

И.В. Далькэ, С.П. Маслова, И.Г. Захожий, Ю.А. Смотрина, И.Ф. Чадин

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РОСТА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. В УСЛОВИЯХ ИНВАЗИИ

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Проведены комплексные исследования структуры ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. в условиях средней тайги Республики Коми. Продолжительность вегетации растений составляла 180–190 дней. Ценопопуляции характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами и высокими индексами восстановления. Плотность ювенильных особей составляла 1700 шт./м², имматурных – 4–7 шт./м², виргинильных – 12–16 шт./м², генеративных – 1–3 шт./м². Растения приступали к цветению в возрасте 2–6 полных лет. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагалась в верхних слоях и поглощала около 70 % поступающей фотосинтетически активной радиации. Изучение естественной динамики увеличения площади ценопопуляций *H. sosnowskyi* выявило значимость анемохории для переноса семян растений на дальние (до 55 м) дистанции. Анализ спутниковых изображений модельных участков выявил ежегодный рост площадей инвазионных ценопопуляций на 20 %. Вариабельность скорости инвазии вида зависела от начальных условий и этапа вторжения, режимов использования и экологической емкости участков.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, ценопопуляции, онтогенетический спектр, морфоструктура, фитомасса, скорость инвазии

Цитирование: Далькэ И.В., Маслова С.П., Захожий И.Г., Смотрина Ю.А., Чадин И.Ф. Структура и динамика роста ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. в условиях инвазии // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, № 1. С. 112–116. DOI: 10.5281/zenodo.10864181

Введение

Изучение специфических признаков и стратегий организмов, способных к эффективному росту и распространению вне естественного ареала, представляет значительный научно-практический интерес и относится к центральным вопросам биологии и экологии инвазий [6, 10]. В настоящее время широко обсуждается глобальная инвазия растений рода *Heracleum* L., в частности борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) [5, 9]. В среднетаежной зоне Республики Коми данный вид встречается в черте населенных пунктов, на заброшенных сельхозугодиях, вдоль дорог. Доминируя в составе растительных сообществ, борщевик поддерживает регулярную репродукцию, эффективно использует ресурсы среды, хорошо восстанавлива-

ется после повреждения. Учитывая продолжающуюся экспансию вида, изучение инвазионного потенциала и динамики расселения растений *H. sosnowskyi* остается актуальным.

Цель и задачи исследования

Наше исследование было направлено на выявление механизмов, обеспечивающих устойчивость биологического вторжения и расселения *H. sosnowskyi* на организменном и популяционном уровнях.

Объекты и методы исследования

Экспериментальные участки с ценопопуляциями (далее – ЦП) *H. sosnowskyi* были расположены в юго-западной части Республики Коми

в окрестностях г. Сыктывкара. Растительный покров участков представлен злаково-разнотравными сообществами с доминированием *H. sosnowskyi*. ЦП описывали с использованием фенотипических (масса, высота, площадь листовой поверхности) и функциональных (численность, плотность) характеристик. Календарный возраст растений оценивали по количеству годичных приростов на продольном срезе каудекса [2]. Изменение площадей ЦП *H. sosnowskyi* изучали на основе эмпирических данных, спутниковых снимков земной поверхности и разработанных моделей [4, 7].

Результаты исследований и их обсуждение

Нами был разработан новый способ определения календарного возраста растений *H. sosnowskyi*. На основе анатомо-морфологического изучения подземных органов показано, что количество ксилемных колец на поперечном срезе корня соответствует числу остатков годичных приростов на продольном срезе каудекса [2]. Данный способ можно использовать в полевых исследованиях, так как количество остатков годичных приростов на продольном срезе каудекса хорошо различимо и не требует специального окрашивания тканей.

Наблюдения за ритмом сезонного развития растений показали, что в условиях подзоны средней тайги продолжительность вегетации растений *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 фитоценозы. Анализ климатических данных позволил установить, что на периферии северной границы вторичного ареала вида минимальным показателем термических ресурсов территории, необходимым для роста и развития *H. sosnowskyi*, является накопление суммы активных температур $>5^{\circ}\text{C}$ на уровне 1150°C [4].

В изученных ЦП *H. sosnowskyi* отмечена высокая плотность ювенильных особей – до 1700 шт./м^2 . Количество иматурных особей достигало $4\text{--}7 \text{ шт./м}^2$, виргинильных – $12\text{--}16 \text{ шт./м}^2$, генеративных – $1\text{--}3 \text{ шт./м}^2$. Более 95 % ювенильных особей были представлены растениями в возрасте одного года жизни. Остальные онтогенетические группы в составе ЦП включа-

ли растения в возрасте от 1 до 7 (9) лет. Средний календарный возраст генеративных особей составил 3 года. Популяции *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами. В период цветения растений (июнь – июль) в структуре ЦП отсутствовали жизнеспособные семена и проростки, что связано с синхронным прорастанием мерикарпиев весной и их быстрым развитием.

Изученные нами растения *H. sosnowskyi* отличались значительным габитусом и продуктивностью (таблица), формировали сообщества с низким обилием других травянистых растений. Максимальное накопление фитомассы (15 кг сыр./м^2) наблюдали к середине вегетационного сезона. В периоды цветения и начала плодоношения на долю генеративных особей приходилось более 60 % от общей фитомассы. Прегенеративные особи формировали около 30 % общей массы растений в ЦП *H. sosnowskyi*.

Растения *H. sosnowskyi* относятся к геофитам [2]: его каудекс с терминальной зимующей почкой возобновления погружается в почву на глубину 10–20 см. С увеличением календарного возраста и габитуса растений отмечено значительное погружение каудекса и почек возобновления в почву (таблица), что обусловлено развитием контрактильных корней. Такая жизненная стратегия защищает почки возобновления *H. sosnowskyi* от механических повреждений и вымерзания.

Таблица. Морфофизиологические характеристики растений *Heracleum sosnowskyi* Manden. (июнь – июль)

Показатели	Иматурные и виргинильные особи (n=335)	Генеративные особи (n=29)
Глубина залегания почки возобновления, см	7±3	14±5
Максимальная длина листа, см	97±53	200±25
Длина репродуктивного побега, см	–	295±34
Площадь листьев, $\text{дм}^2/\text{особь}$	13±25	138±61
Общая фитомасса, $\text{г}/\text{особь}$	265±530	4526±2959

Примечание. Приведены среднее значения ± стандартное отклонение

Ритм развития растений и их морфологическая структура определяли архитектуру сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. Растения *H. sosnowskyi* характеризовались вертикальным распределением ассимиляционной поверхности (рис. 1) по типу «перевернутой пирамиды» – «inverted pyramid» [11]. Отличительной особенностью размещения листового аппарата является значительное увеличение площади ассимиляционной поверхности в вертикальном профиле. По сравнению с другими типами архитектуры растительного покрова, «перевернутая пирамида» обеспечивает более высокий уровень суточный фиксации CO₂ растительным сообществом с сохранением оптимального листового индекса. Значение листового индекса для изученных нами ЦП было около 4–5, что близко к величинам этого параметра для высокопродуктивных сообществ с *H. sosnowskyi* на Кавказе [11].

Листья растений *H. sosnowskyi* характеризовались диффузным распределением (рис. 1), что обеспечивало эффективное поглощение солнечной радиации. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагалась в верхних слоях и поглощала около 70 % поступающей фотосинтетически активной радиации (ФАР). Обитающие в приземном слое в условиях затенения растения имели низкую удельную поверхностную плотность листьев, высокое содержание хлорофиллов в составе светособирающего комплекса пигментов фотосин-

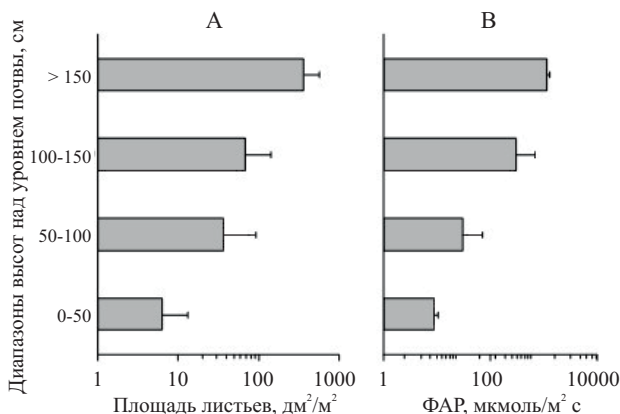


Рис. 1. Распределение площади листьев (А) и фотосинтетически активной радиации (ФАР) (В) в полуденное время суток в ценопопуляциях *Heracleum sosnowskyi* (июнь – июль)

Fig. 1. Distribution of leaf area (A) and photosynthetically active radiation (ФАР) (B) at noon in *Heracleum sosnowskyi* coenopopulations (June – July)

тетического аппарата, высокую эффективность использования света при фотосинтезе [8]. Затенение приземного слоя является одним из ведущих механизмов средообразующего воздействия растений *H. sosnowskyi* при их внедрении в аборигенные растительные сообщества.

Отмирание листьев генеративных особей в августе – сентябре приводило к увеличению до 25–50 % светового довольствия в среднем и приземном слоях ЦП *H. sosnowskyi*. Вегетативные особи сохраняли свою листовую поверхность на 30–40 дней дольше генеративных, вплоть до октября. В начале и в конце вегетации растения *H. sosnowskyi* из приземного и среднего слоев получали на порядок больше световой энергии, чем в летний период в условиях сильного затенения генеративными особями.

На основе эмпирических данных и разработанной модели нами была доказана значимость анемохории для переноса семян борщевика Соосновского на дальние расстояния (до 55 м от материнского растения) [7]. Дальнейшие исследования показали, что при использовании только ветра в качестве агента для переноса семян происходит увеличение площади сплошных зарослей борщевиков от 1 до 10 тыс. м² в течение 45–58 лет. Резкое увеличение скорости роста площади ценопопуляции в этих условиях происходит примерно на 20-й год (рис. 2).

Применение агент-ориентированной модели, имитирующей рост зарослей высокорослых борщевиков, позволило получить данные о возможности переноса мерикарпиев *H. sosnowskyi* на дистанции до 31–55 м в зависимости от погодноклиматических условий модельных территорий Европы [3]. Расчеты показали, что теоретические величины абсолютной скорости увеличения площади зарослей в результате анемохорного распространения составили 290–1500 м²/год, а относительная скорость была 12–36 % в год.

Экстраполяция экспоненциальной функции относительной скорости роста к началу координат показала, что на модельных участках небольшие по площади ЦП *H. sosnowskyi* появились около 1990 г., что согласуется с сообщениями о начале одичания высокорослых борщевиков на территории РСФСР в 1970-е гг. и активном их расселении на заброшенных сельскохозяйственных угодьях в 1990-е гг. [5]. Учитывая наибольший календарный возраст *H. sosnow-*

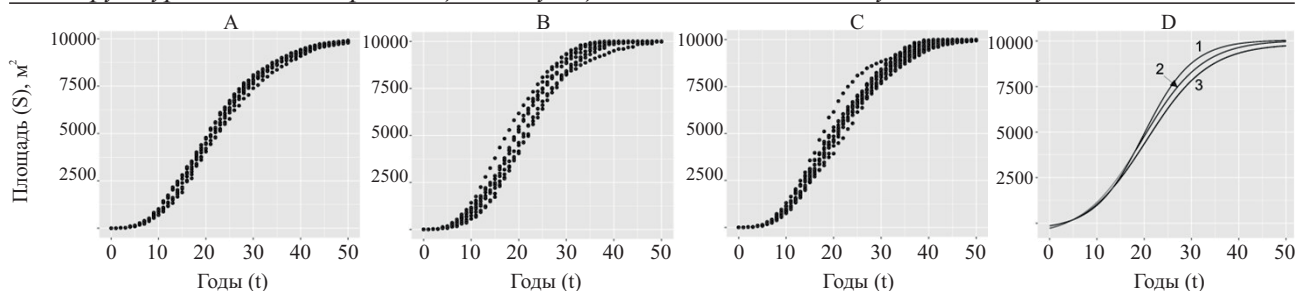


Рис. 2. Динамика увеличения площади ценопопуляции *H. sosnowskyi* по результатам работы клеточного автомата на основе метеоданных аэропортов городов Сыктывкара, Казани, Софии. Размер решетки для работы клеточного автомата: 100x100; в исходной конфигурации занята одна ячейка в центре решетки: Сыктывкар (А), Казань (В), София (С), логистические кривые 1–3, параметры которых подобраны на основе распределений А, В и С соответственно (D) [3]

Fig. 2. Population growth dynamics of invasive hogweed based on cellular automaton and meteorological data from Syktyvkar, Kazan, and Sofia airports. Grid size: 100x100 cells. Initial configuration: one occupied cell in the center. Designations: Syktyvkar (A), Kazan (B), Sofia (C). D – Logistic curves 1-3 represent distributions A, B, and C, respectively [3]

skyi, по оценкам разных авторов, в интервале от 8 до 14 лет [1, 2] можно утверждать, что на территории вторичного ареала в популяциях вида успешно поддерживается поток поколений.

Согласно доступным спутниковым изображениям поверхности модельных участков период наблюдений за инвазионными борщевиками в среднем составил 8 лет. За это время ценопопуляции растений увеличили свою площадь в 4 раза. Относительная скорость роста площади ЦП была 20 % в год, что сопоставимо с данными модели. Вариабельность скорости инвазии вида зависела от начальных условий и этапа вторжения, режимов использования и экологической емкости участков.

Выводы

Исследования структуры ценопопуляций *H. sosnowskyi* показали, что продолжительность вегетации растений в условиях средней тайги Республики Коми составляет 180–190 дней. Плотность ювенильных особей достигает 1700 шт./м², иматурных – 4–7, виргинильных – 12–16, генеративных – 1–3. Растения приступают к цветению в возрасте 2–6 полных лет. Ранние сроки весеннего отрастания и длительная осенняя вегетация прегенеративных особей дают конкурентное преимущество *H. sosnowskyi* при внедрении в фитоценозы.

Архитектонику сообществ с доминированием *H. sosnowskyi* определяют ритм развития растений и их морфологическая структура. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагается в верхних слоях

и поглощает около 70 % поступающей фотосинтетически активной радиации.

Анализ спутниковых изображений модельных участков выявил ежегодный рост площадей инвазионных ценопопуляций на 20 %. Вариабельность скорости инвазии вида зависит от начальных условий и этапа вторжения, режимов использования и экологической емкости участков.

Работа выполнена в рамках НИОКТР «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (№ 122040600021-4).

1. Болотова Е.С. Продолжительность жизни борщевика Сосновского в условиях культуры в центральной зоне Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1974. С. 54–59.
2. Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюсина С.Н. Зрайченко Е.С., Бобров Ю.А. 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.
3. Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Моделирование скорости увеличения площади ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 30–47.

4. 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 // Российский журнал биологических инвазий. 2022. N 1. С. 55–70.
5. Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2018. N 1. С. 78–87.
6. Boardman L., Lockwood J.L., Angilletta M.J., Krause J.S., Lau J.A., Loik M.E., Simberloff D., Thawley C.J., Meyerson L.A. The future of invasion science needs physiology // BioScience. 2022. Vol. 72, N 12. P. 1204–1219.
7. Chadin I., Dalke I., Tishin D., Zakhochiy I., Malyshev R. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind // PeerJ. 2021. Vol. 9. P. 1–19 (e11821).
8. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, N 11. P. 1–17 (e0142833).
9. Grzędzicka E. Invasion of the Giant Hogweed and the Sosnowsky's Hogweed as a Multidisciplinary Problem with Unknown Future – A Review // Earth. 2022. Vol. 3, N 1. P. 287–312.
10. Pyšek P., Richardson D.M. Species, environmental change and management, and health // Annual Review of Environment and Resources. 2010. Vol. 35. P. 25–55.
11. Tappeiner U., Cernusca A. Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus // Ecological Modelling. 1998. Vol. 113, N 1. P. 201–223.

Поступила в редакцию: 26.01.2024

UDC 581.524.2

STRUCTURE AND GROWTH DYNAMICS OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN. COENOPOPULATIONS IN THE CONDITIONS OF INVASION

I.V. Dalke, S.P. Maslova, I.G. Zakhochiy, Y.A. Smotrina, I.F. Chadin

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences

Complex studies of the coenopopulation structure of *H. sosnowskyi* Manden. in the middle taiga of the Komi Republic were carried out. The duration of vegetation of plants was 180–190 days. Coenopopulations were characterized by left-handed ontogenetic spectra and high recovery indices. The density of juvenile individuals was 1700 pcs/m², immature ones 4–7 pcs/m², virginial ones – 12–16 pcs/m², and generative ones – 1–3 pcs/m². Plants started flowering at the age of 2–6 full years. The main part of the assimilating surface of generative individuals was located in the upper layers and absorbed about 70 % of the incoming photosynthetically active radiation. The study of natural increase dynamics of *H. sosnowskyi* coenopopulation areas revealed the significance of anemochory for plant seed transport over long (up to 55 m) distances. Analysis of satellite images of model plots revealed an annual increase in the area of invasive coenopopulations by 20 %. The variability of invasion rate of the species depended on the initial conditions and stage of invasion, utilization regimes and ecological capacity of the plots.

Key words: *Heracleum sosnowskyi*, coenopopulations, ontogenetic spectrum, morphostructure, phytomass, invasion rate

Citation: Dalke I.V., Maslova S.P., Zakhochiy I.G., Smotrina Y.A., Chadin I.F. Structure and growth dynamics of *Heracleum sosnowskyi* coenopopulations in the conditions of invasion // Industrial botany. 2024. Vol. 24, N 1. P. 112–116. DOI: 10.5281/zenodo.10864181