

**СТРУКТУРНЫЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ
КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТИ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО
ЗА ПРЕДЕЛАМИ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА**

Далько И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Маслова С.П., Табаленкова Г.Н.

ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, г. Сыктывкар, 167982, Россия, E-mail: dalke@ib.komisc.ru

свет, пигменты, фотосинтез, транспирация, азот, почки, семена, инвазия

Проблема инвазий видов - вселенцев в природные экосистемы носит глобальный характер. Мультидисциплинарный подход в исследованиях этих видов позволяет оценить актуальное и потенциальное распространение и уровень их экологической опасности [1, 2]. Примером инвазии могут служить гигантские борщевики рода *Heracleum*. Естественный ареал борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) – Кавказ. На территории бывшего СССР борщевик был введен в культуру как кормовое растение во второй половине XX века. В конце 80-х вид распространился за пределы агроценозов, стал занимать нарушенные территории, обочины дорог. Целью работы было изучить структурно-функциональные особенности обеспечивающие конкурентоспособность борщевика Сосновского в процессе расселения.

В ценопопуляции борщевика Сосновского площадью 2,3 га (61.645622 с.ш., 50.758931 в.д.) изучали плотность распределения растений, линейные размеры их частей, массу, площадь листьев, подсчитывали количество почек в пазухах листьев подземной и надземной части побега. Семенную продуктивность определяли в период осыпания плодов. Для оценки почвенного банка семян отбирали пробы почвы с помощью почвенного бура. Световой режим ценоза изучали с помощью LI-1400 (LI-COR Inc, США). Индуцированную флуоресценцию хлорофилла а фотосистемы 2 (ФС 2) листьев определяли PAM-2100 (Walz, Германия), интенсивность CO₂ / H₂O-газообмена с помощью LCPPro+ (ADC, Англия). В листьях содержание пигментов определяли спектрофотометрически UV-1700 (Shimadzu, Япония), общий азот на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O) (CE Instruments, Италия).

Растения борщевика трогались в рост сразу после таяния снега. В конце марта под снежным покровом были обнаружены проросшие семена борщевика с первичным корешком. Ранней весной медианное значение количества проростков и ювенильных растений борщевика достигало 500 шт. / м². В фазу массовой бутонизации их количество снизилось в 6 раз. Медиана плотности генеративных побегов составила 1 шт. / м². В течение всей вегетации доля растений в предгенеративных возрастных состояниях достигала 99 %. К началу цветения высота генеративного побега достигала 3 м. На каудексе, в пазухах прикорневой розетки, погруженной в почву на 8-10 см, образуется в среднем 5-6 спящих генеративных почек, длиной до 2 см. Общая длина каудекса и стержневых корней растений борщевика достигала 2 м, диаметр каудекса от 8 до 13 см. Осенью отдельные генеративные особи могут формировать новые растения из почек, образующихся на каудексе. Число обнаруженных поликарпических особей не превышало 2 %, что согласуется с данными И.Ф. Сацыперовой [3].

Борщевик инвестирует значительную часть ассимилированного углерода на рост листовых поверхностей и генеративных органов. В фазу цветения на стебли приходится до 50 % сырой биомассы, на листья 20 %, на подземные органы 15 % от целого растения. К началу формирования семян доля биомассы соцветий увеличивается до 13 % от общей. Ассимилирующая поверхность генеративного растения площадью около 2,5 м² эффективно поглощает солнечную радиацию. Под слошной полог развитых листьев борщевика проникает не более 5 % фотосинтетически активной радиации (ФАР). В случае повреждения растений, быстрое

восстановление полога происходит за счет роста побегов из почек расположенных в укороченных междоузлиях в подземной части генеративного побега и вегетативных особей.

Величина удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ) отражает уровень адаптации к световому режиму. С учетом массы крупных жилок листа УППЛ составила 0.8-1.1 г сухой массы/дм². Величина УППЛ была наименьшей у нижней формации листьев. Нижние листья накапливали 1.6 раза больше зеленых пигментов, чем верхние. Доля хлорофиллов, входящих в светособирающий комплекс (ССК), составляла в листьях нижнего яруса около 56 %, а в верхних листьях до 50 % фонда зеленых пигментов. Листья верхнего и среднего яруса отличались от нижних листьев более низким соотношением хлорофиллы/каротиноиды, за счет меньшего количества зеленых пигментов. Листья разных формаций не отличались между собой по потенциальной фотохимической активности, величина максимального квантового выхода была равна 0.80 отн. ед. Листья верхнего яруса значительно превосходили листья нижних ярусов по эффективности использования энергии светового потока в фотохимических процессах. При освещенности 500 мкмоль/м²с реальный квантовый выход фотохимии ФС 2 составлял около 80 % от максимального, у листьев среднего и нижнего яруса этот показатель был снижен на 30-40 %. В фазу цветения световая кривая фотосинтеза зрелых листьев борщевика хорошо описывается зависимостью: $F_w = a \cdot \text{ФАР} / (\text{ФАР} + b) - D_t$, где: F_w - видимый фотосинтез, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{с}$; D_t - темновое дыхание, 0.94 ± 0.59 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{с}$; ФАР, мкмоль квантов света/м²с; предиктор a 7.90 ± 0.76 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{с}$; b 137 ± 52 мкмоль/м²с ФАР. У зрелых листьев величина квантового выхода фотосинтеза составляла 0.04 моль $\text{CO}_2/\text{моль}$ ФАР, а среднее значение светового компенсационного пункта 25 мкмоль/м²с ФАР. Насыщение фотосинтеза светом наступало в диапазоне 500-700 мкмоль/м²с ФАР, максимальная скорость фотосинтеза (Фмакс) составляла 8 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{с}$. К показателям эффективности газообмена листа на уровне ценоза относят интенсивность радиации приспособления (ИРП) и интенсивность газообмена листа в ценозе при ИРП (ФИРП) [4]. У зрелых листьев борщевика величина ИРП составляла 70 мкмоль/м²с ФАР, что на порядок ниже ФАР над листьями ценоза и близко к освещенности под их пологом. Скорость F_w листьев при ИРП была в 3 раза ниже Фмакс. Эффективность использования азота при фотосинтезе характеризует отношение скорости видимого поглощения CO_2 к содержанию азота (F/N , мг $\text{CO}_2/\text{мг}$ N ч). В листьях изученных нами растений борщевика содержание общего азота составляло 2.4 %. Величина F/N достигала у зрелых листьев 1.3-1.7 мг $\text{CO}_2/\text{мг}$ N ч, что сопоставимо со средним значением F/N для *Helianthus barbatum* Lebed и 24 гемикриптофитов [5]. В диапазоне 500-2000 ФАР мкмоль/м²с листья растений испаряли около 1 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2/\text{с}$ и поддерживали высокую эффективность использования воды в процессе F_w . Расчеты показывают, что летом заросли борщевика площадью 1 га испаряют за сут. 5 т воды и ассимилируют 40 кг углерода.

Одно генеративное растение продуцировало в разные годы 15-20 тыс. шт. семян. По нашим наблюдениям рассеивание мерикарпиев в зарослях, происходит в радиусе до 3 м от растения. Анализ пространственного распределения числа семян борщевика показал, на границе ценопопуляции количество семян снижалось в 2 раза по сравнению с центральной частью участка. Число семян в почвенном банке положительно коррелирует с количеством генеративных особей. Вертикальное распределение осыпавшихся семян в почве неоднородное: 98 % семян обнаружено в верхнем слое почвы 0-10 см, при этом 80 % на глубине 0-5 см. Известно, что для окончательного формирования и развития зародыша борщевика требуется стратификация при температуре 0-10 °C в течение 4-5 месяцев [3]. В апреле в почве накапливалось 17 тыс. шт. семян/м² участка. В июле, запас семян снизился на 60 %, а оставшиеся в почве семена были нежизнеспособными. Искусственная стратификация семян, собранных с зонтиков осенью, во влажных условиях в течение 126 сут. при температуре + 4 °C показала, что 36 % семян остаются неспособными. Таким образом, в течение вегетации интенсивно расходуется запас семян урожая предыдущего года, об этом свидетельствует их распределение в почве и высокая плотность проростков борщевика Сосновского. Показано, что 2.5 % потом-

ков борщевика Мантегацци достаточно для расселения и эффективного захвата новых территорий [6].

Борщевик Сосновского образует монодоминантные заросли в процессе расселения во вторичном ареале. Высокая конкурентоспособность по отношению к травянистым видам природной флоры обеспечивается за счет формирования сомкнутого полога листьев с высокой эффективностью использования ресурсов среды: света, воды, азота. Успех инвазии борщевика Сосновского напрямую зависит от самоподдержания на занятых территориях и эффективности его распространения. Самоподдержание и восстановление борщевика связано с постоянным фондом почек вегетативных и генеративных побегов, высокой семенной продуктивностью, интенсивным расходом почвенного банка семян в течение вегетации. Экспансия борщевика обеспечивается дальним переносом пропагул, но ограничивается сравнительно высокими требованиями растений к условиям почвенного питания.

Результаты авторов и других исследователей по проблеме инвазии борщевика Сосновского публикуются на сайте <http://proborshchik.ru/>.

*Работа выполнена при поддержке проекта № 13-4-028-КНЦ Ориентированных фундаментальных исследований УрО РАН «Моделирование распространения семян и образования новых ценопопуляций инвазионного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. в агроклиматической зоне Республики Коми».*

Литература

1. Blossy B. Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management // *Biological Invasions*. 1999. V.1. № 2-3. P. 301–311.
2. Дгебуадзе Ю.Ю. и др. Общая концепция создания проблемно-ориентированного интернет-портала по инвазиям чужеродных видов в РФ // *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2008. № 2. С. 9-21.
3. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
4. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. М.: Гидрометеиздат, 1984. 363 с.
5. Wang W.-J., et al. Plant biodiversity in a larch plantation from the view point of photosynthetic nitrogen use efficiency in northeast China // *Landscape and Ecological Engineering*. 2009. V.5. № 2. P.147-156.
6. Nehrbaas N. et al. A simulation model of plant invasion: long-distance dispersal determines the pattern of spread // *Biological Invasions*. 2007. V. 9. № 4. P. 383-395.

STRUCTURAL AND PHYSIOLOGICAL FACTORS OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* COMPETITIVENESS OUTSIDE THE NATURAL AREA

Dalke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., Zakhochiy I.G., Maslov S.P., Tabalenkova G.N.

light, pigments, photosynthesis, transpiration, nitrogen, buds, seeds, invasion

The *Heracleum sosnowskyi* population age structure and soil seed bank, physiological traits of generative plants were studied. The main factors of competitiveness are: high light, nitrogen and water use efficiency in combination with high seed productivity, ability to form dense canopy very rapidly even after external disturbance.



Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное агентство научных организаций
Федеральное агентство по рыболовству
Российская академия наук
ФГБОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет»
ФГБУН Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
Общество физиологов растений России



Годичное собрание Общества физиологов растений России
Международная научная конференция и школа молодых ученых

**«ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ - ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА
ИННОВАЦИОННЫХ АГРО- И ФИТОБИОТЕХНОЛОГИЙ»**



Annual meeting of Russian Society of Plant Physiologists
International scientific conference and School for young scientists

**«PLANT PHYSIOLOGY AS A THEORETICAL BASIS FOR
INNOVATIVE AGRICULTURE AND PHYTOBIOTECHNOLOGIES»**

Ф 50

"Физиология растений - теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий", международная научная конференция и школа молодых ученых (2014 ; Калининград).

Годичное собрание Общества физиологов растений России Международная научная конференция и школа молодых ученых "Физиология растений - теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий" = Annual meeting of Russian Society of Plant Physiologists International scientific conference and School for young scientists "Plant Physiology as a Theoretical Basis for Innovative Agriculture and Phytobiotechnologies": материалы [в 2 ч.] / под ред. Е. С Роньжиной ; Калинингр. гос. техн. ун-т [и др.]. - Калининград : Акснос, 2014. - 2014. - Загл. парал.: рус., англ. - ISBN 978-5-9172-6074-7.

Ч. 2. - 2014. - 578 с.: ил. - ISBN 978-5-9172-6076-1. - [Б. ц.]

УДК 581.1(082)+ 63(082)

ББК 28.571я43 + 41я43

В материалах Международной научной конференции «Физиология растений – теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий» обсуждаются новые данные по молекулярно-физиологическим основам роста, развития и продуктивности на разных уровнях организации растительного организма, экологической физиологии растений; важное место в научной программе отведено вопросам, связанным с развитием агро- и фитобиотехнологий, научно-обоснованными подходами к повышению количества и улучшению качества урожая, современными и технологиями переработки продукции растениеводства. Часть II посвящена экологической физиологии растений. В ней рассмотрены физиолого-биохимические основы устойчивости и адаптации растений и их сообществ к действию неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе к техногенному загрязнению.

Сборник материалов конференции предназначен для научных работников, преподавателей, студентов и аспирантов высших учебных заведений биологического и сельскохозяйственного профилей.

Ил. 124, табл. 94, список литературы – 1038 наименования

Fig. 124, tab. 94, ref. 1038.

Ответственный редактор - РОНЬЖИНА Елена Степановна

Editor – RON'ZHINA Elena S.

Издано при финансовой поддержке РФФИ, проект № 14-04-06045.

© Коллектив авторов, 2014 г.

© Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Калининградский государственный технический университет», 2014 г.

ISBN 978-5-9172-6074-7

ISBN 978-5-9172-6076-1

Pa
SK
Ab
ку
Ab
De
org
Av
Сра
сод
засо
Авк
как
Авр
Шк
анти
куль
(Pan
Ази
Сам
Абш
Аль
озим
Андр
нов Т
флуор
темле
Анис
воды
Анто
осмот
Анци
и избы
Астаф
Салае
параме
Атоев
ридног
ский ме
Батало
Фотосин
Бедаре
продукт
Безрук
АЗП и А
Берник
Брейгин
Cu²⁺ на в
tabacum