Известия ТСХА, выпуск 2, 2015 год

УДК 581.1:582.794.1:581.522.6

ФИЗИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИНВАЗИВНОГО ПРОНИКНОВЕНИЯ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN) В НЕИСПОЛЬЗУЕМЫЕ АГРОЭКОСИСТЕМЫ

М.Н. КОНДРАТЬЕВ, С.Н. БУДАРИН, Ю.С. ЛАРИКОВА

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

Основными физиолого-экологическими механизмами внедрения борщевика Сосновского (Heracleum sosnowskyi Manden) в «дичающие» агроэкосистемы являются развитие мощной массы надземных органов, высокая семенная продуктивность, растянутость во времени всхожести семян, способность к перезимовке осенних всходов, слабая повреждаемость вредителями и болезнями, содержание широкого спектра вторичных соединений, обладание аллелопатической активностью. Факторы, ограничивающие распространение борщевика — наличие микро- и мезодепрессий в агроэкосистемах, плотный стеблестой и войлок засохшей травянисто-бурьянистой растительности, затрудняющей попадание плодов на поверхность почвы, способность к самоизреживанию, загрязнение почвы некоторыми химическими веществами. Эффект аллелопатически активных соединений, содержащихся в органах борщевики, зависел от их концентрации в соке и восприимчивости к ним тест-растений.

Ключевые слова: борщевик Сосновского (Heracleum sosnowskyi Manden), инвазивность, аллелопатия, биотесты, ингибирование, стимуляция, тест-растения.

В настоящее время во многих регионах Российской Федерации резко увеличилось количество полей (агроэкосистем), выведенных из сельскохозяйственного пользования. Все они подвергаются вторичным сукцессионным процессам, причем как скорость смены растительных сообществ, так и состав заполняющих их видов, зависит от комплекса экологических факторов и происходит в пространстве и во времени.

Борщевик Сосновского — крупное травянистое растение из семейства *Apiaceae* (сельдерейные), введенное в культуру, как кормовое растение, но впоследствии не нашедшее применения, — вышло из-под контроля агротехников и сначала активно заняло пустоши, берега водоемов, полосы отвода дорог, а в настоящее время активно внедряется в естественные и неиспользуемые агроэкосистемы. По нашему мнению, этот вид обладает определенными чертами инвазивности. Формируемая борщевиком Сосновского мощная надземная сфера позволяет ему успешно конкурировать с любым представителем травянистых растений и даже с подростом таких лесных пород, как ива *(Salix)*, береза *(Betula)*, дуб *(Quercus)*, сосна *(Pinus)*. Важной проблемой при выяснении механизмов инвазивности борщевика Сосновского является свойство его

потенциальной аллелопатической активности, в основе которого могут находиться содержащиеся в органах борщевика вторичные соединения из группы фуранокумаринов. Так, в его листьях содержатся ангелицин, бергаптен, ксантотоксин, умбеллиферон, а в плодах и корнях — еще и сфондин [7].

Вторичные соединения, содержащиеся в растениях, позволяют им противостоять в межвидовой конкуренции с другими растительными видами, оказывать противодействие травоядным животным, микроорганизмам и вирусам, внедряться в естественные и агроэкосистемы [14]. Воздействие растений друг на друга, а также взаимовлияние высших растений и микроорганизмов, высших растений и животных, осуществляющиеся через выделяемые продукты метаболизма, получили название *аллелопатии*.

В современной научной литературе в зависимости от функций, выполняемой такими соединениями, их называют фитотоксинами, ингибиторами, аллелопатически активными веществами, аллелохимикалиями. Знания о проблемах, связанных с проявлением аллелопатии как экологически важного механизма, имеют большое значение в оценке экологических последствий воздействия аллелопатических растений. Это может быть важным, если виды сельскохозяйственных культур с аллелопатической активностью внедрились в другие экосистемы или если способность синтезировать аллелопатические соединения распространилась на иные виды растений: например, путем гибридизации [10].

Аллелохимикалии могут присутствовать в различных частях растений включая корни, корневища, листья, стебли, пыльцу, семена и цветки. Эти соединения выделяются в окружающую среду с помощью корневых экссудатов, вымывания из надземной части, испарения и/или разложения растительных остатков (рис. 1). Когда

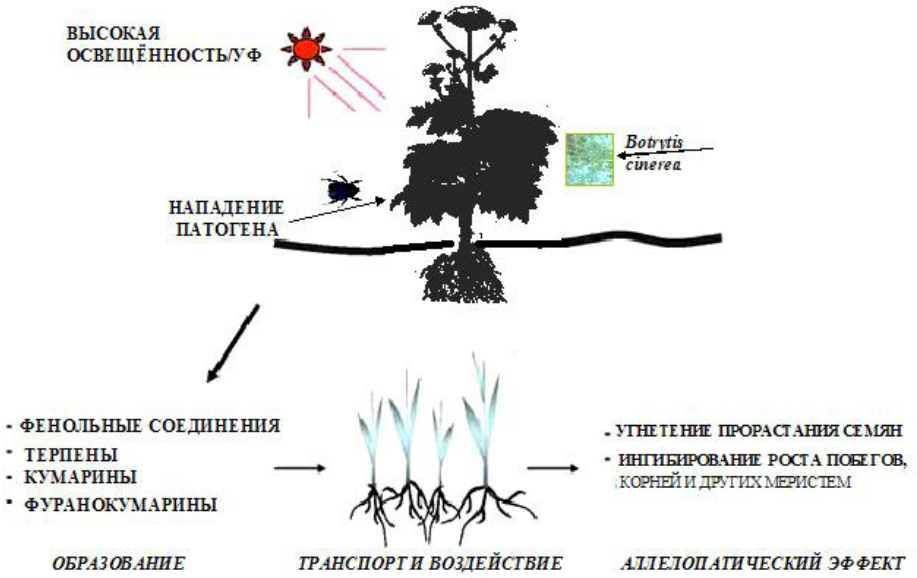

Рис. 1. Принципиальная схема экологических факторов, влияющих на синтез вторичных соединений, и их эффект на другие растения ([14], с изменениями)

восприимчивые растения подвергаются воздействию аллелохимикалий, то, как правило, в первую очередь ингибируются прорастание семян, рост и развитие проростков [8, 13].

Таким образом, выявление аллелопатической активности борщевика Сосновского будет способствовать внесению ясности в раскрытие еще одного механизма инвазивности этого вида, а также особенности его действия на культурные растения.

Объекты и методы исследования

Полевая часть наших исследований проводилась на неиспользуемых полях бывшего ОПХ «Ермолино» ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса (Московская область, Дмитровский район, д. Зараменье). Именно там длительное время изучался и внедрялся в культуру этот вид. Экологический мониторинг за процессом «одичания» выведенных из культурооборота агроэкосистем осуществлялся с 1998 г. Площадки размером 10×10 м выбирались в пределах трех неиспользуемых полей (10, 12, 27 га) в направлении градиента распространения плодов от исходной синузии борщевика (границы лесного массива, придорожной полосы или пустоши). На площадках определялся видовой состав растений в процессе формирования вторичной сукцессии, число растений борщевика (апрель) на каждой площадке по мере удаления от исходной синузии, рассчитывалась скорость его распространения за счет переноса плодов. Оценивались также некоторые другие экологические факторы, способствующие или ограничивающие распространения борщевика.

Морфофизиологические эффекты сока из листьев борщевика на прорастание семян культурных и сорных растений (тест-растения) семейств *Poaceae* (пшеница мягкая — *Triticum aestivum*, ячмень посевной — *Horderum vulgare*), *Asteraceae* (салат листовой — *Lactuca sativa*), *Brassicaceae* (редис — *Raphanus sativus*, кресс-салат — *Lepidium sativum*), *Fabaceae* (горох — *Pisum*), а также различного использования (сельскохозяйственые культуры, лекарственные и декоративные растения), исследовались в лабораторных условиях методом биотестов, который в различных вариациях широко применяется в исследованиях по аллелопатии [1, 2, 11, 12]. В качестве эффекторов на названные объекты применялись концентрированные и разбавленные вытяжки сока, полученные из зрелых и молодых листьев борщевика Сосновского в фазу цветения растений. Способы воздействия на опытные объекты осуществлялись посредством совместного проращивании семян борщевика и опытных растений, влиянием на прорастающие семена вытяжек разного уровня разбавления, добавлением вытяжек борщевика в среду культивирования почвенных микроорганизмов.

Плоды *H. sosnowskyi* измельчались и настаивались в дистиллированной воде в соотношении 1:2 (по объему) в течение суток при температуре 22–23°С. Аналогичным образом получались экстракты из почвы под борщевиком. Полученные экстракты разбавлялись дистиллированной водой в соотношении 1:1.

Выделение сока из вегетативных органов борщевика проводилось следующим образом. Измельченные листья и кусочки корней замораживали при –20°С. По истечении суток им давали возможность слегка оттаять и растирали в фарфоровой ступке с небольшой порцией промытого кварцевого песка. Образовавшуюся однородную массу фильтровали через марлю и затем готовили рабочие растворы. Некоторые де-

тали методической части экспериментов рассматриваются в процессе изложения и обсуждения результатов.

Статистическую обработку полученных данных проводили методом Фишера-Стьюдента [3].

Результаты и их обсуждение

В течение первых 5–7 лет растительное сообщество «дичающих» агроэкосистем было представлено разнотравно-бурьянистой растительностью, куда входили пырей ползучий *(Elytrigia repens)*, тимофеевка луговая *(Phleum pretense)*, лисохвост луговой *(Alopecurus pratensis)*, конский щавель *(Rumex confertus)*, полынь горькая *(Artemisia absinthium)*, чертополох *(Carduus)*, тысячелистник обыкновенный *(Achillea millefolium)*, а в микропонижениях — осока *(Carex)*, щучка *(Deschampsia cespitosa)*, вейник *(Calamagrostis)* и другие виды. Синузии борщевика Сосновского, сосредоточенные по краям дорог и пустошей, начинали заселение территории в соответствии с направлением господствующих ветров, которые способствуют распространению плодов борщевика. Этот процесс достаточно длительный и зависел от комплекса климатических и орографических факторов (рис. 2, 3)

Рис. 2. Синузия борщевика (справа) как потенциальный источник его плодов для последующей инвазии в агроэкосистему

Рис. 3. Западные (северо-западные) ветры, начиная с середины августа, являются мощным фактором распространения плодов борщевика Сосновского

Ограничивающим на данном этапе распространение борщевика фактором явилась, например, плотность фитоценоза травянисто-бурьянистой растительности, на поверхность которой попадали плоды (рис. 4). Лишь небольшому количеству плодов удается достичь поверхности почвы, но это, в свою очередь, является основой для дальнейшего распространения во времени. Плоды разлетаются на расстояние 2–50 м, что определяется их влажностью и скоростью ветра в период созревания. Там же, где плоды борщевика достигли поверхности почвы, возможности выжить у представителей зарастающей агроэкосистемы практически не остается (рис. 5).

Рис. 4. Ограничивающим распространение борщевика фактором является плотность фитоценоза травянисто-бурьянистой растительности

Рис. 5. На 3-4 год после образования синузии борщевика Сосновского, под его покровом практически не остаётся представителей травянисто-бурьянистой растительности

Одним из способов подавления конкурентов борщевиком Сосновского в процессе «захвата» территорий является мощное развитие листовой поверхности и практически полное перекрытие доступа света на поверхность почвы (рис. 6). Если в «дичающей» агроэкосистеме встречаются микродепрессии, заполненные вейником *(Calamogrostis)*, пушицей *(Enophorum)*, осоками *(Carex)*, щучкой *(Deschampsia)*, борщевик «отступает», и такие площадки им не заселяются (рис. 7). Еще одна «слабая сторона» борщевика Сосновского — склонность к самоизреживанию, что, по-видимому, объясняется аутоинтоксикацией (рис. 8).

Рис. 6. Перед наступлением фазы цветения листья растений в синузии борщевика практически полностью перекрывают доступ света на поверхность почвы

Среди обширных синузий этого вида встречаются проплешины, не занятые растительностью, где присутствуют отдельные индивиды борщевика в явно угнетенной форме (рис. 9). Именно с момента изреживания синузий борщевика Сосновского в «дичающих» агроэкосистемах начинает появляться кустарниково-древесная растительность, представляемая биоморфами ивы *(Salix)*, а также березой *(Betula)*, ольхой *(Alnus)*, осиной *(Populus tremula)*, рябиной обыкновенной *(Sorbus aucuparia)*, крушиной *(Rhamnus subg. Frangula)*.

Следующим этапом нашей работы было выявление, является ли борщевик Сосновского источником аллелохимикалий, что при положительном ответе может пролить дополнитель-

Рис. 7. Микродепрессии на поверхности почвы, занятые вейником *(Calamogrostis)*, как правило, борщевиком Сосновского не заселяются

Рис. 8. Самоизреживание синузии борщевика Сосновского

ный свет на его необычно агрессивный инвазивный характер. Зарубежные исследователи, изучая инвазивность видов *Centaurea maculosa* и *C. diffusa* [8], пришли к заключению о том, что одним из факторов инвазивности этих видов является выделение ими во внешнюю среду соответственно большого количества (±)-катехина и 8-оксихинолина.

1. *Взаимодействие плодов борщевика Сосновского с прорастающими семенами других растений*.

Варианты экспериментов: 1 — контроль (проращивание в воде), соотношение плодов борщевика и семян других растений; 2 — 1:1; 3 — 3:1. Каждый эксперимент дважды повторялся во времени, повторность вариантов четырехкратная. Подсчитывалось количество проросших семян, измерялась длина первого листа и зародышевых корней (однодольные), гипокотиля (эпикотиля) и главного корня (двудольные).

Рис. 9. С момента изреживания синузий борщевика начинает преобладать кустарниково-древесная растительность, состоящая из биоморф ивы, а также берёзы, ольхи, рябины

Плоды и семена растений в процессе набухания выделяют в окружающую среду разнообразные химические соединения, среди которых обнаруживаются углеводы, белки (в том числе обладающие ферментативной активностью), вторичные соединения: витамины, фитогормоны, ингибиторы (аллелохимикалии) [4]. В нашем исследовании при совместном проращивании семян борщевика и культурных растений наблюдаемые эффекты определялись как видом культурного растения, так и количеством выделяемых продуктов метаболизма плодами борщевика (табл. 1). При объяснении полученных результатов особого внимания заслуживает вопрос потенциального наличия в среде набухания ингибиторов и фитогормонов — активаторов физиологических процессов, обуславливающих состояние покоя семян [4].

Таблица 1

Процент ингибирования (–) или стимулирования (+) выделениями из плодов борщевика прорастания семян культурных растений

Культура	Сорт	Соотношение: плоды борщевика / семена	
		1 : 1	3 : 1
Редис	Французский завтрак	–5,3	–10,6
Салат	Берлинский желтый	–11,8	–23,6
Горох	Глориоза	+37,6	+62,8
	Президент	–14,2	–7,1
Капуста	Московская	–13,4	–20,0
Пшеница	Звезда	+11,1	–5,6
Томат	Дар Заволжья	+5,6	+5,6
Щавель	Бельвильский	–15,5	0
Тмин	Аптечный	–60,2	–80,1
Календула лекарственная	Абрикос	–42,9	–7,2
Валерьяна лекарственная	Кардиола	–40,0	–80,0
Зверобой продырявленный	Оптимист	+151,5	+151,5
Молочай окаймленный	Горный снег	+15,4	+7,7
Амарант хвостатый	Изумруд	0	0

Ингибирование прорастания семян веществами, содержащимися в плодах борщевика, четко проявилось для редиса, салата, капусты, тмина и валерьяны (табл. 1). Эффект усиливался с расширением соотношения между плодами борщевика и семенами культуры. Наиболее сильно ингибировалось прорастание семян лекарственных растений (тмина и валерьяны). С другой стороны, выделения плодов борщевика активизировали прорастание семян гороха, томата, зверобоя продырявленного и молочая, причем положительная ответная реакция наиболее сильной была у семян гороха и зверобоя. Таким образом, плоды борщевика Сосновского содержат как ингибиторы, так и активаторы физиологических процессов, а их действие на прорастание семян зависело от вида растения.

2. *Влияние сока, выделенного из листьев борщевика, на рост проростков культурных растений*.

Семена гороха (с.с. Немчиновский и Алтайский изумруд), пшеницы (с. Звезда) и ячменя (с. Михайловский) проращивали в течение 3-х сут. (при 22–23°С) и затем для дальнейшего роста (в течение 7 дней) помещали на растворы сока борщевика Сосновского различной степени разбавления. Неразбавленный сок и сок борщевика, разбавленный в два раза, оказывал наибольшее ингибирующее действие на проростки всех культур, причем его действие сильнее всего отражалось на проростках злако-

вых культур (рис. 8). Однако при значительных разбавлениях сока жизнеспособность проростков заметно возрастала, что могло быть связано с уменьшением концентрации ингибиторов в большей степени, чем активаторов, содержащихся в вытяжках из органов растений [9]. Снижение жизнеспособности проростков культурных растений не связано с прямым (гербицидным) действием ингибиторов, содержащихся в клеточном соке тканей листьев борщевика, так как вегетативные органы опытных растений по внешнему виду не отличались от контрольных. Однако происходило заметное уменьшение массы проростков (рис. 9), особенно при проращивании семян в неразбавленном и разбавленном лишь вдвое соке борщевика. Проростки пшеницы оказались более чувствительными к ингибиторам сока. Процент ингибирования по мере увеличения его разбавления у пшеницы уменьшался с 71 до 29, тогда как у гороха — от 22 до 9. По-видимому, это связано с тем, что семена гороха значительно больше по величине зерновок пшеницы (рис. 10), обладают большим запасом питательных веществ и поэтому менее интенсивно поглощали растворимые в воде компоненты сока борщевика.

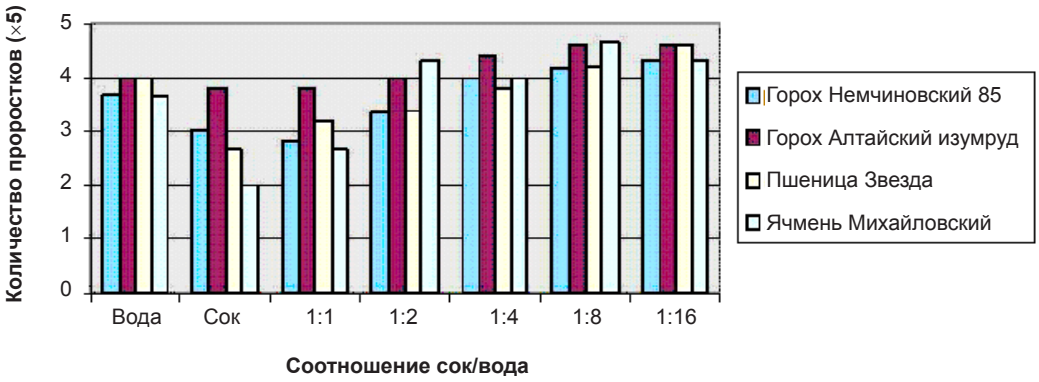

Рис. 10. Действие сока из листьев борщевика Сосновского на жизнеспособность проростков культурных растений

3. *Ингибирование водными вытяжками из листьев борщевика прорастания семян культурных растений*.

Перезимовавшие осенние всходы борщевика Сосновского весной очень рано трогаются в рост. При этом не исключено, что выпадающими дождями часть компонентов клеточного сока может вымываться из надземных органов и, попадая на поверхность почвы, входить в контакт с прорастающими семенами других травянистых видов растений. В этой связи нами были проведены эксперименты по изучению влияния вытяжек из листьев борщевика на ингибирование прорастания семян некоторых культурных растений. Эффект оценивался по степени ингибирования их прорастания при сравнении с контролем (прорастание семян в воде) (табл. 2).

В целом ингибирующий эффект сока из листьев борщевика на прорастание семян культурных растений оказался более сильным, чем действие аллелопатических веществ из его плодов (табл. 1). Прорастание зерновок пшеницы и ячменя ингибировалось в большей степени, чем семян гороха, причем прорастающие зерновки

Таблица 2

Процент (%) ингибирования (–) или стимулирования (+) водными вытяжками из листьев борщевика Сосновского прорастания семян культурных растений

Культура / сорт	Сок борщевика	Соотношение: сока борщевика / вода				
		1 : 1	1 : 2	1 : 4	1 : 8	1 : 16
Горох / Немчиновский 85	–18,3	–22,9	–9,3	+9,0	+13,6	+18,0
Горох / Алтайский изумруд	–5,0	–5,0	0	+10,0	+15,0	+15,0
Пшеница / Звезда	–33,5	–20,0	–15,0	–5,0	+5,0	+15,0
Ячмень / Михайловский	–45,4	–27,4	+9,3	+18,3	+18,3	+27,3

ячменя оказались более толерантными по сравнению с зерновками пшеницы. При разбавлении сока в 4, 8 и 16 раз отмечалась активизация прорастания семян у всех культур. Это говорит о том, что и в листьях борщевика аллелопатические соединения содержатся в невысокой концентрации, и их эффект перекрывается активаторами гормональной природы, содержание которых в семенах многих травянистых растений достаточно высокое [4].

4. *Действие сока из вегетативных органов борщевика на рост и размножение почвенных микроорганизмов*.

Растения способны оказывать влияние на почвенные микроорганизмы посредством выделения аллелохимикалий. В свою очередь почвенные микроорганизмы используют и разлагают аллелохимикалии и являются важным фактором, определяющим аллелопатическую деятельность растений. Микробная деградация аллелохимикалий зависит от конкретной микрофлоры в почве, а некоторые виды микроорганизмов могут их использовать для своих нужд. Именно поэтому очень трудно однозначно предсказать аллелопатический эффект растений в связи со сложностью факторов, воздействующих на аллелохимикалии, и влиянием на них химических соединений почвы и микробного процесса.

Исследование проводилось при поддержке кафедры микробиологии и иммунологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, в стерилизованных чашках, залитых мясопептонным агаром. В остывший агар рассеивали культуры почвенных микроорганизмов: штамм *Bacillus mycoides* и родов *Sarcina* и *Streptomyces*. На рассеянные микроорганизмы помещали предварительно замоченные бумажные диски в двух схемах: на свету и без доступа света. Варианты опытов: 1) контроль (смоченные водой); 2) концентрированным соком борщевика; 3) разбавленным 1:1 соком борщевика. Повторность вариантов восьмикратная. Микроскопический анализ опытных посевов микроорганизмов показал (рис. 11), что сок борщевика при использованной нами методике не оказывал эффекта на колонии микроорганизмов. Наличие или отсутствие освещения также не сказывались на результатах эксперимента. По нашему мнению, использованный штамм *Bacillus mycoides* и микроорганизмы родов *Sarcina* и *Streptomyces* усваивали метаболиты сока борщевика в качестве дополнительного к питательной среде источника углерода.

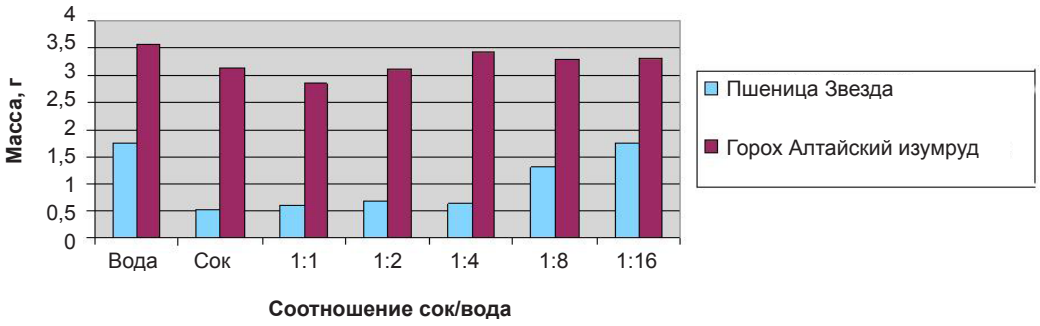

Рис. 11. Влияние растворов сока борщевика на накопление массы проростками культурных растений

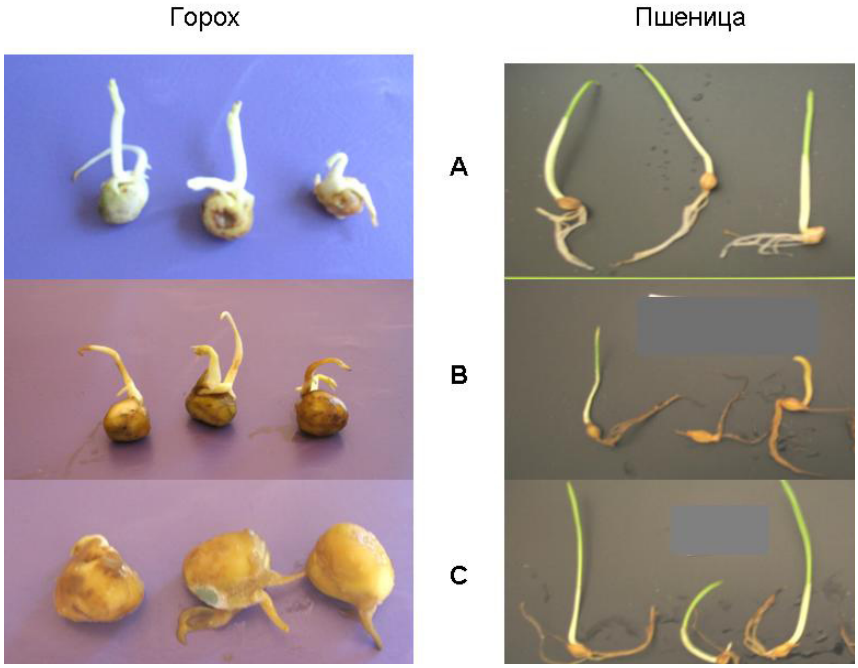

Рис. 12. Эффект сока борщевика на прорастание семян гороха и пшеницы: А – контроль (вода), В – неразбавленный сок борщевика, С – соотношение сок/вода 1:1

5. *Реакция борщевика Сосновского на действие некоторых химических соединений.*

С экологической точки зрения вызывает определенный интерес возможность заселения борщевиком пустырей, дорожных отвалов и земель, находившихся под промышленным использованием. Для выявления устойчивости борщевика к некоторым видам антропогенного воздействия было проведено исследование реакции

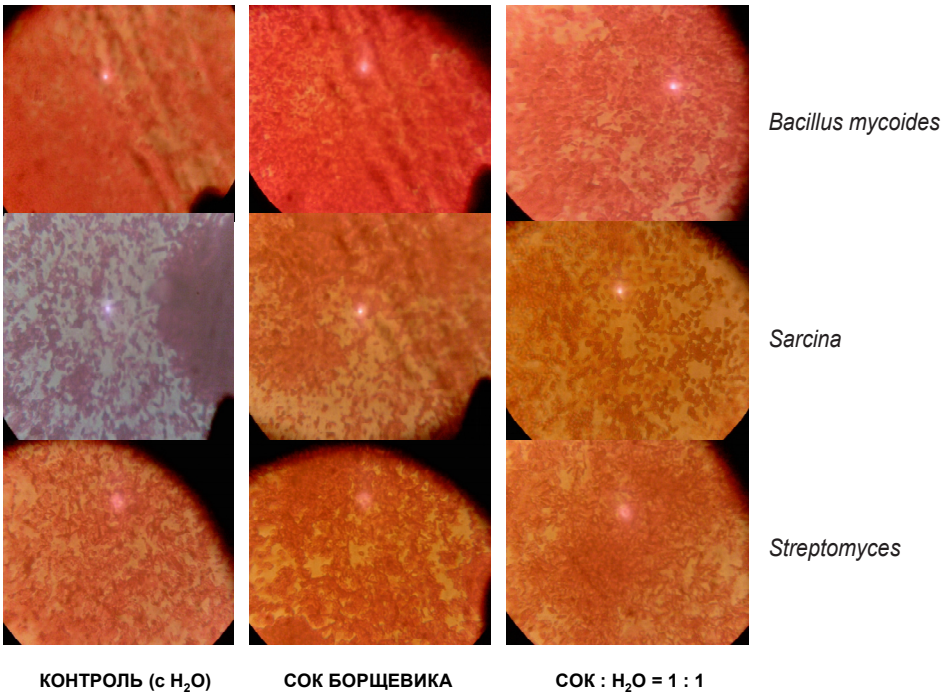

Рис. 13. Толерантность почвенных микроорганизмов к действию сока борщевика Сосновского (разрешение 1x100)

молодых растений борщевика на резкое повышение концентрации солей в почве (табл. 3).

Таблица 3

Ингибирование растворами солей роста растений борщевика

Действующие вещества	Высота растений, см		
	до обработки	на 3-йдень	на 5-й день
Контроль (H_2O)	54,3 ± 1,6	54,7 ± 1,6	55,2 ±1,6
5М раствор NaCL	56,6 ± 1,1	17,3 ± 4,6	0
5М раствор NaOH	57,9 ± 2,0	8,4 ± 3,3	4,0 ± 3,5

В качестве эффекторов на растения борщевика использовались солевой раствор (5 М NaCL) и раствор щелочи (5 М NaOH). Повторность — трехкратная. Под выбранные растения борщевика вносились: 1) два литра воды (контроль) или 2) солевого, или 3) щелочного раствора. Опытные растения находились в пределах одной

синузии на расстоянии 0,7–1 м друг от друга. По истечении 5 сут. опытные растения полностью погибали, причем действие раствора NaCL было более сильным. Из этого следует, что борщевик Сосновского в молодом возрасте весьма чувствителен к высокой концентрации растворов, содержащих натрий.

Выводы

1. Борщевик Сосновского *(Heracleum sosnowskyi* Manden*)* обладает всеми чертами инвазивного вида: большой массой надземных органов, способностью создавать синузии с плотным стеблестоем, полностью затеняющим поверхность почвы, аллелопатической активностью.

2. Экологическими факторами, способствующими «захвату» им территорий «дичающих» агроэкосистем, являются высокая семенная продуктивность, распространение плодов господствующими ветрами, слабая устойчивость к метаболитам, содержащимся в плодах и листьях вегетирующих растений, прорастающих семян и проростков других травянистых растений.

3. Факторами, частично ограничивающими распространение борщевика, являются наличие микро- и мезодепрессий в агроэкосистемах, плотный стеблестой и войлок засохшей травянисто-бурьянистой растительности, затрудняющей попадание плодов на поверхность почвы, способность к самоизреживанию (аутоинтоксикация), загрязнение почвы некоторыми химическими веществами.

4. Эффект аллелопатически активных соединений, содержащихся в органах борщевики, зависит от их концентрации в соке и восприимчивости к ним тест-растений. При сильных разбавлениях сока содержащиеся в нем химические компоненты могут оказывать стимулирующее действие на прорастание семян и рост проростков ряда культурных и лекарственных растений.

5. В лабораторных экспериментах не удалось выявить аллелопатическое действие сока борщевика на почвенные микроорганизмы: штамм *Bacillus mycoides* и бактерии родов *Sarcina* и *Streptomyces*, которые, по-видимому, усваивали метаболиты сока борщевика в качестве дополнительного источника углерода.

Библиографический список

1. *Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф., Бухарова А.Р.* Явление физиологической карликовости проростков, индуцируемой действием аллелопатических веществ из плодов укропа // Вестник Башкирского аграрного университета. 2013. № 11. С. 24–27.

2. *Гродзинский А.М.* Экспериментальная аллелопатия. Киев: Наукова думка, 1986. 235 с.

3. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Изд. 5-е. Москва: Агропромиздат, 1985. 351 с.

4. *Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С.* Экофизиология семян. Формирование фитоценозов. М.: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011. 278 с.

5. *Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С., Бударин С.Н., Клечковская Ю.Б., Паштанова Е.С.* Аллелопатический эффект *Heracleum sosnowskyi* Manden, сорных и лекарственных растений на культурные виды // Материалы Годичного собрания Общества физиологов растений России: Физиология растений — теоретическая основа инновационных агро- и фитотехнологий. Калининград, 2014. Ч. II. С. 234.

6. *Ларикова Ю.С., Бахитова А.Р., Кондратьев М.Н.* Эффект корневых выделений козлятника восточного *(Galega orientalis* L.*)* на проростки культурных растений // Тезисы док-

ладов VII съезда физиологов растений России: Физиология растений — фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий. Н.-Новгород, 2011. Ч. 1. С. 413–414.

7. *Юрлова Р.Ю., Черняк Д.М., Кутовая О.О.* Фурокумарины *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum moellendorffii* // Тихоокеанский медицинский журнал. 2013. № 2 (52). С. 91–93.

8. *Callaway R.M., Ridenour W.M., Laboski T., Weir T., Vivanco J.M.* Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants // Journal of Ecology. 2005. 93. P. 576–583.

9. *Kong C.H., Liang W.J., Xu X.H., Wang P., Jiang Y.* Release and activity of allelochemicals from allelopathic rice seedlings // Journal of agricultural and food chemistry. 2004. 52. P. 2861–2865.

10. *Kruse M., Strandberg M., Strandberg B.* Ecological effects of allelopathic plants — a review // NERI Technical Report. 2000. № 315. 67 p.

11. *Peneva A.* Allelopathic effect of seed extracts and powder of coffee (*Coffea arabica* L.) on common cocklebur (*Xanthium strumarium* L.) // Bulgarian journal of agricultural science. 2007. 13. P. 205–211.

12. *Thorpe A.S., Thelen G.C., Diaconu A., Callaway R.M.* Root exudates is allelopathic in invaded community but not in native community: field evidence for the novel weapons hypothesis // Journal of Ecology. 2009.97. P. 641–645.

13. Weed for Developing Countries (Addendum 1). (Edited by *R. Labrada*). 2003. 120 p.

14. *Wink, M.* Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective // Phytochemistry. 2003. 64. P. 3–19.

PHYSIOLOGICAL AND ECOLOGICAL MECHANISMS OF INVASIVE PENETRATION OF SOSNOWSKYI HOGWEED (*HERACLEUM SJSNOWSKYI* MANDEN) IN UNEXPLOITABLE AGROECOSYSTEMS

M.N. KONDRATIEV, S.N. BUDARIN, YU.S. LARIKOVA

(Russian Timiryazev State Agrarian University)

The main ecological and physiological mechanisms of introduction Sosnowskyi hogweed (Heracleum sosnowskyi Manden) into "run wild" agroecosystem are the following: development of powerful mass of aerial organs, high seed productivity, prolonged seed germination, the ability of autumn shoots to survive throughout the winter, low susceptibility to pests and diseases, high content of wide spectrum of secondary compounds, allelopathic activity. The factors limiting the spread of hogweed are the presence of micro- and mezodepressions in agroecosystems, dense stands and a mat of dry grass and weeds, hindering penetration of hogweed fruits on the soil surface, the ability to self-thinning, contamination of soil by some chemicals. Allelopathic effect of the active compounds contained in plant parts depended on their concentration in sap as well as on the test plants susceptibility to these compounds.

Key words: hogweed Sosnowskyi (Heracleum sosnowskyi Manden), invasiveness, allelopathy, bioassays, inhibition, stimulation, test plants.

Кондратьев Михаил Николаевич — д. б. н., проф. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).

Бударин Сергей Николаевич — асп. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: snegin20000@yandex.ru).

Ларикова Юлия Сергеевна — доц. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).

Kondratiev Mikhail Nikolaevich — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya street, 49; tel.: +7 (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).

Budarin Sergey Nikolaevich — PhD student of the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya street, 49; tel.: +7 (499) 976-20-54; e-mail: snegin20000@yandex.ru).

Larikova Yuliya Sergeevna — PhD in Agriculture, Associate Professor of the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya street, 49; tel.: +7 (499) 976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).