочисленные, 5–7 шт; центральный зонтик самый крупный [20, 21]. В условиях Европейского Северо-Востока России потенциальная семенная продуктивность *H. sosnowskyi* составляет 15–20 тыс. мерикарпиев на одно генеративное растение [8].

В жизненном цикле *H. sosnowskyi* выделяют четыре периода: латентный, виргинильный, генеративный и сенильный. Период покоя у семян длится несколько месяцев и обусловлен недоразвитием зародыша. Дозревание зародыша происходит при низких температурах (+2...5°). Для семян характерен надземный тип прорастания, полевая всхожесть составляет 20–70%. Виргинильный период длится от 1 до 5 (и более) лет. После короткого периода всходов, появления корешка и гипокотыля, несущего семядоли, формируется первый настоящий лист. Дальнейшее развитие связано с образованием прикорневых листьев, активным ростом надземных и подземных органов. Генеративный период длится один вегетационный сезон. Сенильный период наступает после созревания плодов и характеризуется постепенным отмиранием надземных органов и корневой системы [20].

Район исследований и отбор образцов. Сбор данных проводили в юго-западной части Республики Коми (МОГО Сыктывкар и Княжпогостский р-он). Климат территории холодный (континентальный) без сухого сезона, с холодным летом. Среднегодовая температура воздуха около +1°C. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) около 17°C, самого холодного (января) около –16°C. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Появление снежного покрова наблюдается в середине октября, устойчивый снежный покров формируется в первой декаде ноября, сход снежного покрова отмечается в конце апреля — первых числах мая. Переход средней суточной температуры через 0°C весной происходит во второй декаде апреля, осенью — в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней [22].

Экспериментальные участки с ценопопуляциями (ЦП) *H. sosnowskyi* были локализованы на залежных землях (ЦП 1, ЦП 4, ЦП 5) или на территории заброшенных огородов (ЦП 2, ЦП 3, ЦП 6) и приурочены к водоразделам либо надпойменным террасам. Почвенный покров рассматриваемых площадей до начала сельскохозяйственного освоения был представлен автоморфными почвами. Растительный покров представлен злаково-разнотравными сообществами с доминированием *H. sosnowskyi*; к видам травянистых растений с высоким постоянством относились *Urtica dioica*, *Poa pratensis*, *Symphytum asperum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigejos*, *Artemisia vulgaris*, *Festuca pratensis*, *Chrysosplenium alternifolium*, их обилие составляло около 5–10%. Географические координаты участков: ЦП 1 — 61.645695° с. ш., 50.731816° в. д.; ЦП 2 — 61.638128° с. ш., 50.832044° в. д.; ЦП 3 — 61.650820° с. ш., 50.841117° в. д.; ЦП 4 — 61.607331° с. ш., 50.735631° в. д.; ЦП 5 — 62.268674° с. ш., 50.661795° в. д.; ЦП 6 — 61.702186° с. ш., 50.818812° в. д. Площадь ЦП *H. sosnowskyi* варьировала от 0.3 до 6 га и составляла в среднем 1 га.

Участки проведения работ не подвергались отчуждению фитомассы, обработке гербицидами и иным мероприятиям, направленным на борьбу с сорной растительностью. По результатам собственных маршрутных исследований и на основании анализа пространственно-привязанных изображений земной поверхности, доступных в режиме панорамы местности картографических сервисов Google Maps (<https://www.google.ru/maps>), Google Earth Pro (<https://www.google.com/>

intl/ru/earth/versions), возраст изученных ЦП *H. sosnowskyi* превышал 10 лет.

Фенологические наблюдения за растениями *H. sosnowskyi* осуществляли с апреля по октябрь в 2021 и 2022 гг. Исследования структуры ЦП проведены в период цветения генеративных особей (июнь – июль). В ЦП 1 и ЦП 5 закладывали учетные площадки размером 1×1 м, на которых выкапывали все растения, за исключением ювенильных особей. Для отбора и учета ювенильных особей и семян использовали цилиндрический почвенный пробоотборник с внутренним диаметром 10.5 см и высотой 5 см. В почвенных пробах определяли количество семян и ювенильных растений, после чего рассчитывали их численность на единицу площади.

Онтогенетические состояния растений оценивали по форме и степени расчлененности листовой пластинки [9, 21]. Выделяли: проростки (*p*) – однобогые особи с двумя продолговатыми семядолями и/или одним простым округлым листом; ювенильные (*j*) – однобогые особи с 1–2 (3) тройчато-лопастными листьями; имматурные (*im*) – особи с 1–2 (3) тройчато-лопастными листьями, лопасти с неравномерно пильчато-зубчатым краем; виргинильные (*v*) – особи с несколькими розеточными побегами с тройчато- или перисто-сложными листьями; генеративные (*g*) – особи с репродуктивным и розеточными побегами.

Онтогенетические спектры ЦП сравнивали с использованием показателя сходства (*r*) на основании учета частот общих онтогенетических состояний. Индекс восстановления (I_B) ценопопуляций рассчитывали на основе числа потомков, приходящихся на одну генеративную особь [3].

Для оценки морфометрических характеристик растений и пространственной структуры ценопопуляции *H. sosnowskyi* измеряли массу надземных и подземных органов, длину и диаметр (у основания) репродуктивного побега, наибольшую длину листьев с черешками, глубину залегания почки возобновления. Репродуктивное усилие рассчитывали как долю массы соцветий от общей массы генеративной особи [2].

Площадь листьев определяли на основе анализа фотографий, размещенных на вертикальной поверхности листовых пластин с помощью программы ImageJ [23]. Углы наклона черешков листьев и листовых пластинок измеряли по фо-

тографиям профилей зарослей растений также с помощью программы ImageJ [23]. Календарный возраст растений *H. sosnowskyi* оценивали по количеству годичных приростов на продольном срезе каудекса [19].

Поступление фотосинтетической активной радиации (ФАР) измеряли с помощью квантового датчика Li-190SA (Licor Inc., США). Сумму активных температур (САТ) рассчитывали исходя из сведений о среднесуточной температуре воздуха на основании данных метеостанции г. Сыктывкара (индекс ВМО 23804), полученных на ресурсе “Расписание погоды” (<https://rp5.ru>).

В тексте, таблицах и на рисунках приведены средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ритм сезонного развития. Фенологические наблюдения показали, что растения *H. sosnowskyi* опережали аборигенные травянистые виды по срокам начала вегетации на 10–15 дней. Появление всходов и начало отрастания ювенильных и имматурных особей *H. sosnowskyi* отмечали в середине апреля – начале мая, после схода снежного покрова (см. рис. 1). Через 7–10 дней разворачивались розеточные листья виргинильных и генеративных растений. Спустя 49–63 дня после отрастания растения начинали бутонизировать. Массовое цветение наблюдали в первой декаде июля, когда накопленная сумма среднесуточных температур более 5°C превышала 1000°C. Начало плодоношения приходилось на середину июля. Во второй декаде августа начинали отмирать прикорневые и стеблевые листья генеративных особей, началось опадение семян. Основная часть семян осыпалась из соцветий в сентябре. Прегенеративные особи сохраняли жизнеспособность до осенних заморозков и появления снежного покрова во второй или третьей декадах октября. Общий период вегетации *H. sosnowskyi* составлял 180–190 дней.

Онтогенетическая и возрастная структура ценопопуляций. Изучение онтогенетических состояний растений *H. sosnowskyi* в период цветения генеративных особей (июнь – июль) выявило отсутствие в составе ЦП проростков (*p*) (см. табл. 1). Численность ювенильных особей (*j*) достигала 1699 шт/м². Средняя плотность растений в имматурном (*im*) состоянии составляла 4–7 шт/м², виргинильных особей (*v*) – 12–16 шт/м². Минимальная численность в составе ЦП отмечена

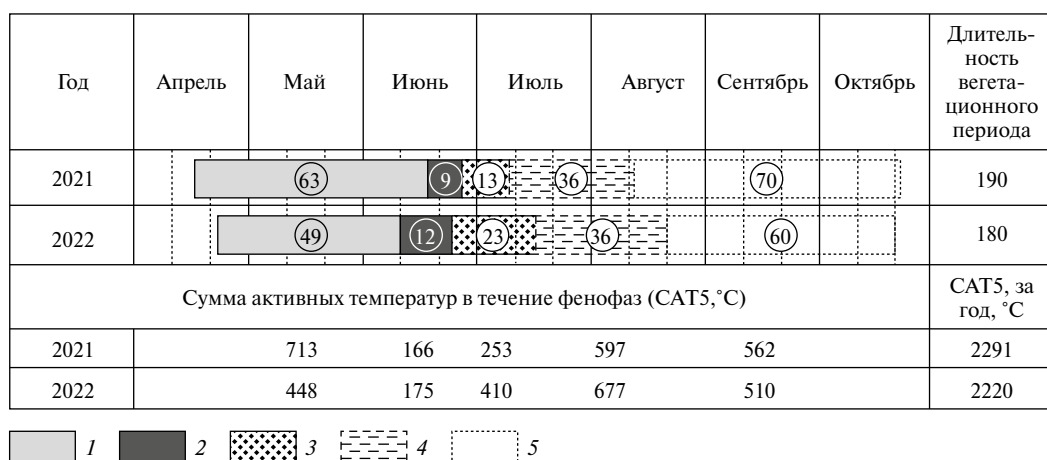


Рис. 1. Сроки прохождения фенофаз растениями *Heracleum sosnowskyi* и теплообеспеченность территории суммой активных температур $> 5^{\circ}\text{C}$ (CAT5, °C): 1 – появление всходов и вегетативный рост растений, 2 – бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение, 5 – расселение плодов и отмирание надземной части растений. Цифры в кружках обозначают продолжительность фенофаз в днях. Представлены данные для ЦП 1–6.

для генеративных особей (g) – 1–3 шт/м². Абсолютная плотность (число особей вида, которое приходится на единицу площади) для растений разных возрастных состояний характеризовалась значительной изменчивостью. Так, в ЦП 1 коэффициент вариации (CV) этого показателя достигал 78% для ювенильных особей. Индексы восстановления ЦП (I_B) были высокими и составляли для ЦП 1 – 1718, для ЦП 2 – 365.

Изучение календарного возраста растений *H. sosnowskyi* различных онтогенетических групп показало, что большинство ювенильных особей (более 95% растений небольшого габитуса с 1–2 округлыми или раздельными листьями) были представлены растениями текущего года развития или в возрасте одного полного года жизни (см. табл. 1). Остальные онтогенетические группы (*im*, *v*, *g*) в составе ЦП включали растения в возрасте от 1 до 7 полных лет. Средний календарный возраст генеративных особей составил 3 полных года.

Морфоструктура надземных и подземных органов. В летний период генеративные особи, имеющие наибольший габитус, формировали внешний вид травянистых сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. В период цветения длина репродуктивного побега генеративных особей достигала 3–3.5 м (см. табл. 2). Общее количество прикорневых (розеточных) и стеблевых листьев было в среднем 7 шт. Длина прикорневых листьев (листовая пластинка и черешок листа) у генеративных особей составляла 200 см, общая площадь листьев – 138 дм²/особь. Каждая генеративная особь накапливала в среднем 4.5 кг сырой массы, при этом на надземные органы приходилось около 80% фитомассы. Доля соцветий в общей массе – 11%, подземной части – 18%. Почки возобновления были погружены в почву на глубину около 14 см.

В середине вегетационного периода прегенеративные особи *H. sosnowskyi* характеризовались значительной изменчивостью морфологических

Таблица 1. Плотность и календарный возраст растений разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях (ЦП) *Heracleum sosnowskyi* (июнь – июль 2021 г.)

Показатель	Онтогенетическое состояние					
	<i>se</i>	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
Количество растений в ЦП 1, шт/м ²	161 ± 124	0	1699 ± 1329	7 ± 3	16 ± 2	1 ± 1
Количество растений в ЦП 5, шт/м ²	192 ± 129	0	709 ± 506	4 ± 2	12 ± 7	2 ± 1
Календарный возраст, полных лет*	0 (текущий год жизни)		0–1	1–5	2–7	3–4

Примечание: *se* – семена, *p* – проростки, *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g* – генеративные особи; * – минимум и максимум.

Таблица 2. Морфофизиологические характеристики растений *Heracleum sosnowskyi* (июнь — июль 2021 и 2022 гг.)

Показатель	Генеративная особь ($N = 29$)	Имматурные и виргинильные особи ($N = 335$)
Общая длина каудекса и корней, см	63 ± 15	25 ± 12
Диаметр каудекса (максимальный), см	8 ± 1	2 ± 2
Глубина залегания почки возобновления, см	14 ± 5	7 ± 3
Длина листа (максимальная), см	200 ± 25	97 ± 53
Длина репродуктивного побега, см	295 ± 34	-
Количество листьев, шт/особь	7 ± 2	2 ± 1
Площадь листьев, $\text{дм}^2/\text{особь}$	138 ± 61	13 ± 25
Общая фитомасса, г/особь	4526 ± 2959	265 ± 530

Примечание. Представлены данные для ЦП 1–6.

показателей. Длина листа варьировала в диапазоне 43–155 см для имматурных растений и 57–230 см для виргинильных. Существенное варьирование абсолютных значений было характерно и для других количественных признаков (см. табл. 2). Средние значения наибольшей длины листа для данной группы (*im* и *v* растения) составляли 97 см, площадь листьев одной особи — 13 дм^2 . Растения накапливали 265 г сырой массы, 75% которой приходилось на надземные органы. Средняя длина корней — 25 см, диаметр каудекса — 2 см. Почки возобновления были погружены в почву на глубину от 2 до 18 см.

Ювенильные особи *H. sosnowskyi* характеризовались небольшими размерами: длина листа не превышала 10 см, длина корневой системы составляла 5–8 см, общая площадь листьев — менее 10 см^2 . Масса ювенильной особи не превышала 0.5 г. Следует отметить, что в летний период (июнь — июль) значительная часть ювенильных растений не имела листовых пластинок и черешков и находилась в состоянии вынужденного покоя. Доля ювенильных растений в состоянии покоя составляла от 39 % в ЦП 6 до 48% в ЦП 1.

Накопление фитомассы и рост листовой поверхности. Накопление фитомассы отмечали от начала разворачивания листьев зимующими растениями *H. sosnowskyi* (апрель — май) до наступления периода плодоношения в июле (см. рис. 2). В период максимального развития растений запасы фитомассы составляли в среднем 15 кг/ м^2 . На отдельных учетных площадках этот показатель достигал 25 кг (см. рис. 2). Вклад генеративных особей в общую фитомассу составлял в среднем 50–65%. Большая часть (свыше 60%) органического вещества, формируемого генеративными особями, приходилась на стебли ре-

продуктивных побегов и черешки листьев. Доля листьев в общей фитомассе составляла 15%.

Площадь листовой поверхности растений менялась синхронно с накоплением фитомассы (см. рис. 2). В июле площадь листьев генеративных растений варьировала от 30 до 245 $\text{дм}^2/\text{особь}$ и была на порядок выше, чем у прегенеративных особей (см. табл. 2).

Архитектоника сообществ и радиационный режим. Изучение пространственной структуры ЦП, проведенное в период максимального накопления фитомассы (июнь — июль), позволило выделить в травянистых сообществах с доминированием *H. sosnowskyi* несколько горизонтальных слоев. В приземном слое (0–50 см над поверхностью почвы) размещались листья ювенильных особей. Выше были расположены два слоя (50–100 см и 100–150 см), образованные преимущественно листьями имматурных и виргинильных растений. В верхнем слое (> 150 см над поверхностью почвы) доминировали прикорневые и стеблевые листья генеративных особей. В пределах выделенных слоев отмечали значительное изменение площади ассимиляционных органов (от 6 до 388 $\text{дм}^2/\text{м}^2$) и условий освещения листьев (см. рис. 3). Распределение общей массы листьев (листовой пластинки и черешка листа), слагающих тот или иной слой, также было ассиметричным (от 13 до 1844 г/ м^2) с минимумом в приземном и максимумом в верхнем слоях.

В июле, при максимальном развитии ассимиляционных органов виргинильных и генеративных особей и увеличении листового индекса ЦП до 4–6 (см. рис. 2), в приземный слой поступало 10–20 $\text{мкмоль}/\text{м}^2\text{с}$ ФАР, что составляло менее 2% от общей интенсивности светового потока.

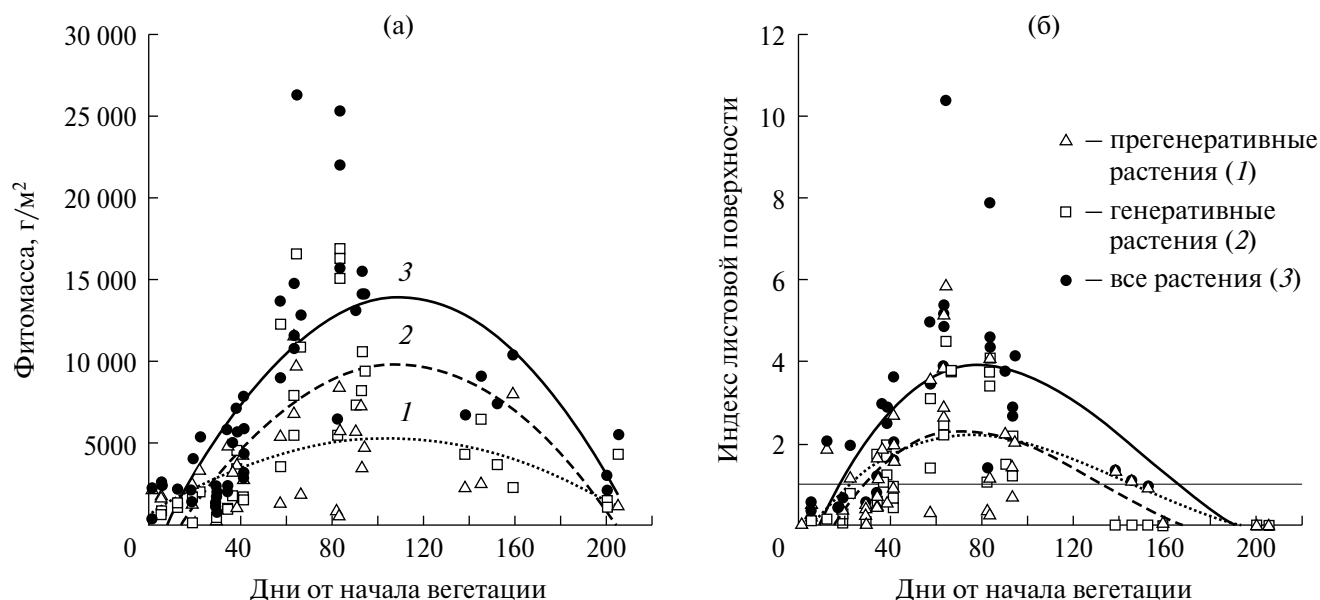


Рис. 2. Динамика накопления фитомассы (а) и индекса листовой поверхности (б) в ценопопуляциях *Heracleum sosnowskyi* в течение вегетационного периода ($N = 50$ площадок, 2021–2022 гг.). Представлены данные для ЦП 1–6.

В этот период в приземном слое локализовалось не более 1% ассимилирующей поверхности ЦП. Листовые пластинки растений ювенильных особей были расположены практически параллельно поверхности почвы, отклонение от горизонтали составляло 17° (см. рис. 3).

В средних слоях (50–150 см) насыщенность пространства листовой массой составляла от 5 до 11%. На этом уровне освещенность изменялась от

30 до 300 мкмоль/м²с, что соответствовало 3–30% от полного притока ФАР. В условиях умеренного затенения растения ориентировали листовые пластинки под углами 35 – 40° к горизонтали.

Верхний слой (> 150 см) занимали ассимиляционные органы генеративных и наиболее развитых виргинильных особей. Насыщенность пространства листовой массой составляла 83%. Листовые пластинки располагались под углами

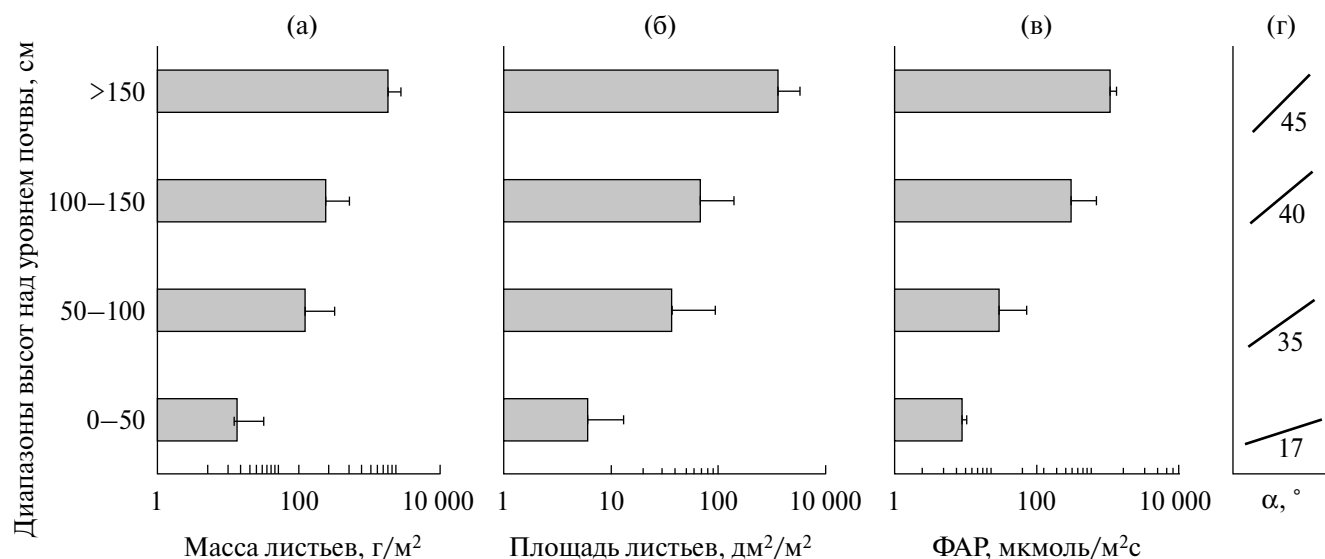


Рис. 3. Распределение массы (а) и площади (б) листьев, наклон плоскости листовой пластинки (в) и поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР) в полуденное время суток (г) в ЦП *Heracleum sosnowskyi*. Ось ординат представлена в виде логарифмической шкалы ($N = 18$ площадок, июнь – июль 2021 и 2022 гг.). Представлены данные для ЦП 1–6.

около 45° к горизонтали и поглощали приблизительно 70% поступающей ФАР.

ОБСУЖДЕНИЕ

Успешная адаптация инвазионных видов к почвенно-климатическим условиям захватываемых территорий является одним из важных механизмов, способствующих их натурализации. Значительный градиент экологических условий местообитаний во вторичном ареале указывает на высокий адаптационный потенциал *H. sosnowskyi*.

Результаты исследования показали, что в природно-климатических условиях Севера этот вид характеризуется длительным (180–190 дней) периодом вегетации. Прорастание семян и отрастание ювенильных и имматурных особей отмечали сразу после схода снежного покрова. Это позволяет растениям *H. sosnowskyi* реализовать доступные в весенний период тепловые и световые ресурсы. При прогреве почвы на большую глубину начиналось активное отрастание виргинильных и генеративных особей, формирование листового аппарата которых приводит к затенению растений в приземном слое и оказывает ингибирующее влияние на накопление ими фитомассы.

Холодостойкость и способность прегенеративных особей к активной вегетации до середины октября, когда среднесуточная температура воздуха достигает околонулевых значений, обуславливают эффективное использование ресурсов среды в осенний период. Ранее было показано [24], что растения *H. sosnowskyi* проявляют устойчивость к низким температурам весной и в осенний период за счет сдвига температурного оптимума роста в соответствии с изменениями термических условий среды. Это позволяет обитающим на периферии северной границы вторичного ареала растениям функционировать при низких положительных температурах воздуха в начале и конце сезона вегетации [18, 25].

Длительность вегетации *H. sosnowskyi* связана с особенностями ритма сезонного развития. Показано, что к середине июля до половины ювенильных растений переходят в состояние вынужденного покоя в результате снижения светового довольствия ниже критического уровня. Возобновление вегетации ювенильных особей отмечали в осенний период, после отмирания листьев генеративных растений и увеличения поступления ФАР в приземный слой. Аналогичные дан-

ные были получены для зоны широколиственных лесов, где ювенильные растения *H. sosnowskyi* переходили в состояние покоя летом и возобновляли ростовые процессы осенью [9].

Выявленные особенности ритмики развития *H. sosnowskyi* обеспечивают самоподдержание ЦП и доминирование этого вида в травянистых сообществах в течение всего периода вегетации растений. Для северных территорий длительность вегетации *H. sosnowskyi* практически равна числу дней в году без снежного покрова.

Изученные ЦП *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами с высоким уровнем сходства ($r = 0.98$). В составе ЦП преобладали особи в прегенеративном состоянии (см. табл. 1), что характеризует ЦП как нормальные и молодые. Средняя плотность имматурных растений составляла 4–7 шт/м², виргинильных – 12–16 шт/м². Генеративные особи отличались значительно меньшей плотностью – 1–3 шт/м². На основе количественных показателей онтогенетической структуры ЦП были рассчитаны индексы восстановления (I_B) ЦП, величины которых составляли $\gg 2$. Полученные значения указывают на высокую эффективность поддержания и восстановления ЦП *H. sosnowskyi*.

Приведенные в табл. 1 плотности популяций и распределение особей по онтогенетическим состояниям оказались сопоставимы с данными о демографической структуре ЦП *H. sosnowskyi* в других частях вторичного ареала. В условиях юго-восточной части п-ова Камчатка в ЦП преобладали прегенеративные особи (450–681 шт/м²), на 1 м² приходилось 3–4 генеративных растения [26]. Несколько меньшая плотность растений отмечена на территории Республики Башкортостан (41–92 шт/м²) и в Приморском крае (78 шт/м²). В составе ЦП доминировали прегенеративные особи – на 1 м² приходилось 2–4 репродуктивных растения [16, 27].

Отличительная особенность структуры изученных нами ЦП *H. sosnowskyi* – крайне малое количество жизнеспособных семян в почвенном банке, отсутствие проростков и высокая плотность ювенильных особей (см. табл. 1). В апреле–мае отмечено практически одновременное прорастание большей части семян и быстрое развитие проростков. Летом (июнь – июль) часть проростков отмирала, а оставшаяся часть растений переходила в ювенильное возрастное состояние. В дальнейшем, при развитии листового аппарата,

наблюдали торможение роста обитающих в приземном слое ювенильных растений. Часть особей этой онтогенетической группы перешла в состояние вынужденного покоя, что сопровождалось отмиранием надземного побега. Это объясняет отсутствие проростков в ЦП *H. sosnowskyi* и высокую плотность ювенильных особей.

Оценка возрастной структуры ЦП выявила, что средний календарный возраст виргинильных и генеративных особей составлял 3 полных года. Растения *H. sosnowskyi* приступали к цветению в возрасте 2–6 лет, а максимальный срок жизни особей составил 7 полных лет. В условиях культуры календарный возраст растений *H. sosnowskyi* достигал 14–16 лет [28], а у близкородственного вида *H. mantegazzianum* в условиях вторичного ареала – 12 лет [14].

В условиях Севера растения *H. sosnowskyi* достигали значительных размеров (см. табл. 2). Благодаря большому габитусу и продуктивности растения *H. sosnowskyi* образуют сообщества с низким обилием других травянистых видов. Максимальное накопление фитомассы (около 15 кг/м²) *H. sosnowskyi* наблюдали к середине вегетационного сезона. В период цветения – начала плодоношения генеративных особей на их долю приходилось более 60% от общей фитомассы. Прегенеративные особи формировали порядка 5 кг/м² фитомассы, что соответствовало лишь третьей части общей массы растений в ценопопуляциях. Полученные нами величины накопления фитомассы растениями *H. sosnowskyi* соответствуют продуктивности этого вида в культуре [21, 29].

Оценка репродуктивного усилия (доли репродуктивных органов от общей массы генеративных растений) показала его низкие значения (11%). При сохранении стабильной плотности генеративных особей в ЦП (1–3 шт/м²) небольшое репродуктивное усилие обеспечивает устойчивое семенное возобновление, удержание занятых территорий и расселение вида [11].

Растения *H. sosnowskyi* мы относим к геофитам [19]: его подземная часть состоит из погруженного каудекса, на верхушке которого закладывается терминальная зимующая почка возобновления. Генеративные растения в возрасте 3–5 лет характеризовались наиболее развитой подземной частью (см. табл. 2). Отличительная особенность *H. sosnowskyi* – значительное погружение каудекса и почек возобновления в почву с увеличением

календарного возраста и габитуса растений. Заглубление каудекса осуществляется с помощью контрактильной системы корней, длина которых может достигать 90 см. Такая жизненная стратегия защищает почки возобновления от механических повреждений и вымерзания. Промерзание почв до критических для зимующих органов растений температур является одним из факторов, лимитирующих расселение и натурализацию инвазионных борщевиков в северных широтах [18].

Ритм развития растений и их морфологическая структура определяли архитектуру сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. В первые 2–3 недели вегетации (апрель – май) проростки и ювенильные растения получали от 25% до 100% падающей фотосинтетически активной радиации (до 1000 мкмоль/м²с), что обеспечивало их активный рост. В дальнейшем, по мере развития ассимиляционных органов имматурных, виргинильных и генеративных растений, распределение в пространстве листовой поверхности и уровня освещенности значительно изменялись.

Наблюдаемый в летний период для травянистых сообществ с участием *H. sosnowskyi* тип вертикального распределения ассимиляционной поверхности (см. рис. 2) известен как “перевернутая пирамида” – “inverted pyramid” [13, 29]. Отличительной особенностью такого способа размещения листового аппарата является значительное увеличение площади ассимиляционной поверхности в вертикальном профиле. Показано, что данный тип размещения ассимиляционных органов наиболее оптимален для маловидовых сообществ. По сравнению с другими типами архитектуры растительного покрова (“пирамида с широким основанием” и “пирамида с узким основанием”) “перевернутая пирамида” обеспечивает более высокий уровень суточной фиксации CO₂ растительным сообществом. При этом наибольшая фотосинтетическая продуктивность отмечается при достижении травостоем листового индекса в диапазоне от 5 до 6. Значение листового индекса для изученных нами ЦП равнялось 4.4, что близко к величинам этого параметра для высокопродуктивных сообществ с *H. sosnowskyi* на Кавказе [13].

Листья растений *H. sosnowskyi* характеризовались диффузным распределением – от практически горизонтального в приземном до плагифильного в верхнем слое (см. рис. 3г), что обеспечивало эффективное поглощение солнечной радиации (см. рис. 3в). Распределение листьев в вертикаль-

ном профиле ЦП определяет специфику функциональных характеристик ассимиляционных органов *H. sosnowskyi*. В условиях затенения обитающие в приземном слое растения имели низкую удельную поверхностную плотность листьев, высокое содержание хлорофиллов в составе светособирающего комплекса фотосинтетического аппарата и высокую эффективность использования света при фотосинтезе [8].

Осенью (август — сентябрь) отмирание листьев генеративных особей приводило к увеличению до 25–50% светового довольствия в среднем и приземном слоях сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. Вегетативные особи сохраняли листовую поверхность на 30–40 дней дольше генеративных, вплоть до октября (см. рис. 2). В начале и конце вегетации растения из приземного и среднего слоев получали на порядок больше световой энергии, чем в летний период, в условиях сильного затенения генеративными особями.

Таким образом, специфика радиационного режима, характерная для сообществ с *H. sosnowskyi*, регулирует периоды ростовой активности и покоя особей разных возрастных состояний, подавляет жизнедеятельность конкурирующей растительности и способствует устойчивому развитию маловидовых сообществ. Затенение приземного слоя является одним из ведущих механизмов средообразующего воздействия *H. sosnowskyi* при его внедрении в аборигенные растительные сообщества [9, 10, 17].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате комплексного исследования структурно-функциональной организации растений в ценопопуляциях *H. sosnowskyi* выявлены механизмы, обеспечивающие устойчивый рост и репродукцию вида в условиях Севера.

Наблюдения за ритмом сезонного развития показали, что продолжительность вегетации *H. sosnowskyi* составляла 180–190 дней. Это обусловлено ранними сроками весеннего отрастания и длительной осенней вегетацией прегенеративных особей, что является конкурентным преимуществом при внедрении *H. sosnowskyi* в естественные и трансформированные фитоценозы.

Для изученных ЦП *H. sosnowskyi* показана высокая плотность ювенильных особей (1700 шт/м²), количество иматурных особей — 4–7 шт/м²,

виргинильных — 12–16 шт/м², генеративных — 1–3 шт/м². Большинство ювенильных особей (более 95% растений) были представлены растениями в возрасте одного полного года жизни. Остальные онтогенетические группы (*im*, *v*, *g*) в составе ЦП включали растения в возрасте от 1 до 7 полных лет. Средний календарный возраст генеративных особей составил 3 полных года.

Ценопопуляции *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами. В составе ЦП преобладали особи в прегенеративном состоянии, что характеризует их как нормальные и молодые. Высокие значения индексов восстановления ($I_B \gg 2$) свидетельствуют об эффективности процессов поддержания и восстановления ЦП *H. sosnowskyi*. Отличительная особенность структуры ЦП в период цветения генеративных особей (июнь — июль) — малое количество жизнеспособных семян и отсутствие проростков, что является следствием синхронного прорастания мерикарпиев после схода снежного покрова и быстрого прохождения этапа послевого развития.

Растения *H. sosnowskyi* отличались высокой продуктивностью — формировали до 15 кг/м² сырой фитомассы, половину которой составляли генеративные особи. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагалась в верхних слоях ЦП по типу “перевернутая пирамида” и поглощала около 70% поступающей ФАР. Фитогенное поле генеративных растений оказывало тормозящее эколого-ценотическое воздействие, регулируя периоды ростовой активности и покоя прегенеративных особей *H. sosnowskyi* и подавляя жизнедеятельность конкурирующей растительности.

Одна из важных адаптивных характеристик *H. sosnowskyi* — способность к заглублению в почву каудекса и расположенных на нем почек возобновления. Это обеспечивает сохранение жизнеспособности растений и является важным фактором, способствующим выживанию вида в районах с низкими отрицательными температурами воздуха в зимний период.

Выявленные механизмы структурно-функциональной организации *H. sosnowskyi* на уровне растения и ценопопуляции могут стать основой для разработки методов и подходов контроля распространения и повышения эффективности мероприятий по борьбе с инвайдером.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук в рамках НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (№ 122040600021-4). Дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.В. Иванову (СыктГУ им. Питирима Сорокина) за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 205 с.
2. Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань: Казанский университет, 1989. 146 с.
3. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологич. 2020. № 2. С. 144–152. DOI: 10.31857/S0002332920020058
4. Pyšek P., Richardson D.M. Invasive species, environmental change and management, and health // Annual Review of Environment and Resources. 2010. V. 35. P. 25–55. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
5. Boardman L., Lockwood J., Angilletta M.J., Meyerson L. The future of invasion science needs physiology // BioScience. 2022. V. 72. № 12. P. 1204–1219. DOI: 10.1093/biosci/biac080
6. Ecology and management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). CAB International / Eds. Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. Gateshead, 2007. P. 352.
7. Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Росс. журн. биологич. инвазий. 2018. № 1. С. 78–87.
8. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. V. 10(11). Art. e0142833. DOI: 10.1371/journal.pone.0142833
9. Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Росс. журн. биологич. инвазий. 2017. № 2. С. 95–106.
10. Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н. Нитрофитные травяные сообщества класса *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 в Сожско-Деснинском междуречье // Растительность России. 2018. № 33. С. 19–40.
11. Chadin I., Dalke I., Tishin D. et al. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind // Peer J. 2021. V. 9. Art. e11821. <https://doi.org/10.7717/peerj.11821>
12. Лантева Е.М., Захожий И.Г., Далькэ И.В. и др. Влияние инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на плодородие постагрогенных почв Европейского Северо-Востока // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 66–73. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073
13. Tappeiner U., Cernusca A. Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus // Ecological Modelling. 1998. V. 113. № 1. P. 201–223. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00144-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00144-6)
14. Pergl J., Perglová I., Pyšek P., Dietz H. Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges // American Journal of Botany. 2006. V. 93. № 7. P. 1018–1028. <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.93.7.1018>
15. Baležentienė L., Bartkevičius E. Invasion of *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) at habitat scale in Lithuania // Journal of Food, Agriculture & Environment. 2013. V. 11. № 2. P. 1370–1375.
16. Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Рогожникова Д.Р. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., Apiaceae) в Башкортостане // Росс. журн. биологич. инвазий. 2021. № 1. С. 2–12.
17. Ареньева Л.А., Ареньев Е.И., Казаков С.Г. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на южной границе вторичного ареала в европейской части России // Росс. журн. биологич. инвазий. 2021. № 4. С. 2–15. DOI:10.35885/1996-1499-2021-14-2-2-15

18. Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Росс. журн. биологич. инвазий. 2022. № 1. С. 55–70.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-55-70
19. Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н. и др. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на Севере // Экология. 2023. № 3. С. 212–219.
DOI:10.31857/S0367059723030022
20. Кудинов М.М., Касач А.А., Чекалинская И.И. и др. Интродукция борщевиков в Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1980. 200 с.
21. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
22. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. Под ред. А.И. Таскаева. М.: ДиК, Дрофа, 1997. 116 с.
23. Schneider C., Rasband W., Eliceiri K. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // Nat Methods. 2012. V. 9. P. 671–675.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
24. Далькэ И.В., Малышев Р.В., Маслова С.П. Экофизиология дыхания растений *Heracleum sosnowskyi* в условиях Севера // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 2. С. 77–82.
DOI: 10.25750/1995-4301-2020-2-077-082
25. Корнева И.Г. Некоторые эколого-биологические особенности развития борщевика Сосновского на Сахалине // Вестник Сахалинского музея. 2004. № 11. С. 390–397.
26. Абрамова Л.М., Девятова Е.А., Штекер Л., Чернягина О.А. К характеристике ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в городе Петропавловске-Камчатском (Российский Дальний Восток) // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия: Естественные науки. 2014. Т. 26. № 3 (174). С. 5–8.
27. Черняк Д.М. Изучение семенной продуктивности *Heracleum sosnowskyi* Manden. в условиях юга Приморского края // Международный научно-исслед. журн. 2018. № 8 (74). С. 92–95.
DOI: 10.23670/IRJ.2018.74.8.019
28. Болотова Е.С. Продолжительность жизни борщевика Сосновского в условиях культуры в центральной зоне Коми АССР // Биологические исследования на Северо-Востоке европейской части СССР (Ежегодник). Сыктывкар, 1974. С. 54–59.
29. Балмазов М.В., Чирков Ю.И., Огородников Б.И. Фитоклиматические особенности и архитектура посевов борщевика Сосновского // Известия ТСХА. 1986. Вып. 6. С. 41–44.

STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* AND MECHANISMS FOR MAINTAINING THEIR STABILITY IN NORTH CONDITIONS

I. V. Dalke^{1,*}, S. P. Maslova¹, I. G. Zakhochiy¹, G. A. Golke², Yu. A. Smotrina^{1,2}

¹Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982, Russia

²Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, 167001, Russia

*e-mail: dalke@ib.komisc.ru

Abstract—The growth and productivity, rhythm of development, ontogenetic and spatial structure of cenopopulations of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) on the territory of the Komi Republic were studied. The duration of the growing season of *H. sosnowskyi* was 180–190 days due to the early spring germination of seeds and the long autumn growing season of pregenerative individual plants. The studied *H. sosnowskyi* CPs were characterized by left-sided ontogenetic spectra and high recovery indices. These properties characterized them as young and self-renewing plants. The greatest and the lowest numbers per the unit area had the juvenile and the generative plants (710–1700 and 1–3 individuals/m², respectively). The average density of immature and virginile individuals was 4–7 pcs/m² and 12–16 pcs/m², respectively. The absence of seedlings during the flowering period of plants was discovered, resulting from the synchronous germination of mericarps and the rapid passage of the post-emergence development stage. Plants began to flower at the age of 2–6 full years, the maximum lifespan of individuals was 7 years. *H. sosnowskyi* plants were characterized by high productivity. They formed up to 15 kg/m² of wet phytomass, half of which was produced by generative individuals. The main part of the leaf area of the generative individuals was located in the upper layers (like an “inverted pyramid”) and absorbed about 70% of the incoming PAR. The identified mechanisms of the CP self-maintenance mediate the spread and retention of occupied territories which are occupied by *H. sosnowskyi* plants on the northern border of the invaded range.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi*, cenopopulations, ontogenetic spectrum, phenology, morphostructure, phytomass, architectonics, Komi Republic