

И.В. Далькэ, И.Ф. Чадин

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА *HERACLEUM* *MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук

В среднетаежной подзоне Республики Коми исследовано накопление фитомассы и относительная скорость роста инвазионного вида – *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier. В структуре ценопопуляций выделено десять возрастных классов, где виргинильные особи накапливали на порядок меньше сухой фитомассы, чем генеративные. Несмотря на низкую относительную скорость роста (до 0,05 г/г сухой массы в день), растения поддерживали высокую продуктивность. Световое довольствие в ценопопуляциях было ключевым фактором, регулирующим относительную скорость роста. Затенение и внутривидовая конкуренция ограничивали рост, особенно у молодых растений. Виргинильные растения демонстрировали максимальную относительную скорость роста во втором возрастном классе, когда листья находились в среднем или верхнем пологе растительности. Относительная скорость роста генеративных особей была на 20–60 % выше, чем у виргинильных. К завершению онтогенеза скорость накопления фитомассы снижалась до 0,004 г/г сухой массы в день.

Ключевые слова: *Heracleum mantegazzianum*, фитомасса, относительная скорость роста, внутривидовая конкуренция, ценопопуляция, инвазия

Цитирование: Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Относительная скорость роста *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier в ценопопуляциях средней тайги // Промышленная ботаника. 2026. Вып. 26, № 3. С. 110–117. DOI: 10.5281/zenodo.23499847

Введение

Изучение специфических признаков и стратегий растительных организмов, характеризующихся интенсивным распространением за пределами нативного ареала, относится к важнейшим вопросам экологии инвазий и представляет значительный научно-практический интерес [14]. Оценка структурно-функциональных показателей и параметров роста позволяет выявить конкурентные преимущества и способность сохранять физиологическую целостность растений в новых условиях и местообитаниях [1, 3, 9, 12, 13].

В последние годы широко обсуждаются причины и последствия биологическо-

го вторжения растений рода *Heracleum* L. – *H. sosnowskyi* Manden. (борщевик Сосновского) и *H. mantegazzianum* Sommier & Levier (борщевик Мантегацци). Высокое экологическое сходство и филогенетическое единство упомянутых видов позволяет называть произрастающие в таежной зоне Республики Коми гигантские борщевики – *H. mantegazzianum*, признавая вид *H. sosnowskyi* конспецифичным с *H. mantegazzianum* [5, 6, 11, 15]. На антропогенно трансформированных и заброшенных территориях растения *H. mantegazzianum* часто образуют многолетние самоподдерживающиеся ценопопуляции. Их регулярное возобновле-

ние и устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям обеспечивается благодаря разделению особей на фенологические классы, отличающиеся структурно-функциональной организацией и фенологическими ритмами [5]. Борщевики характеризуются интенсивным ростом надземных органов и накоплением значительной зеленой массы [7].

По мнению ряда авторов, высокая относительная скорость роста (relative growth rate – RGR) проростков *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* является конкурентным преимуществом инвазионных борщевиков над аборигенными растениями [1, 11]. В долгосрочных экспериментах показано, что молодые растения *H. mantegazzianum* демонстрируют низкую RGR [4]. Противоречивые данные о RGR инвазионных видов борщевика, полученные в лабораторных условиях, вызывают необходимость измерения относительной скорости роста растений *H. mantegazzianum* в полевых опытах и в самоподдерживающихся ценопопуляциях.

Цель и задачи исследований

Цель работы – установить скорость накопления фитомассы в полевом эксперименте и в самоподдерживающихся ценопопуляциях *Heracleum mantegazzianum* в условиях инвазии. В задачи работы входило определение биомассы растений на виргинильном и генеративном этапе развития, оценка их календарного возраста, расчет относительной скорости роста.

Объекты и методики исследований

Heracleum mantegazzianum Sommier & Levier – многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом, геофит. В среднетаежной подзоне Республики Коми растения *H. mantegazzianum* формируют молодые, самовозобновляющиеся ценопопуляции (далее – ЦП) [5, 7]. В период 2021–2023 гг. изучали показатели роста *H. mantegazzianum* в однолетнем экспериментальном посеве и в многолетних самовозобновляющихся ценопопуляциях.

На окультуренном опытном участке общей площадью 4 м² осенью 2022 г. посеяли 40000 шт. семян *H. mantegazzianum*. В 2023 г. наблюдали за ростом и развитием растений. В октябре 2023 г. на трех учетных площадках размером 20×20 см собрали все растения для проведения ростового анализа (n = 254).

В многолетних природных ЦП *H. mantegazzianum* в период 2021–2022 гг. закладывали площадки размером 1×1 м (n = 46), на которых выкапывали все растения (n = 822). Календарный возраст собранных растений определяли по количеству годовых приростов (полных лет жизни) на продольном срезе каудекса [6]. Календарный возраст *H. mantegazzianum* выражали в виде возрастного класса, равному количеству полных лет жизни + 1 [10].

Собранные растения находились на виргинильном этапе развития, включающем ювенильные, имматурные и виргинильные особи или на генеративном этапе онтогенеза. Учитывали все генеративные особи, не выделяя их возрастные состояния [7]. Растения делили на органы (листья, черешки, генеративный побег, соцветия, каудекс, корни) и определяли их сырой вес. Среднюю смешанную пробу органов фиксировали и высушивали при температуре 80 °С до постоянного веса. Содержание сухого вещества в органах использовали для пересчета сырой фитомассы растений в сухой вес.

Относительную скорость роста растений (RGR, г/г сухой массы день) рассчитывали по формуле:

$$RGR = \frac{(\ln M_2 - \ln M_1)}{(t_2 - t_1)}, \quad (1)$$

где M_1 , M_2 – масса растений (г) в сухом состоянии во время последовательных сборов растений во время t_1 и t_2 соответственно (дни).

В формуле (1) использовали $M_1 = 0,006$ г, $t_1 = 7$ дней, так как в течение первой недели роста проростки *H. mantegazzianum* накапливают в среднем 6 мг сухой массы [4]. Показатель M_2 соответствовал сухой массе особей, собранных в момент времени t_2 .

Расчет t_2 проводили по формуле:

$$t_2 = \text{Age} \times \text{Day}_1 + \text{Day}_2 - t_1, \quad (2)$$

где Age – календарный возраст (полных лет жизни), годы; Day_1 – продолжительность вегетационного периода, дни; Day_2 – время от начала периода вегетации до сбора растений, дни.

Для статистического описания данных использовали среднее значение, стандартное отклонение, коэффициент вариации (Cvar). Для оценки значимости статистических различий в группах использовали дисперсионный анализ (ANOVA) и post-hoc тест Тьюки. Расчеты и построение графиков проводили в среде R.

Результаты исследований и их обсуждение

Определение календарного возраста растений в самовозобновляющихся многолетних ЦП позволило оценить фитомассу *H. mantegazzianum* в десяти последовательных возрастных классах. Особи, принадлежащие разным возрастным классам, отличались между собой по накоплению сухой биомассы и рассчитанной RGR (рис. 1).

С первого по шестой возрастной класс фитомасса виргинильных растений возрастала в среднем от 0,02 до 44 г сухой массы, с возрастом отмечали снижение накопления сухого вещества до 27 г на особь (рис. 1 А). В границах одного возрастного класса биомасса генеративных растений была на порядок большей, чем виргинильных. С увеличением календарного возраста растений, перешедших в генеративное состояние, не наблюдалось статистически значимого снижения фитомассы. Наибольшей вариабельностью накопления фитомассы отличались виргинильные особи второго возрастного класса (Cvar = 235 %), в то время как у генеративных растений коэффициент вариации не превышал 108 %.

В ценопопуляциях *H. mantegazzianum* наблюдали тенденцию уменьшения темпов роста растений с возрастом (рис. 1 Б). Лишь при переходе от первого возрастного класса ко второму отмечали двукратное увеличение RGR. В первом возрастном классе молодые растения де-

монстрировали RGR в среднем $0,010 \pm 0,005$ г/г сухой массы в день с относительно высокой вариабельностью (Cvar 48 %).

Начиная со второго возрастного класса показатель роста виргинильных растений снижался ежегодно в среднем на 18 %. Самые старые особи в десятом возрастном классе накапливали не более 0,004 г/г сухой массы в день. Снижение темпов накопления биомассы стареющих растений сопровождалось уменьшением коэффициента вариации показателя RGR до 11–14 %.

Инвазионные борщевики переходили к репродукции в третьем – седьмом возрастном классе. Основная часть генеративных растений относилась к четвертому и пятому возрастному классу. Ежегодно с увеличением возраста показатель RGR генеративных особей статистически значимо снижался (в среднем на 22 %). Следует отметить, что RGR генеративных растений была выше на 20–60 %, чем у особей *H. mantegazzianum* на виргинильном этапе развития (рис. 1 Б).

Для оценки потенциала роста *H. mantegazzianum* в отсутствие других видов растений наблюдали за растениями в экспериментальном полевом посеве. Семена борщевиков, посеянные осенью, прошли необходимую для нормального роста и развития зимнюю стратификацию. Весной после схода снега семена дружно проросли и быстро перешли в ювенильное возрастное состояние (апрель – май).

Сплошной полог листьев молодых растений (июнь) полностью закрывал поверхность почвы, индекс листовой поверхности (ИЛП) был выше 1. В конце вегетации (октябрь) растения первого возрастного класса оставались на виргинильном этапе развития и существенно различались по накоплению сухой биомассы – от 0,02 до 6,3 г/особь. Половина растений в посеве находилась в состоянии вынужденного покоя – у них отсутствовали надземные части, но сохранялся каудекс с почками возобновления и корни. Остальные особи *H. mantegazzianum* сформировали полог с ИЛП около 1,5.

Расчеты показали, что RGR однолетних особей *H. mantegazzianum* без воздействия со стороны других видов растений или дру-

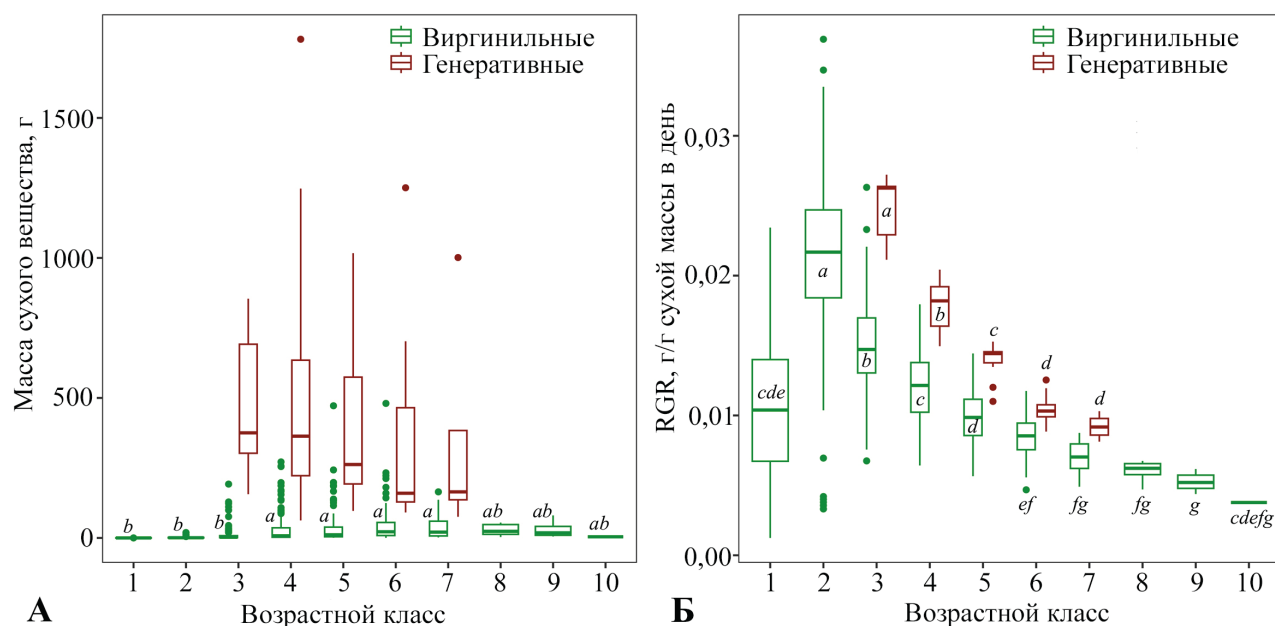


Рис. 1. Общая фитомасса (А) и относительная скорость роста (Б) растений *Heracleum mantegazzianum* разных возрастных классов в составе ценопопуляций. Латинские буквы (a – g) обозначают значимые отличия между возрастными классами (отдельно для виргинильных и генеративных растений, тест Тьюки, $p < 0,05$)

Fig. 1. Total phytomass (A) and relative growth rate (B) of *Heracleum mantegazzianum* plants of different age classes within local populations. Latin letters (a – g) indicate significant differences between age classes (separately for virginal and generative plants, Tukey's test, $p < 0.05$)

гих возрастных групп борщевиков составила в среднем $0,022 \pm 0,007$ г/г сухой массы в день (рис. 2, вариант 2). Согласно результатам, полученным нами ранее (в контролируемых лабораторных условиях) в отсутствие конкуренции за световые ресурсы молодые борщевики накапливали до 0,05 г/г сухой массы в день (рис. 2, вариант 1). Обитающие в многолетних разновозрастных ценопопуляциях *H. mantegazzianum* особи первого возрастного класса демонстрировали RGR в среднем 0,01 г/г сухой массы в день (рис. 2, вариант 3).

Высокую величину показателя RGR часто относят к признакам, определяющим конкурентные преимущества растений при освоении нарушенных местообитаний в условиях достаточного количества ресурсов. Низкая RGR позволяет растениям выживать в условиях ограниченных ресурсов и накапливать резервы для последующего роста [12, 13]. Инвазионные виды могут отличаться высокой RGR, однако это свойство не является для них обязательным [1, 2, 9].

По мнению ряда авторов, инвазионные борщевики демонстрируют высокую RGR в оптимальных для роста (лабораторных) условиях: от 0,083 [1] до 0,186 г/г в день [11], превышая ряд аборигенных трав по скорости запасаения сухой биомассы в 2–3 раза. Считается, что структурно-функциональные особенности листьев и корней способствуют эффективному использованию ресурсов среды, обеспечивая интенсивный рост молодых борщевиков в условиях биологического вторжения.

Вместе с тем, в ценозах растительные организмы оказывают взаимное влияние и конкурируют за ресурсы, что приводит к изменению фенотипических показателей отдельных особей. Например, ограничение светового довольствия в природных ЦП *H. mantegazzianum* побуждает ювенильные растения перестраивать ассимиляционный аппарат, экономить ресурсы икратно снижать RGR. В критических условиях *H. mantegazzianum* могут перейти в состояние вынужденного покоя. Таким образом, формируется фенотипический класс, который эффективно использует световые ресурсы весной и осе-

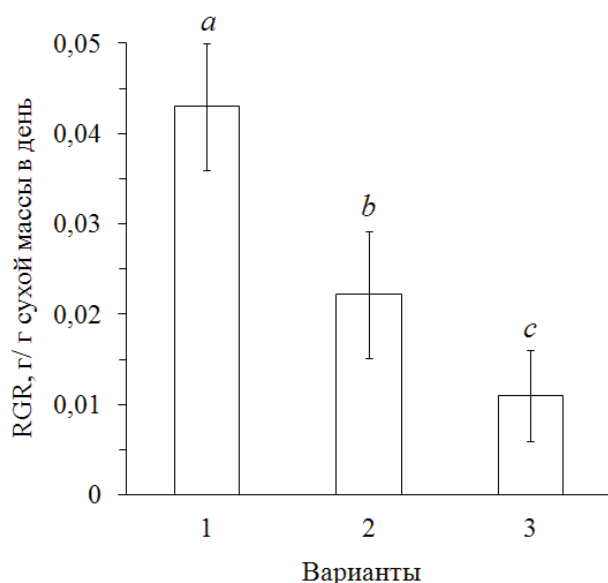


Рис. 2. Относительная скорость роста (RGR) растений *Heracleum mantegazzianum* первого возрастного класса: 1 – выращенных индивидуально в лабораторном опыте [4], 2 – в составе однолетних разновозрастных посевах (полевой эксперимент), 3 – в многолетних разновозрастных ценопопуляциях (природные условия). Латинские буквы (a – c) обозначают значимые отличия между вариантами (тест Тьюки, $p < 0,05$)

Fig. 2. Relative growth rate (RGR) of *Heracleum mantegazzianum* plants of the first age class: 1 – grown individually in a laboratory experiment [4], 2 – in annual, even-aged stands (field experiment), 3 – in perennial, mixed-age populations (natural conditions). Latin letters (a – c) indicate significant differences between variants (Tukey's test, $p < 0.05$)

нию, выживая в условиях ограниченного освещения летом. Другой фенотипический класс в ЦП *H. mantegazzianum* представлен генеративными особями, которые характеризуются мощным фитогенным полем благодаря крупным размерам и расположению листьев верхнем слое растительности [4, 5, 11, 15]. Разнообразие структурно-функциональной организации и наличие летнего покоя растений поддерживает очередность роста и развития (смену феноритмотипов) в ЦП *H. mantegazzianum*.

Представленные в настоящей работе величины RGR (до 0,05 г/г сухой массы в день) указывают на то, что *H. mantegazzianum* следует отнести к видам с относительно низкой скоростью накопления биомассы. Вместе с тем продолжительная (до 190 дней) вегета-

ция позволяет отдельным особям накапливать значительную биомассу. Наблюдаемая разница в фитомассе между виргинильными и генеративными растениями свидетельствует о том, что для перехода к репродукции *H. mantegazzianum* следует накопить определенный объем ресурсов. Холодоустойчивость обеспечивает эффективный метаболизм *H. mantegazzianum* в период пониженных температур (около +5 °C) ранней весной и поздней осенью [5] и, таким образом, создает условия для накопления ресурсов даже при низкой относительной скорости роста.

Усиление конкуренции и увеличение возраста приводит к снижению ростовых показателей растений. В многолетних разновозрастных ЦП *H. mantegazzianum* низкая RGR особей первого возрастного класса зависит от сезонных ограничений светового довольствия. Летом структура и индекс листовой поверхности (ИЛП 4–6) в ЦП *H. mantegazzianum* способствует поглощению до 99 % фотосинтетически активной радиации листьями верхнего и среднего ярусов растительности. Таким образом, молодые, обитающие в приземном слое растения, испытывают сильный дефицит освещения [5]. Увеличение доступности световых ресурсов, например, в отсутствие других растений (рано весной или на антропогенно нарушенных участках) обеспечивает кратное увеличение RGR и сохранение сплошного покрова листьев ювенильных особей на протяжении всей вегетации.

Вынос листовой поверхности в средний или верхний слой растительности позволяет растениям второго возрастного класса улучшить радиационный режим и повысить RGR. Наблюдаемое уменьшение RGR в третьем и последующих возрастных классах как виргинильных, так и генеративных особей, можно объяснить выраженными процессами старения. В природных условиях продолжительности жизни *H. sosnowskyi* (*H. mantegazzianum*) составляла 7 лет [6], а в условиях культивирования возрастала до 13 лет [2]. Наблюдаемая закономерность снижения RGR в ходе онтогенеза ранее была описана для однолетних растений [3].

Фитогенное поле крупных генеративных растений *H. mantegazzianum* оказывает тормозящее эколого-ценотическое воздействие, регулируя периоды ростовой активности и покоя прегенеративных особей. Размещение ассимилирующих органов по типу «перевернутой пирамиды» обеспечивает высокий уровень углеродного питания генеративных растений [4, 5, 15]. В связи с этим RGR генеративных особей была выше, чем у одновозрастных виргинильных растений. Начиная с седьмого возрастного класса, стареющие растения накапливают не более 0,004 – 0,007 г/г сухой массы в день. Эти особи часто угнетены и не переходят к репродукции.

Выводы

В ходе полевых исследований изучено накопление биомассы и относительная скорость инвазионного вида *H. mantegazzianum* в среднетаежной подзоне Республики Коми. В природных самоподдерживающихся ценопопуляциях вида выделены особи, отнесенные по календарному возрасту к десяти классам. Виргинильные особи накапливали на порядок меньше сухой фитомассы, чем генеративные растения того же возрастного класса. Несмотря на низкую RGR (не более 0,05 г/г сухой массы в день), *H. mantegazzianum* регулярно поддерживали высокую продуктивность благодаря длительному вегетационному периоду (до 190 дней) и экологической пластичности.

Ведущим фактором, регулирующим RGR и вызывающим адаптивные изменения, включая переход части растений в состояние покоя, было световое довольствие. Затенение в ходе внутривидовой конкуренции значительно ограничивало рост и развитие борщевиков. У молодых растений этот фактор приводил к снижению RGR в несколько раз по сравнению с условиями, где растения не испытывали взаимного влияния. Генеративные особи в ценопопуляциях демонстрировали RGR на 20–60 % выше, чем у виргинильных, за счет лучшего доступа к свету. Виргинильные растения отличались наибольшей RGR во втором возрастном классе в связи с размещением ассимилирующих орга-

нов в среднем или верхнем пологе растительности.

Вторым по значимости фактором, влияющим на RGR, является календарный возраст растений. Максимальная продолжительность жизни у *H. mantegazzianum* не превышает 13 лет, ростовые процессы заметно угнетены после 7-го года жизни. Старение *H. mantegazzianum* приводило к снижению RGR растений до 0,004 г/г сухой массы в день.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Физиологические и молекулярные механизмы интеграции клеточных процессов и целостности растительного организма: фотосинтез и дыхание» (№125020301262-2).

1. Бетехтина Ю.В., Ронжина Д.А., Иванова Л.А., Малыгин М.В., Иванов Л.А. Относительная скорость роста и ее компоненты у инвазионного *Heracleum sosnowskyi* и аборигенного *H. sibiricum* // Российский журнал биологических инвазий. 2018. N 4. С. 7–16.
2. 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.
3. Головки Т.К. Дыхание растений. Физиологические аспекты. СПб.: Наука, 1999. 204 с.
4. Далькэ И.В., Малышев Р.В., Смотрина Ю.А., Дымова О.В. Адаптация ювенильных растений *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier к световому режиму в лабораторных условиях // Экология. 2025. N 4. С. 281–292.
5. Далькэ И.В., Маслова С.П., Захожий И.Г., Гольке Г.А., Смотрина Ю.А. Структура ценопопуляций борщевика Сосновского и механизмы поддержания их устойчивости в условиях Севера // Экология. 2024. N 2. С. 86–96.
6. Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н., Зрайченко Е.С., Бобров Ю.А. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуля-

- цах вида на севере // Экология. 2023. N 3. С. 212–219.
7. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
8. Шадрин Д.М., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Шильников Д.С., Кожин М.Н., Чадин И.Ф. Молекулярно-генетические исследования *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2024. N 2. С. 153–171.
9. Bellingham P.J., Duncan R.P., Lee G.W., Buxton R.P. Seedling growth rate and survival do not predict invasiveness in naturalized woody plants in New Zealand // Oikos. 2004. Vol. 106, Iss. 2. P. 308–316.
10. Caswell H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sunderland: Sinauer associates. 1989. 328 p.
11. Ecology and management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). CAB International / Eds. P. Pysek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. Gateshead, 2007. 352 p.
12. Lambers H., Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for ecological causes and consequences // Advances in Ecological Research. 1992. Vol. 23. P. 187–261.
13. Poorter H. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences // Variation in growth rate and productivity. The Hague: SPB Academic, 1989. P. 45–68.
14. Pyšek P., Richardson D.M. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? // Biological Invasions. Ecological Studies. 2008. Vol. 193. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 97–125.
15. 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, Iss. 1. P. 201–223.

Поступила в редакцию: 13.04.2026

**RELATIVE GROWTH RATE OF *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER
IN THE LOCAL POPULATIONS OF THE MIDDLE TAIGA**

I.V. Dalke, I.F. Chadin

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

In the middle taiga subzone of the Komi Republic, the accumulation of phytomass and the relative growth rate of invasive species – *H. mantegazzianum* were studied. Ten age classes were identified in the structure of the local populations of this invasive species, where virginal individuals accumulated an order of magnitude less dry phytomass than generative ones. Despite the low relative growth rate (of up to 0.05 g/g dry mass per day), the plants maintained high productivity. Light availability within the local populations was the key factor regulating the relative growth rate. Shading and intraspecific competition limited growth, especially in young plants. Virginal plants showed maximum RGR in the second age class, when their leaves were located in the middle or upper canopy layers of the vegetation. The relative growth rate of generative individuals was 20–60 % higher than that of virginal ones. During ontogenesis (aging), the rate of phytomass accumulation in *H. mantegazzianum* decreased to 0.004 g/g DW per day.

Key words: *Heracleum mantegazzianum*, phytomass, relative growth rate, intraspecific competition, local population, invasion

Citation: Dalke I.V., Chadin I.F. Relative growth rate of *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier in the local populations of the middle taiga // Industrial Botany. 2026. Vol. 26, N 3. P. 110–117. DOI: 10.5281/zenodo.23499847
