

УДК 574.34

DOI: 10.7868/S3034568526040043

Оригинальная статья / Original article

Ликвидация зарослей инвазивного вида на примере *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae): какая стратегия эффективнее?

И.Ф. Чадин^{1,*}, И.В. Далькэ¹, И.Г. Захожий¹, Ю.А. Смотрина², В.П. Михайлов²

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Российская Федерация

²Сыктывкарский государственный университет им. П. Сорокина, Институт естественных наук, Сыктывкар, Российская Федерация

*E-mail: chadin@ib.komisc.ru

Аннотация. С помощью графа жизненного цикла, объединяющего информацию о календарном возрасте и стадиях развития растений, построены матричные модели динамики популяции *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (борщевик Мантегацци) на двух этапах инвазии: при первоначальном захвате свободной от конкурентов территории («фаза вторжения») и на этапе сформированного монодоминантного сообщества («фаза доминирования»). Потенциальная скорость роста популяции была максимальной в фазе вторжения ($\lambda_1 = 1.662$) и, оставаясь больше единицы, значительно падала в фазе доминирования ($\lambda_1 = 1.097$). Наибольшее влияние на рост популяции оказывала выживаемость растений при переходе с первого на второй год жизни. Полученные модели использованы для сравнения эффективности двух методов контроля численности этого вида: срезания соцветий и применения гербицидов, действующим веществом которых является глифосат. Оба метода оказались очень чувствительны к качеству выполнения обработки. Применение гербицидов приводит к уничтожению популяции за 3–4 года только при условии ежегодной гибели 97–98% виргинильных особей и ликвидации 100% генеративных растений. При снижении количества уничтоженных виргинильных растений до 80% и сохранении 100% смертности генеративных этот срок увеличивается до 8 лет. Срезание соцветий требует минимум 8 лет для уничтожения популяции при условии 100% ежегодного удаления всех соцветий на всех генеративных растениях. Ежегодный пропуск при обработке всего 1% генеративных растений приведет к резкому увеличению времени, необходимого для уничтожения заросли, до 19 лет. Эти результаты указывают на критическую важность максимально полного уничтожения доступных для обработки растений и подчеркивают эффективность стратегии биологического хеджирования ставок, реализуемой популяциями *H. mantegazzianum*. Моделирование показывает, что оптимальной тактикой уничтожения зарослей этого инвазивного вида является применение гербицидов для гарантированного уничтожения генеративных особей на протяжении 8 лет. Такой метод позволит сократить разовые затраты на химические средства, минимизировать воздействие на природу и снизить требования к качеству обработки.

Ключевые слова: борщевик Мантегацци, *Heracleum mantegazzianum*, ценопопуляция, граф жизненного цикла, проекционная матрица популяции, матричная модель популяции, контроль численности

Финансирование. Исследование выполнено в рамках НИОКТР «Физиологические и молекулярные механизмы интеграции клеточных процессов и целостности растительного организма: фотосинтез и дыхание» (№ 125020301262-2).

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

Конфликт интересов. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Вклад авторов. ЧИФ – разработка концепции, анализ данных, подготовка рукописи; ДИВ – разработка концепции, сбор данных, анализ данных, подготовка рукописи; ЗИГ – сбор данных, проверка воспроизводимости результатов, редактирование рукописи; СЮА – сбор данных; МВП – сбор данных.

Ссылка для цитирования: Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Смотрина Ю.А., Михайлов В.П. Ликвидация зарослей инвазивного вида на примере *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae): какая стратегия эффективнее? Журнал общей биологии / Journal of General Biology. 2026. Т. 87. № 4. С. 308–325. <https://doi.org/10.7868/S3034568526040043>

Eradication of Invasive Species Stands Using the Example of *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae): Which Strategy is More Effective?

I.F. Chadin^{1,*}, I.V. Dalke¹, I.G. Zakhozhiy¹, Y.A. Smotrina², V.P. Mikhailov²

¹*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation*

²*Institute of Natural Sciences, Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russian Federation*

*E-mail: chadin@ib.komisc.ru

Abstract. Using a life cycle graph that integrates information on calendar age and developmental stages of plants, we constructed matrix population models for *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (giant hogweed) at two stages of invasion: initial colonization of competitor-free territory (invasion phase) and established monodominant community (dominance phase). The potential population growth rate was highest during the invasion phase ($\lambda_1 = 1.662$) and, while remaining above unity, decreased substantially in the dominance phase ($\lambda_1 = 1.097$). Survival of plants during the transition from the first to the second year of life had the greatest influence on population growth. The models were used to compare the effectiveness of two control methods: inflorescence cutting and herbicide application with glyphosate as the active ingredient. Both methods proved highly sensitive to the quality of treatment execution. Herbicide application leads to population eradication within 3–4 years only if 97–98% of virginile (immature) individuals are eliminated annually and 100% of generative (reproductive) plants are eliminated. If the proportion of eliminated virginile plants decreases to 80% while 100% mortality of generative plants is maintained, the eradication time increases to 8 years. Inflorescence cutting requires at least 8 years for population eradication, assuming 100% annual removal of all inflorescences on all generative plants. An annual miss of just 1% of generative plants during treatment results in a sharp increase in eradication time to 19 years. These results indicate the critical importance of maximally complete elimination of accessible plants and highlight the effectiveness of the bet-hedging strategy implemented by *H. mantegazzianum* populations. Modeling suggests that the optimal eradication tactic for this invasive species is herbicide application ensuring guaranteed elimination of generative individuals over an 8-year period. This approach would reduce one-time chemical costs, minimize environmental impact, and lower the requirements for the treatment quality.

Keywords: giant hogweed *Heracleum mantegazzianum*, coenopopulation, life cycle graph, population projection matrix, matrix population model, population control

Funding. The work was performed within the framework of state assignments of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (no. 125020301262-2).

Compliance with Ethical Standards. This article does not contain any studies involving human participants or animals as subjects.

Conflict of Interest. The authors declare that they have no conflict of interest.

Author Contributions. CIF – Conceptualization, formal analysis, writing – original draft; DIV – conceptualization, field data collection, data curation, formal analysis, writing – original draft; ZIG – field data collection, validation, writing – review and editing; SYA – field data collection; MVP – field data collection.

For Citation: Chadin I.F., Dalke I.V., Zakhozhiy I.G., Smotrina Y.A., Mikhailov V.P. Eradication of Invasive Species Stands Using the Example of *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae): Which Strategy is More Effective? *Zhurnal obshchey biologii / Journal of General Biology*. 2026;87(4):308–325. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034568526040043>

Проблема инвазий чужеродных видов, помимо научного интереса, имеет важное социально-экономическое и природоохранное значение для большинства стран мира [1–5]. В настоящее время в России насчитывается 584 инвазивных вида сосудистых растений, из которых не более 1% подвергаются регулированию численности, например, клен ясенелистный и борщевик Соосновского [6]. Эффективность управления чужеродными видами зависит от методов ликвидации растений, эколого-биологических особенностей и численности популяций видов-захватчиков (инвайдеров).

Гигантские борщевики *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *H. mantegazzianum* Sommier & Levier относят к одним из наиболее распространенных на европейском континенте видов-трансформеров [6, 7]. Результаты недавних молекулярно-генетических исследований [8] указывают на филогенетическое единство гигантских инвазивных борщевиков, интродуцированных на севере европейской части России (традиционно называемых *H. sosnowskyi*), с растениями *H. mantegazzianum* в нативной части ареала на Западном Кавказе. Опираясь на результаты этой работы [8], мы относим изученные популяции инвазивного гигантского борщевика к *H. mantegazzianum*, признавая *H. sosnowskyi* конспецифичным с *H. mantegazzianum* как минимум в пределах исследованной части инвазионного ареала.

Классические подходы к оценке состояния и динамики ценопопуляций растений существенно дополняются методами математического моделирования [9, 10]. Матричная модель популяции позволяет количественно охарактеризовать ее динамику: изменения в общей численности особей и соотношениях возрастных групп [11–13].

Матричные модели популяций *H. mantegazzianum* ранее были опубликованы по результатам наблюдений за маркированными особями этого вида в популяциях на территории Германии [14, 15] и Чехии [16]. В обоих случаях были получены

парадоксальные результаты, согласно которым скорость роста популяции (λ_1) оказалась меньше единицы, что противоречило фактически наблюдаемому успешному размножению и увеличению ареала этого инвазивного вида. Причиной выявленного противоречия могла быть сложность сбора первичных данных и отсутствие возможности установить календарный возраст растений без применения многолетних наблюдений за маркированными особями.

Методика определения календарного возраста инвазивных видов борщевиков в полевых условиях [17] существенно сокращает время сбора данных о возрастной структуре популяций, что дает возможность выполнить калибровку популяционной матричной модели *H. mantegazzianum* с использованием данных о календарном возрасте растений, находящихся в различных возрастных состояниях (стадиях развития).

Для ликвидации инвазивных борщевиков предложены различные методы [7, 18, 19]. Наиболее распространенным является применение гербицидов. На территориях, где использование гербицидов исключено (водоохранные зоны, особо охраняемые природные территории), в качестве меры борьбы с этим видом предлагается использовать обрезку соцветий [20, 21].

Ни один из упомянутых методов не позволяет истребить заросли *H. mantegazzianum* в течение одного вегетационного сезона, поэтому возникает задача определить необходимую минимальную продолжительность воздействия на ценопопуляцию инвайдера. Эффективность данных мероприятий зависит как от качества выполнения работ, так и от способности популяций *H. mantegazzianum* противостоять негативным воздействиям, благодаря стратегии биологического хеджирования ставок [22]. Матричная модель популяции инвазивных борщевиков дает возможность прогнозировать динамику численности растений в ответ на различные способы уничтожения, с разным качеством применения.

Цель работы — оценка динамики популяций *H. mantegazzianum* при различных сценариях их ликвидации.

1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1.1. Объект исследования

H. mantegazzianum (Apiaceae) — многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом, геофит. Зонтики многочисленные, 5–7 шт.; центральный зонтик самый крупный. Каждый плод состоит из двух мерикарпиев, каждый из которых содержит по одному семени. Доразвитие зародыша семян и выход из состояния покоя происходят в течение нескольких месяцев стратификации при температурах +2...+5°C. Полевая всхожесть семян составляет 20–70% [23, 24].

Продолжительный жизненный цикл *H. mantegazzianum* можно разделить на следующие стадии развития: семена; проростки — однопобеговые особи с двумя продолговатыми семядолями и/или одним простым округлым листом; ювенильные — особи с 1–2 (3) тройчатолопастными листьями; имматурные — особи с раздельными или рассеченными листьями; виргинильные — особи с тройчатосложными или непарно перистосложными листьями; генеративные особи со строением листа как у виргинильных особей, отличающиеся формированием репродуктивного побега [23, 25]. При описании большого жизненного цикла исследователи [23, 25] следуют традиционной для отечественной ботаники терминологии [26] и используют для описанных выше стадий развития термин «возрастные состояния». В данной работе мы используем термин «стадии развития», основываясь на аргументах, приведенных Д.О. Логофетом и Н.Г. Улановой в работе, описывающей новую парадигму популяционных исследований [12].

Для матричного моделирования динамики численности популяции *H. mantegazzianum* все варианты онтогенетических состояний (стадий развития) особей были сведены к двум: виргинильные (*v*) и генеративные (*g*) растения. Календарный возраст растений выражали как число полных лет жизни + 1 [11] и записывали в нижнем индексе после буквенного обозначения стадии развития, например, *v*₂ — виргинильные растения возраста 2, *g*₃ — генеративные растения возраста 3.

В условиях Республики Коми *H. mantegazzianum* не образует долговременного банка семян [22]. Почти все жизнеспособные семена прорастают на следующий год, формируя виргинильные растения первого возрастного класса (*v*₁), а практически все растения *v*₁ формируются только из семян последнего урожая. Поэтому стадию семян не включали в граф жизненного цикла (ГЖЦ). Таким образом, для построения ГЖЦ и соответствующей ему матрицы использовали группы особей, выделенные на основе их стадии развития и календарного возраста — *стадийно-возрастные классы (age-stage classes)* по: Касвелл и др. [27]).

1.2. Район исследований

Исследования проводили в среднетаежной и крайнесеверной подзонах таежной зоны Республики Коми (Россия). Климат региона умеренно-континентальный, без сухого сезона, с холодным летом. В среднетаежной подзоне среднегодовая температура воздуха составляет около 0°C, среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) +17°C, самого холодного (января) –16°C, длительность безморозного периода до 190 дней. В условиях крайнесеверной тайги среднегодовая температура воздуха составляет –4°C, среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) +14°C, самого холодного (января) –21°C, длительность безморозного периода не превышает 80 дней. Годовое количество осадков 600–700 мм [28].

1.3. Методика полевых исследований

Возрастную и стадийную структуру ценопопуляции растений *H. mantegazzianum* изучали на двух этапах инвазии: при первоначальном захвате свободной от конкурентов территории — «фаза вторжения» (календарный возраст всех особей не превышает 2 года, генеративные особи отсутствуют), и на этапе сформированного монодоминантного сообщества — «фаза доминирования» (практически одновидовое сообщество, в котором представлены особи всех возрастов и стадий, характерных для *H. mantegazzianum*, календарный возраст отдельных особей достигает семи и более лет).

Возрастную и стадийную структуру ценопопуляции на этапе господства *H. mantegazzianum* изучали в 2021–2024 гг. на семи участках, где монодоминантные заросли *H. mantegazzianum* сформировались за 8–12 лет до отбора проб. Сведения о возрастном состоянии и календарном

возрасте растений были собраны на 33 учетных площадках размером 1×1 м, на каждой из которых произрастала как минимум одна генеративная особь *H. mantegazzianum*. Для определения плотности и возраста растений на площадках 1×1 м выкапывали все растения этого вида, за исключением ювенильных особей. Для отбора и учета ювенильных особей использовали цилиндрический почвенный пробоотборник с внутренним диаметром 10.5 см и высотой 5 см. В почвенных пробах определяли ювенильные растения, после чего рассчитывали их численность на 1 м^2 . Все выкопанные растения разбирали в камеральных условиях, в том числе определяли их календарный возраст, подсчитывая число годовых приростов на продольном срезе каудекса [17].

Сведения о плотности (количестве растений на единицу площади) особей *H. mantegazzianum* первого года жизни (v_1) в конце вегетационного сезона использовали из ранее опубликованной работы [22]. Эта величина составила 173 особи/ м^2 (медианное значение плотности для ежегодных наблюдений с 2021 по 2023 г. в четырех ценопопуляциях *H. mantegazzianum* в окрестностях г. Сыктывкара).

Для изучения динамики ценопопуляции *H. mantegazzianum* на этапе вторжения заложили полевой опыт. В октябре 2022 г. семена *H. mantegazzianum* посеяли на четырех площадках, каждая размером 1×1 м, из расчета семенной продуктивности вида 10 тыс. шт. семян/ м^2 [29]. После зимней стратификации семян наблюдали за ростом и развитием растений. В конце первого и второго вегетационных периодов (2023 и 2024 гг. соответственно) оценивали относительную плотность выживших особей *H. mantegazzianum*.

1.4. Матричное моделирование

Используя данные о возрастной структуре, календарном возрасте растений и натурных наблюдениях за ценопопуляциями строили ГЖЦ *H. mantegazzianum* — визуальное представление о развитии растений от рождения до смерти и репродукции [12, 13]. На его основе строили модель (проекционную матрицу популяции), которая описывала изменение структуры популяции *H. mantegazzianum* за один временной шаг с помощью матрицы Логофета (только прогрессивные переходы) [13]. Элементы матрицы вычисляли по соотношению численностей

соответствующих стадийно-возрастных классов в соседних по времени учетах.

Для описания динамики популяции выясняли ключевые свойства проекционной матрицы. Доминантное собственное значение λ_1 количественно определяет асимптотическую скорость роста популяции: $\lambda_1 > 1$ указывает на рост, а $\lambda_1 < 1$ — на убыль. Устойчивая стадийно-возрастная структура популяции задается правым собственным вектором проекционной матрицы. Был проведен анализ чувствительности λ_1 к вариациям элементов матрицы для выявления демографических параметров, оказывающих наиболее сильное влияние на изменение численности популяции. В заключение мы оценили адекватность модели, сравнив прогнозируемую на ее основе динамику популяции с наблюдаемой динамикой, полученной по эмпирическим данным.

Все расчеты выполнены в среде R (<https://www.R-project.org/>) с использованием пакета popdemo [30]. R-скрипт и исходные данные, использованные для расчетов, доступны в репозитории Zenodo [31].

2. РЕЗУЛЬТАТЫ

2.1. Граф жизненного цикла

ГЖЦ, отражающие выявленные в ходе полевых работ и потенциально возможные стадийно-возрастные классы *H. mantegazzianum*: $v_1, \dots, v_8, g_3, \dots, g_9$, показаны на рис. 1а. Для построения проекционной матрицы, соответствующей данному ГЖЦ, нам не хватало сведений о семенной продуктивности каждого из классов $g_3, \dots, g_9$, представленных на графе коэффициентами репродукции $b_1, \dots, b_7$. Мы собирали информацию о способности генеративных растений увеличивать численность класса v_1 в усредненном виде, что позволило получить только один коэффициент для всех возрастных групп генеративных растений. Размах изменчивости генеративных растений в размерах значительно меньше, чем у виргинильных растений разного возраста. Поэтому для построения проекционной матрицы использовали упрощенный ГЖЦ, в котором все возрастные классы генеративных растений сведены в один класс g и использован один коэффициент репродукции b , полученный по данным, усредненным между несколькими локальными популяциями за несколько лет наблюдений (рис. 1б).

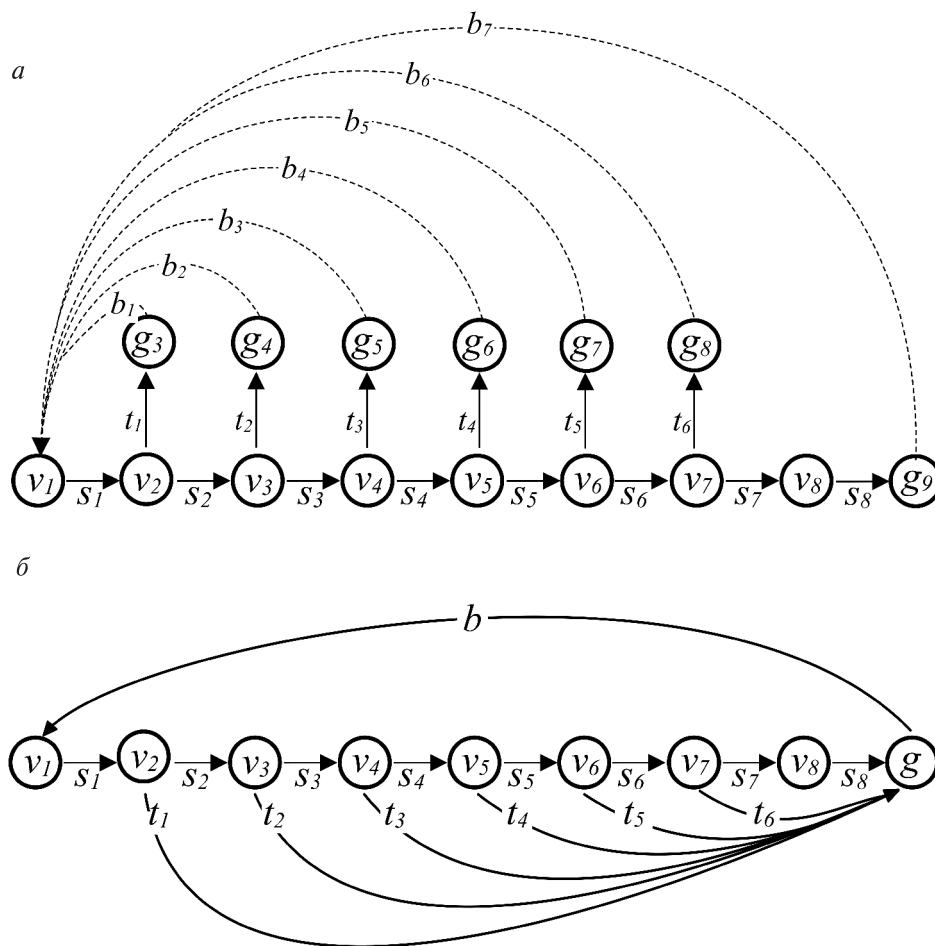


Рис. 1. ГЖЦ *Heracleum mantegazzianum*: *a* – с учетом всех выявленных стадий развития и календарных возрастов растений; *б* – с объединением стадийно-возрастных групп генеративных растений $g_3, \dots, g_7$ в одну группу g .

Fig. 1. Life cycle graph (LCG) of *Heracleum mantegazzianum*: *a* – with all identified developmental stages and calendar ages of plants; *б* – with age $\times$ stage groups of generative plants $g_3, \dots, g_7$ combined into a single group g .

Следует отметить, что в ходе полевых работ мы не смогли обнаружить растения классов g_8 и g_9 . По нашим наблюдениям особи стадийно-возрастных классов v_7 и v_8 значительно проигрывают по размерам растениям классов $v_3, \dots, v_6$ и g . Можно предположить, что в условиях высокой внутривидовой конкуренции эти особи не достигают биомассы, критической для закладки генеративных почек, что, вероятно, и объясняет отсутствие в выборке генеративных растений старше семи лет.

2.2 Калибровка матриц переходов для популяции *H. mantegazzianum* в фазе вторжения и фазе доминирования

Представленному на рис. 1б ГЖЦ соответствует проекционная матрица L :

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & b \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & s_6 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & s_7 & 0 & 0 \\ 0 & t_1 & t_2 & t_3 & t_4 & t_5 & t_6 & s_8 & 0 \end{bmatrix}.$$

Калибровку матрицы L (определение значений коэффициентов дожития $s_1, \dots, s_8$, ускорения $t_1, \dots, t_5$ и коэффициента репродукции b) проводили с использованием данных о частоте встречаемости виргинильных и генеративных особей

Таблица 1. Частота встречаемости стадийно-возрастных классов *Heracleum mantegazzianum* (сумма числа особей на 33 учетных площадках)

Table 1. Age × stage class frequencies of *Heracleum mantegazzianum* (total individuals recorded across 33 sampling plots)

Стадийно-возрастной класс	Эмпирические данные	Дополненные данные*
g_3	2	2
g_4	11	11
g_5	29	29
g_6	8	8
g_7	2	2
v_1	5710	5710
v_2	49	191
v_3	129	161
v_4	136	136
v_5	95	95
v_6	69	69
v_7	37	37
v_8	14	14

Примечание. * — Данные, дополненные прогнозами, полученными с помощью линейной регрессии, показаны жирным шрифтом.

разного календарного возраста (частотах стадийно-возрастных классов). Возможность использования этих данных для калибровки матрицы *L* основывается на наблюдаемом постоянстве соотношений численности

растений стадийно-возрастных классов после формирования монодоминантной заросли *H. mantegazzianum* — фазе доминирования [24]. Большинство коэффициентов перехода и коэффициент репродукции рассчитали на основе данных, собранных в спонтанно (без прямого участия человека) сформированных монодоминантных зарослях. Для вычисления коэффициента дожития s_2 , который отличает фазу вторжения от фазы доминирования, использовали данные полевого опыта.

Из табл. 1 видно, что частота встречаемости (плотность) особей v_2 (49 особей на 33 м²) и v_3 (129 особей на 33 м²) аномально низка, так как плотность v_4 особей превышает плотность особей v_3 , а плотность особей v_3 превышает такую особей v_2 . Такое распределение частот может быть следствием систематической ошибки, допущенной при измерении календарного возраста растений первых лет жизни. Для восстановления ожидаемой плотности особей стадийно-возрастных классов v_2 и v_3 использовали линейную регрессию. Выбор линейной регрессии как модели изменения численности виргинильных растений от второго до восьмого возрастного класса обусловлен тем, что при переходе растений из первого возрастного класса (v_1) во второй (v_2) происходит скачкообразное падение их численности, а изменение численности на участке от v_4 до v_8 происходит практически линейно (табл. 1, рис. 2).

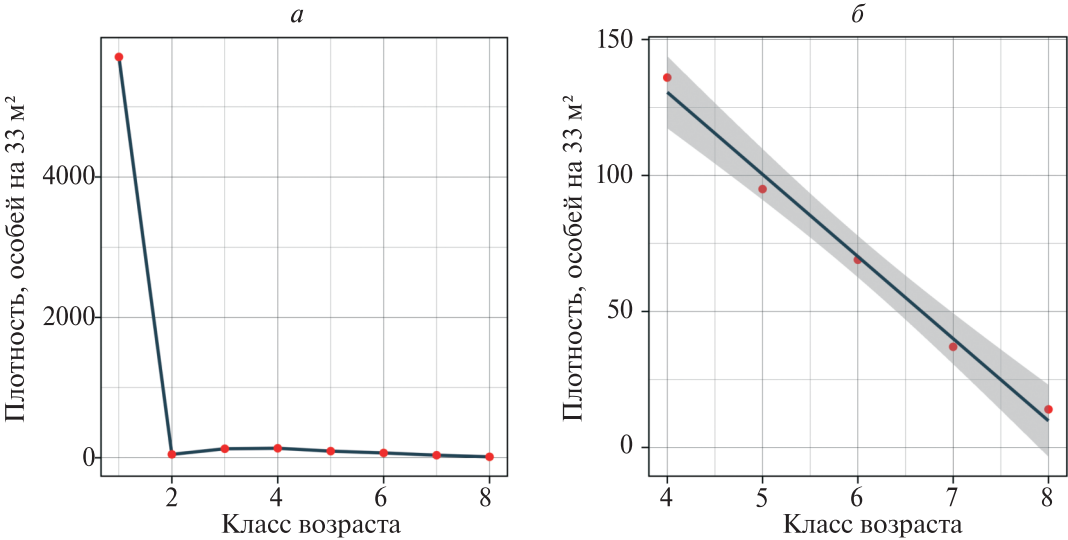


Рис. 2. Динамика численности виргинильных растений *Heracleum mantegazzianum* при увеличении календарного возраста (сумма особей на 33 м²): *a* — растения v_1 – v_8 , *б* — растения v_4 – v_8 .

Fig. 2. Abundance dynamics of virginile *Heracleum mantegazzianum* plants across calendar age classes (total individuals per 33 m²): *a* — age classes v_1 – v_8 , *б* — age classes v_4 – v_8 .

Результаты регрессионного анализа зависимости числа виргинильных особей от их календарного возраста позволили получить следующие коэффициенты линейного уравнения ($R^2 = 0.988$, $p\text{-value} = 0.0004$):

$$N_a = -30.2a + 251.4, \quad (1)$$

где a — календарный возраст растений, N_a — число виргинильных особей возраста a .

Используя уравнение (1), рассчитали ожидаемую плотность особей v_2 и v_3 (табл. 1, последний столбец) в фазе доминирования. Эти данные использовали для калибровки соответствующей матричной модели. Для оценки скорости роста популяции в условиях занятия территории, свободной от конкурентов, также использовали последний столбец табл. 1, за исключением плотности особей класса v_1 и v_2 . Оценку коэффициента s_1 проводили с использованием данных,

полученных в ходе полевого опыта. По результатам этого эксперимента к концу первого вегетационного сезона (03.10.2023) средняя плотность виргинильных растений составила 2117 шт./м², к концу второго (18.09.2024) — 508 шт./м². Так было получено значение коэффициента дожития $s_1 = 0.240$ (508/2117), который отличает матричную модель фазы вторжения от фазы доминирования.

2.3. Матричная модель популяции

H. mantegazzianum в фазе вторжения

Результаты калибровки матричной модели для популяции *H. mantegazzianum*, находящейся в фазе вторжения, представлены в виде матрицы L_1 (здесь и далее значения элементов матриц приведены с точностью до трех десятичных знаков):

$$L_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 173 \\ 0.240 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.843 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.845 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.699 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.726 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.536 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.378 & 0 & 0 \\ 0 & 0.010 & 0.068 & 0.213 & 0.084 & 0.029 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

В этой фазе популяция демонстрирует значительную потенциальную скорость роста (λ_1), равную 1.662 (здесь и далее доминантные собственные значения λ_1 приведены с точностью до трех десятичных знаков). Чувствительность λ_1 к вариациям элементов проекционной матрицы L_1 представлена в матрице S_1 , из которой следует,

что на начальном этапе расселения в популяциях *H. mantegazzianum* наиболее важными параметрами являются t_1 и t_2 , отражающие переход растений в генеративное состояние на второй и третий год жизни. При этом влияние коэффициента дожития растений из возрастного класса v_1 в v_2 также довольно велико.

$$S_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.002 \\ 1.504 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.388 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.253 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.049 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.006 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 3.264 & 1.655 & 0.841 & 0.354 & 0.155 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

2.4. Матричная модель популяции
H. mantegazzianum в фазе доминирования

В фазе доминирования в условиях плотных зарослей, т.е. высокой внутривидовой конкуренции за свет, выживаемость виргинильных растений при переходе во второй возрастной класс значительно падает, что обуславливает резкое (на порядок) уменьшение параметра матричной модели s_1 с 0.240 (матрица L_1) до 0.033 (матрица L_2). Потенциальная скорость роста популяции в этом случае становится значительно меньше, чем в фазе вторжения ($\lambda_1 = 1.097$). Эта величина соответствует наблюдениям: в травостоях с господством *H. mantegazzianum* на фоне высокого уровня внутривидовой конкуренции плотность популяции поддерживается примерно на одном уровне из года в год.

$$L_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 173 \\ 0.033 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.843 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.845 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.699 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.726 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.536 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.378 & 0 & 0 \\ 0 & 0.010 & 0.068 & 0.213 & 0.084 & 0.029 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Левый собственный вектор матрицы L_2 [11, 13] отражает устойчивое соотношение групп растений $v_1, \dots, v_6, g$, которое должно наблюдаться в популяции после начального периода колебаний численности (табл. 2), и полностью воспроизводит соотношение групп растений, приведенное в табл. 1.

$$S_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.001 \\ 6.719 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.254 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.193 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.055 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.010 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.985 & 0.757 & 0.583 & 0.371 & 0.246 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Таблица 2. Соотношение численности растений разных стадийно-возрастных классов в популяции *H. mantegazzianum* (левый собственный вектор матрицы L_1)

Table 2. Stable distribution of age $\times$ stage classes in the *H. mantegazzianum* population (left eigenvector of projection matrix L_1)

Стадийно-возрастной класс	Доля от общего числа особей
v_1	0.907
v_2	0.028
v_3	0.021
v_4	0.016
v_5	0.010
v_6	0.007
v_7	0.003
v_8	0.001
g	0.006

Анализ чувствительности собственного числа λ_1 матрицы L_2 , представленный ниже в виде матрицы S_2 , показывает, что наибольшее влияние на значение λ_1 оказывает коэффициент дожития, отражающий долю особей v_1 , перешедших в группу v_2 (элемент $S_{2,1} = 6.719$).

2.5. Моделирование динамики популяции под внешним воздействием

С помощью проекционных матриц популяции L_1 и L_2 моделировали последствия применения различных методов регулирования численности популяций *H. mantegazzianum*. В качестве вектора, отражающего исходную численность особей в каждом стадийно-возрастном классе, использовали начальный вектор (столбец) $x(t_0)$, содержащий данные о плотности растений *H. mantegazzianum* классов $v_1, \dots, v_6$ и g , которые характерны для травянистых сообществ с господством *H. mantegazzianum* на площади в 1 га.

$$x(t_0) = \begin{bmatrix} 1730000 \\ 52753 \\ 40536 \\ 31215 \\ 19877 \\ 13161 \\ 6433 \\ 2219 \\ 10970 \end{bmatrix}.$$

Внешние воздействия по ликвидации зарослей борщевика имитировали путем покомпонентного умножения вектора $x(t)$ на временном шаге t на вектор (столбец) a , содержащий доли выживших растений каждого стадийно-возрастного класса после внешнего воздействия на ценопопуляцию:

$$a = \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_9 \end{bmatrix},$$

где $0 \leq a_i \leq 1$ для всех i .

Для моделирования мероприятий по борьбе с зарослями *H. mantegazzianum* применили поэлементное умножение вектора структуры популяции $x(t)$ на временном шаге t на вектор воздействия a . Вектор a определяет долю особей в каждом стадийно-возрастном классе, выживающих после применения мер контроля к локальной популяции.

Таким образом, традиционную формулу определения структуры популяции на шаге $t + 1$:

$$x(t+1) = L \cdot x(t) \quad (2)$$

для целей моделирования внешних воздействий преобразовали следующим образом:

$$x(t+1) = L \cdot x(t) \odot a(t), \quad (3)$$

где символ $\odot$ обозначает поэлементное умножение.

Время до полной ликвидации зарослей *H. mantegazzianum* определяли как число лет, необходимое для достижения нулевой численности выживших растений к началу очередного вегетационного периода.

2.5.1. Ликвидация генеративных особей

Ежегодное полное уничтожение всех генеративных растений (например, методом среза соцветий) можно смоделировать с помощью формулы (3) и вектора (столбца) $a = [1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 0]^T$. Варьируя компоненты a_9 от 0 до 1, можно моделировать разное качество (полноту) уничтожения генеративных особей в ценопопуляции.

Используя матрицу L_2 , рассчитали количество лет, необходимое для уничтожения изолированной популяции *H. mantegazzianum* на площади 1 га в зависимости от качества выполненных работ, т.е. полноты уничтожения генеративных особей в этой ценопопуляции. Использовали матрицу L_2 , так как при уничтожении только генеративных растений к концу вегетационного сезона практически не происходит снижения плотности растений, а значит и уровня конкуренции растений разных возрастных классов между собой.

Минимальный срок, необходимый для уничтожения такой популяции при тотальном (100%) предотвращении плодоношения генеративных особей ($a_9 = 0$), составляет 8 лет (рис. 3). Если эффективность уничтожения соцветий составит 99% ($a_9 = 0.01$), то на уничтожение всей популяции потребуется уже 19 лет. Время до полной элиминации популяции возрастало экспоненциально с увеличением доли выживших генеративных растений. При приближении выживаемости генеративных особей к 50% ликвидация популяции становилась теоретически недостижимой.

2.5.2. Ликвидация растений с помощью гербицидов

Действующим веществом гербицидов, широко применяемых для уничтожения зарослей *H. mantegazzianum*, является глифосат (N-(фосфонометил)-глицин). Препараты на основе глифосата являются гербицидами сплошного действия, но действуют только на вегетирующие особи, проникая в растения через надземные органы. Эти средства не оказывают воздействия

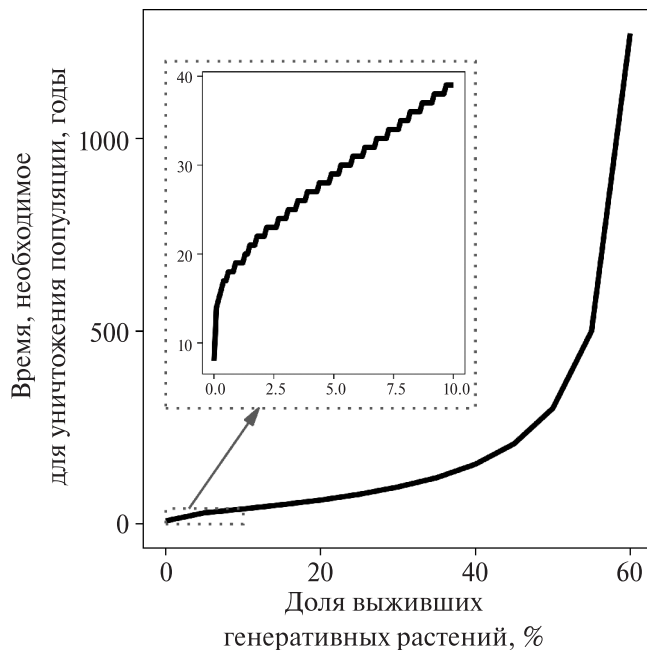


Рис. 3. Зависимость продолжительности времени до полной ликвидации изолированной популяции *Heracleum mantegazzianum* на площади 1 га от доли выживших генеративных растений.

Fig. 3. Eradication time of an isolated *Heracleum mantegazzianum* population over 1 ha as a function of the survival proportion of generative (reproductive) plants.

на семена растений, на растения, оказавшиеся по какой-либо причине без листьев, и быстро инактивируются в почве. Способность ювенильных растений *H. mantegazzianum* переходить в состояние вторичного покоя [22], а также формирование многослойного полога листьев (индекс листовой поверхности достигает значений 6 и более) в ценопопуляциях *H. mantegazzianum* на фазе доминирования обеспечивает выживание значительной доли особей при сплошной обработке гербицидами [22, 24].

Для моделирования результатов сплошной обработки зарослей *H. mantegazzianum* гербицидами использовали вектор $\mathbf{a}$, содержащий доли выживших растений всех возрастных классов:

$$\mathbf{a} = [n, n, n, n, n, n, n, n, 0]^T,$$

где $n \in \{0.00, 0.01, 0.02, \dots, 0.79, 0.80\}$.

Значения в указанном диапазоне, которые могут принимать компоненты $a_1, \dots, a_8$ вектора $\mathbf{a}$, отображают долю особей локальной популяции, которые могут переходить в состояние покоя и (или) избегать обработки гербицидом из-за расположения листовой поверхности под пологом более крупных растений, либо избегать ее из-за ошибок в работе оператора-опрыскивателя.

Компонента a_7 , показывающая долю выживших растений возрастного класса g , всегда принимает значение 0, так как при сплошной обработке гербицидами достигается полная гибель генеративных особей (генеративные особи, обладая наибольшей высотой и площадью листьев, гарантировано получают смертельную для них дозу препарата). Уничтожение особей других возрастных классов в значительной степени зависит от доли растений, перешедших в состояние покоя (утративших надземную массу), и индекса листовой поверхности, сформировавшегося к моменту обработки. Оба фактора препятствуют уничтожению растений данным типом гербицидов.

В уравнении (3) использовали проекционную матрицу популяции L_1 ($\lambda_1 = 1.662$), так как после сплошной обработки гербицидами резко снижается уровень внутривидовой конкуренции между особями разных возрастных классов.

Результаты моделирования демонстрируют резкое увеличение времени до полной гибели ценопопуляции даже при незначительном повышении выживаемости растений (рис. 4). Если доля выживших особей превышает 0.21 (ежегодная смертность составляет менее 79%, но обеспечено полное уничтожения всех генеративных растений), для искоренения требуется уже 8 лет, что соответствует срокам, достигаемым при идеальном применении метода срезания соцветий. Значимого сокращения периода обработки (до 3–4 лет) можно достичь только при ежегодном уничтожении не менее 97% всех особей в данной локальной популяции *H. mantegazzianum*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предыдущие попытки применения матричного моделирования для оценки скорости роста популяции *H. mantegazzianum* показали, что усредненная потенциальная скорость роста (λ_1) составила 0.779–0.823 для популяций этого вида в Чехии [16] и 0.73–1.31 для популяций на территории Германии [14]. В обоих случаях для моделирования авторы использовали не календарный возраст, а стадии развития растений. Генеративная стадия (F) растений идентифицировалась по наличию соцветий. Виргинильные особи были разделены на три стадии развития: «малые» (S), «средние» (M) и «большие» (L) на основании количества листьев и длины наибольшего листа. Особей с длиной наибольшего листа

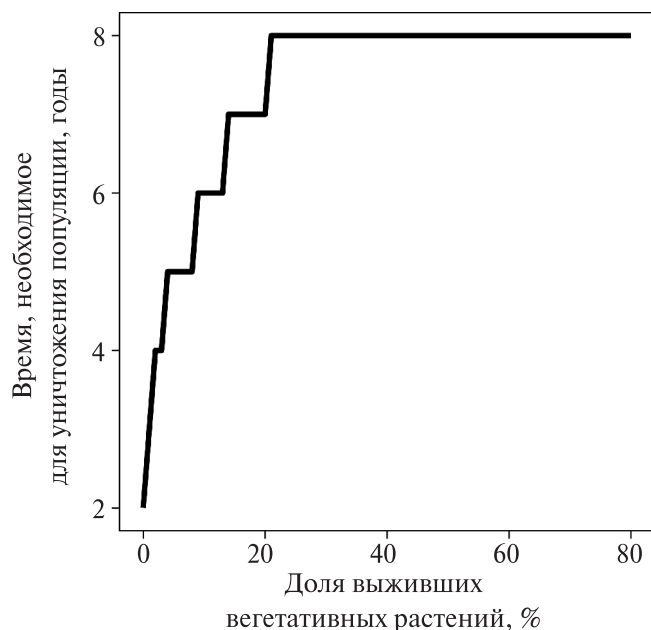


Рис. 4. Зависимость времени, необходимого для полного уничтожения изолированной популяции *Heracleum mantegazzianum* на площади 1 га, от доли виргинильных растений, выживающих после обработки гербицидом при условии полного уничтожения генеративных особей.

Fig. 4. Eradication time of an isolated *Heracleum mantegazzianum* population over 1 ha as a function of the post-herbicide survival proportion of virginile plants, under the scenario of complete elimination of generative (reproductive) plants.

< 7 см не учитывали. ГЖЦ *H. mantegazzianum* при этом включал в себя не только последовательные переходы от одной стадии к другой, но также задержки в одной стадии («самопетли»), ускорения (пропуски стадий развития), возвраты к предыдущим стадиям [14, 16].

Как было показано ранее, доля выживших на второй год ювенильных особей является критически важной для поддержания численности популяции *H. mantegazzianum* [22], но в исследованиях Н. Нербас с соавторами [16] и Дж. Хьюлса [14] именно эту группу особей не учитывали.

Разработка метода определения календарного возраста инвазивных борщевиков позволила построить ГЖЦ, который учитывал все стадии развития растений за исключением семян, не содержал самопетель и возвратов к предыдущим стадиям. Возможность исключения стадии семян из модельного жизненного цикла *H. mantegazzianum* обусловлена тем, что этот вид не формирует долговременный почвенный банк семян.

Для преодоления морфофизиологического покоя семенам требуется холодовая стратификация, которую обеспечивает длительное нахождение под снегом в сочетании с низкими положительными температурами воздуха (от 0 до 5°C) в бесснежный период. На значительной части инвазионного ареала устанавливается устойчивый снежный покров на период два и более месяца. Все жизнеспособные семена прорастают в течение одного года, а учет виргинильных растений первого года жизни позволяет достаточно достоверно оценить репродуктивный коэффициент.

Кроме того, в работе Д.О. Логофета с соавторами [32] на примере монокарпического растения *Androsace alba* Steven, формирующего долговременный почвенный банк семян, показано, что включение стадии семян в матричную модель, в пределах реалистичных диапазонов параметров, не может принципиально изменить направление динамики популяции (рост или спад), рассчитанное по модели без семенного банка. Этот результат позволяет предположить, что выводы, полученные с помощью модели, описанной в настоящей работе, могут быть применимы и к тем популяциям *H. mantegazzianum*, у которых небольшая часть урожая семян (1–2%) сохраняет жизнеспособность на второй-третий год [33], вероятно, из-за климатических условий местообитаний.

Примененный нами подход позволил получить значения скорости роста популяции (λ_1), соответствующие эмпирическим наблюдениям. В моновидовых зарослях *H. mantegazzianum* плотность особей поддерживается примерно на одном уровне, и полученное нами значение $\lambda_1 = 1.097$ близко к теоретически ожидаемой величине 1, которая характерна для популяций со стабильной численностью. В условиях экспансии на незанятые территории (свободные от внутри- и межвидовой конкуренции) смертность растений первого года жизни значительно снижается и потенциальная скорость роста популяции резко возрастает ($\lambda_1 = 1.662$). Эти данные согласуются с ранее полученными оценками скорости увеличения площади популяций *H. mantegazzianum* на основе анализа временных серий спутниковых снимков и имитационного моделирования [34].

Таким образом, полученные результаты подтверждают гипотезу Н. Нербас с соавторами [16] о том, что при формировании травостоя с господством *H. mantegazzianum* локальная

популяция достигает предела емкости среды (максимально возможной плотности особей) и находится в состоянии гомеостаза. Если исследователь ставит цель оценить потенциальную скорость роста популяции инвазивного вида, то для калибровки проекционной матрицы необходимо использовать данные, собранные в период первоначального захвата растениями новых территорий.

Матричная модель, откалиброванная на начальном этапе вторжения, позволяет оценить период времени, необходимый для уничтожения зарослей инвазивных видов. Традиционно для выбора методов управления численностью популяций используют анализ чувствительности λ_1 к вариациям элементов проекционной матрицы популяции [13]. В ценопопуляциях *H. mantegazzianum*, находящихся в состоянии, близком к динамическому равновесию, наибольшее влияние на скорость роста популяции оказывает доля растений, переходящих из возрастного класса v_1 в класс v_2 . На втором месте по значимости оказываются коэффициенты перехода растений из классов $v_2, \dots, v_6$ в генеративное состояние g (матрица S_2). На начальном этапе расселения скорость роста популяции также заметно зависит от доли растений, переходящих из стадийно-возрастного класса v_1 в класс v_2 (матрица S_1).

Несмотря на то, что анализ чувствительности λ_1 позволил выявить критически важные для роста популяции стадийно-возрастные классы (v_1 и v_2), оказывать на них избирательное воздействие практически невозможно. На практике большая часть методов искоренения нежелательных зарослей *H. mantegazzianum* построена на неизбирательном воздействии на растения всех возрастных классов. Исключение составляет метод срезания соцветий.

Для сравнения разных методов уничтожения инвазивных борщевиков в классическое уравнение (2) было добавлено покомпонентное умножение вектора состояния на вектор, отражающий результаты воздействия на каждый из возрастных классов (уравнение (3)). Применение этого подхода позволило оценить различные сценарии воздействия на популяции *H. mantegazzianum* длительностью более одного года.

Несмотря на то, что существуют методы уничтожения зарослей *H. mantegazzianum* в течение одного вегетационного сезона, все они имеют существенные ограничения. Применение укрывных материалов экономически целесообразно только на небольших участках, площадью до нескольких

сотен квадратных метров [18]. Гербициды, способные проникать в растения не только через листья, но и через корневую систему и отличающиеся замедленной скоростью детоксикации в почве (например, производные сульфонилмочевин), разрешено использовать только вне населенных пунктов и на землях несельскохозяйственного назначения [19]. Промораживание и гибель почек возобновления растений *H. mantegazzianum* после уборки снежного покрова можно проводить только в регионах с подходящими климатическими условиями [35, 36].

Различия в эколого-физиологических свойствах особей *H. mantegazzianum* разных возрастных групп обеспечивают высокую устойчивость и возобновление численности популяций после повреждения растений [7, 22, 29]. Выживанию *H. mantegazzianum* способствуют нарушения технологии обработки растений. Например, использование гербицидов при неблагоприятных погодных условиях (дождь, сильный ветер), нарушение технологии приготовления рабочего раствора, внесение недостаточной дозы гербицида в ходе обработки (неотрегулированное распыление рабочего раствора, пропуск растений) [18].

Критерием эффективности ликвидации инвазионных борщевиков служит доля погибших растений. При заключении контрактов заказчики требуют гибели не менее 80% особей борщевика после двух обработок гербицидами, выполненных в течение одной вегетации (например, котировка № 08135000001250124311 Единой информационной системы в сфере закупок Российской Федерации), или гибели 100% особей после выполнения третьей обработки (например, котировка № 03071000033240000752).

Результаты наших исследований показывают, что полностью ликвидировать сформированные популяции *H. mantegazzianum* на больших участках (от нескольких гектар) в течение одной вегетации с помощью глифосат-содержащих гербицидов практически невозможно. Способность растений этого вида переходить в состояние летнего покоя [22] значительно усложняет уничтожение всех особей даже при самой тщательной обработке зарослей. Матричное моделирование показывает, что для полного уничтожения локальной популяции *H. mantegazzianum* за 3–4 года необходимо добиться ликвидации не менее 97–99% особей ежегодно. Теоретически достичь таких показателей можно, если качественно проводить обработку зарослей гербицидами этого типа не менее двух раз за вегетационный период.

Возможно, более оптимальным сценарием будет применение гербицидов для уничтожения только генеративных особей *H. mantegazzianum*. В этом случае длительность полной ликвидации заросли достигнет 8 лет, но при этом будет получен ряд преимуществ. Такой подход позволяет сэкономить денежные средства (с учетом фактора времени в стоимости денег), уменьшает потенциальный риск негативного воздействия гербицидов на окружающую среду, а также снижает требования к качеству обработки участков, занятых растениями *H. mantegazzianum*. Кроме того, значительно упрощается контроль за качеством обработки, так как следить нужно только за отсутствием на обработанном участке генеративных особей.

В условиях запрета использования пестицидов (ООПТ, водоохранные зоны, территории детских и медицинских организаций) на заросли *H. mantegazzianum* можно воздействовать путем подрезания почек возобновления, выкапывая растения

или срезая их соцветия. Выкапывание и/или срезание верхней части каудекса с почками возобновления гарантирует гибель *H. mantegazzianum*, однако является трудоемким процессом и рекомендовано для уничтожения лишь небольших зарослей, численностью до 200 особей [19].

Метод срезания соцветий характеризуется более строгими границами допустимых ошибок в обработке (пропуске генеративных растений). Результаты моделирования (рис. 3) показывают, что мероприятия по ежегодному срезанию соцветий на одних и тех же участках следует планировать на достаточно длительный срок — не менее 8 лет. В случае ежегодного выживания (пропуска при обработке) лишь 1% генеративных особей для полной ликвидации *H. mantegazzianum* потребуется 19 лет (рис. 3). Кроме того, данный метод также является трудоемким и без применения средств механизации применим только для борьбы с очень небольшими, локальными зарослями *H. mantegazzianum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dogra K.S., Sood S.K., Dobhal P.K., Sharma S. *Alien plant invasion and their impact on indigenous species diversity at global scale: A review*. J. Ecol. Nat. Environ. 2010;2(9):175–186.
2. Richardson D.M., Pyšek P., Carlton J.T. *A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology*. In: Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011:409–420.
3. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). Под ред. Дребудзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 668 с.
4. Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. *Alien versus native species as drivers of recent extinctions*. Front. Ecol. Environ. 2019;17(4):203–207. <https://doi.org/10.1002/fee.2020>
5. Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T.M. *Scientists' warning on invasive alien species*. Biol. Rev. 2020;95(6):1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
6. Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления. *Успехи соврем. биологии*. 2023. Т. 143. № 4. С. 393–402. <https://doi.org/10.31857/S0042132423040099>
7. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Eds Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. Wallingford; Cambridge: CABI, 2007. 324 p.
8. Шадрин Д.М., Далькэ И.В., Захожий И.Г. и др. Молекулярно-генетические исследования *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) Европейской части России. *Росс. журн. биол. инвазий*. 2024. Т. 17. № 2. С. 153–171. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-2-153-171>
9. Динамика ценопопуляций растений. Под ред. Серебряковой Т.И. М.: Наука, 1985. 205 с.
10. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений. *Изв. РАН. Сер. биол.* 2020. № 2. С. 144–152. <https://doi.org/10.31857/S0002332920020058>
11. Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, And Interpretation*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2001. 722 p.
12. Логофет Д.О., Уланова Н.Г. От мониторинга популяции к математической модели: новая парадигма популяционного исследования. *Журн. общ. биологии*. 2021. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/S0044459621040035>
13. Логофет Д.О., Уланова Н.Г. Матричные модели биологических популяций: практический курс. М.: МАКС Пресс, 2024. 147 с.

14. Hüls J. Populationsbiologische untersuchung von *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. in subpopulationen unterschiedlicher individuendichte. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades. Giessen: Justus-Liebig-Universität, 2005. 209 s.
15. Nehrbass N., Winkler E. *Is the Giant Hogweed still a threat? An individual-based modelling approach for local invasion dynamics of Heracleum mantegazzianum*. Ecol. Model. 2007;201(3–4):377–384. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.10.004>
16. Nehrbass N., Winkler E., Pergl J., Perglová I., Pyšek P. *Empirical and virtual investigation of the population dynamics of an alien plant under the constraints of local carrying capacity: Heracleum mantegazzianum in the Czech Republic*. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 2006;7(4):253–262. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.11.001>
17. 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 ценопопуляциях вида на Севере. *Экология*. 2023. № 3. С. 212–219. <https://doi.org/10.31857/S0367059723030022>
18. Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Методические рекомендации по борьбе с неконтролируемым распространением борщевика Сосновского. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2008. 28 с.
19. Ламан Н.А., Прохоров В.Н., Бабков А.В. и др. Методология и способы ограничения распространения и искоренения гигантских борщевиков. Минск: БелНИИТ «Транстехника», 2020. 52 с.
20. Эсенкулова О.В., Строт Т.А., Коробейникова О.В., Юшкова О.В. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского в Удмуртской Республике. Ижевск: ФГБОУ ВО Ижевская ГСХА, 2019. 27 с.
21. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского. Любница: Администрация Любницкого сельского поселения, 2025. 4 с. URL: https://lyubnickoe-r49.gosweb.gosuslugi.ru/dlya-zhiteley/novosti-i-reportazhi/novosti_372.html
22. Далькэ И.В., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Чадин И.Ф. Стратегия «биологического хеджирования ставок» в ценопопуляциях *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) на европейском северо-востоке России. *Журн. общ. биологии*. 2024. Т. 85. № 6. С. 460–473. <https://doi.org/10.31857/S0044459624060031>
23. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
24. Далькэ И.В., Маслова С.П., Захожий И.Г., Гольке Г.А., Смотрина Ю.А. Структура ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* и механизмы поддержания их устойчивости в условиях Севера. *Экология*. 2024. № 2. С. 86–96. <http://dx.doi.org/10.31857/S0367059724020025>
25. Кудинов М.М., Касач А.А., Чекалинская И.И., Черник В.В., Чурилов А.К. Интродукция борщевиков в Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1980. 200 с.
26. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки*. 1975. № 2. С. 7–34.
27. Caswell H., Vries C., Hartemink N., Roth G., Daalen S.F. *Age × stage-classified demographic analysis: a comprehensive approach*. Ecol. Monogr. 2018;88(4):560–584. <https://doi.org/10.1002/ecm.1306>
28. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: ДиК, Дрофа, 1997. 116 с.
29. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G., et al. *Traits of Heracleum sosnowskyi plants in monostand on invaded area*. PLoS One. 2015;10(11):e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
30. Stott I., Hodgson D., Townley S. popdemo: Demographic Modelling Using Projection Matrices. 2025. 112 p. URL: <https://cran.r-project.org/package=popdemo>
31. Chadin I., Dalke I., Zakhozhiy I., Smotrina Y., Mikhailov V. *Supplementary materials for the manuscript “Eradicating invasive Heracleum mantegazzianum (Apiaceae) populations: which strategy is most effective?”* Zenodo. 2026. <https://doi.org/10.5281/zenodo.17434891>
32. Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G. *Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bound*. Ecol. Model. 2020;438:109284. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
33. Moravcová L., Pyšek P., Krinke L., et al. *Long-term survival in soil of seed of the invasive herbaceous plant Heracleum mantegazzianum*. Preslia. 2018;90:225–234. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.225>
34. Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Моделирование скорости увеличения площади ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier. *Росс. журн. биол. инвазий*. 2023. № 3. С. 30–47. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-30-47>
35. Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В. Оценка морозостойкости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) после удаления снежного покрова в ранневесенний период. *Росс. журн. биол. инвазий*. 2018. № 4. С. 105–116.
36. Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В. и др. Морозоустойчивость борщевика Сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов. *Росс. журн. биол. инвазий*. 2019. № 4. С. 12–26.

REFERENCES

1. Dogra K.S., Sood S.K., Dobhal P.K., Sharma S. Alien plant invasion and their impact on indigenous species diversity at global scale: A review. *J. Ecol. Nat. Environ.* 2010;2(9):175–186.
2. Richardson D.M., Pyšek P., Carlton J.T. A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011:409–420.
3. The most dangerous invasive species in Russia (TOP-100). Eds Dgebuadze Yu.Yu., Petrosyan V.G., Khlyap L.A. Moscow: KMK Scientific Press, 2018. 668 p. (In Russ.)
4. Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. Alien versus native species as drivers of recent extinctions. *Front. Ecol. Environ.* 2019;17(4):203–207. <https://doi.org/10.1002/fee.2020>
5. Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T.M. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol. Rev.* 2020;95(6):1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brev.12627>
6. Senator S.A., Vinogradova Y.K. Invasive plants of Russia: Inventory results, distribution features and management issues. *Uspekhi sovremennoj biologii*. 2023;143(4):393–402. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0042132423040099>
7. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Eds Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. Wallingford; Cambridge: CABI, 2007. 324 p.
8. Shadrin D.M., Dalke I.V., Zakhozhiy I.G., et al. Molecular and genetic studies of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) of the European part of Russia. *Russ. J. Biol. Invasions*. 2024;17(2):153–171. (In Russ.) <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-2-153-171>
9. Dynamics of plant cenopopulations. Ed. Serebryakova T.I. Moscow: Nauka, 1985. 205 p. (In Russ.)
10. Osmanova G.O., Zhivotovsky L.A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Biol. Bull.* 2020;47(2):141–148.
11. Caswell H. Matrix Population Models: Construction, Analysis, And Interpretation. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2001. 722 p.
12. Logofet D.O., Ulanova N.G. From population monitoring to a mathematical model: A new paradigm of population research. *Biol. Bull. Rev.* 2022;12(3):279–303. <https://doi.org/10.1134/S2079086422030057>
13. Logofet D.O., Ulanova N.G. Matrix Models in Population Biology: Manual. Moscow: MAKSS Press, 2024. 148 p. (In Russ.)
14. Hüls J. Populationsbiologische untersuchung von *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. in subpopulationen unterschiedlicher individuendichte. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades. Giessen: Justus-Liebig-Universität, 2005. 209 s.
15. Nehrbass N., Winkler E. Is the Giant Hogweed still a threat? An individual-based modelling approach for local invasion dynamics of *Heracleum mantegazzianum*. *Ecol. Model.* 2007;201(3–4):377–384. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.10.004>
16. Nehrbass N., Winkler E., Pergl J., Perglová I., Pyšek P. Empirical and virtual investigation of the population dynamics of an alien plant under the constraints of local carrying capacity: *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2006;7(4):253–262. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.11.001>
17. Dalke I.V., Maslova S.P., Plyusnina S.N., Zraychenko E.S., Bobrov Y.A. A new method for determining the calendar age of plants of *Heracleum sosnowskyi* and evaluation based on the age composition in cenopopulations of the species in the north. *Russ. J. Ecol.* 2023;54(3):221–228.
18. Dalke I.V., Chadin I.F. Guidelines for Controlling the Uncontrolled Spread of Sosnowsky's Hogweed. Syktyvkar: IB Komi SC UB RAS, 2008. 28 p. (In Russ.)
19. Laman N.A., Prokhorov V.N., Babkov A.V., et al. Methodology and Measures for Controlling and Eradicating Giant Hogweeds. Minsk: BelNIIT «Transtekhnika», 2020. 52 p. (In Russ.)
20. Esenkulova O.V., Strot T.A., Korobeynikova O.V., Yushkova O.V. Methodological recommendations for the control of Sosnowsky's hogweed in the Udmurt Republic. Izhevsk: Izhevsk State Agricultural Academy, 2019. 27 p. (In Russ.)
21. Guidelines for controlling Sosnowsky's hogweed. Lyubnitsa: Lyubnitskoye rural settlement administration, 2025. 4 p. (In Russ.) URL: https://lyubnickoe-r49.gosweb.gosuslugi.ru/dlya-zhiteley/novosti-i-reportazhi/novosti_372.html
22. Dalke I.V., Malyshev R.V., Zakhozhiy I.G., Chadin I.F. Bet-hedging strategies in *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) populations in European Northeast Russia. *Zhurnal obshchey biologii*. 2024;85(6):460–473. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044459624060031>
23. Satsyperova I.F. Hogweeds of the USSR Flora – New Fodder Plants. Leningrad: Nauka, 1984. 223 p. (In Russ.)

24. Dalke I.V., Maslova S.P., Zakhozhiy I.G., Golke G.A., Smotrina Y.A. Structure of cenopopulations of *Heracleum sosnowskyi* and mechanisms for maintaining their stability in north conditions. *Ecologiya*. 2024;2:86–96. (In Russ.) <http://dx.doi.org/10.31857/S0367059724020025>
25. Kudinov M.M., Kasach A.A., Chekalinskaya I.I., Chernik V.V., Churilov A.K. Introduction into cultivation of hogweed in Belarus. Minsk: Nauka i tekhnika, 1980. 200 p. (In Russ.)
26. Uranov A.A. The age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energetic wave processes. *Nauchnye doklady vysshej shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975;2:7–34. (In Russ.)
27. Caswell H., Vries C., Hartemink N., Roth G., Daalen S.F. Age $\times$ stage-classified demographic analysis: a comprehensive approach. *Ecol. Monogr.* 2018;88(4):560–584. <https://doi.org/10.1002/ecm.1306>
28. Atlas of the Komi Republic on Climate and Hydrology. Moscow: DiK, Drofa, 1997. 116 p. (In Russ.)
29. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G., et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area. *PLoS One*. 2015;10(11):e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
30. Stott I., Hodgson D., Townley S. popdemo: Demographic Modelling Using Projection Matrices. 2025. 112 p. URL: <https://cran.r-project.org/package=popdemo>
31. Chadin I., Dalke I., Zakhozhiy I., Smotrina Y., Mikhailov V. Supplementary materials for the manuscript “Eradicating invasive *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) populations: which strategy is most effective?” *Zenodo*. 2026. <https://doi.org/10.5281/zenodo.17434891>
32. Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bound. *Ecol. Model.* 2020;438:109284. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
33. Moravcová L., Pyšek P., Krinke L., et al. Long-term survival in soil of seed of the invasive herbaceous plant *Heracleum mantegazzianum*. *Preslia*. 2018;90:225–234. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.225>
34. Dalke I.V., Chadin I.F. Modelling of *Heracleum sosnowskyi* Manden. and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier population area increase rate. *Russ. J. Biol. Invasions*. 2023;14(4):509–522.
35. Chadin I.F., Dalke I.V., Malyshev R.V. Evaluation of *Heracleum sosnowskyi* frost resistance after snow cover removal in early spring. *Russ. J. Biol. Invasions*. 2019;10(1):83–91.
36. Dalke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., et al. Laboratory and field assessment of the frost resistance of Sosnowsky’s hogweed. *Russ. J. Biol. Invasions*. 2020;11(1):9–20.

Сведения об авторах

Authors Information

Иван Федорович Чадин — к.б.н., директор Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Российская Федерация,
E-mail: chadin@ib.komisc.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6299-2285>

Ivan F. Chadin — PhD in Biology, Director of the Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation,
E-mail: chadin@ib.komisc.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6299-2285>

Игорь Владимирович Далькэ — к.б.н., заведующий лабораторией экологической физиологии растений Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Российская Федерация,
E-mail: dalke@ib.komisc.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5711-9916>

Igor V. Dalke — PhD in Biology, Head of the Laboratory of Plant Ecological Physiology, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation,
E-mail: dalke@ib.komisc.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5711-9916>

Илья Григорьевич Захожий — к.б.н., н.с. лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Российская Федерация,
E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0918-745X>

Ilya G. Zakhozhiy — PhD in Biology, Researcher at the Laboratory of Plant Ecological Physiology, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation,
E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0918-745X>

Юлия Алексеевна Смотрина — аспирант, Сыктывкар- Yulia A. Smotrina — Postgraduate Student, Institute of Natu-
 ский государственный университет им. П. Сорокина, ral Sciences, Syktyvkar State University named after P. So-
 Институт естественных наук, Сыктывкар, Российская rokin, Syktyvkar, Russian Federation,
 Федерация, E-mail: smotrina-juliya@yandex.ru
 E-mail: smotrina-juliya@yandex.ru https://orcid.org/0000-0003-4682-7794
 https://orcid.org/0000-0003-4682-7794

Владислав Павлович Михайлов — студент, Сыктывкар- Vladislav P. Mikhailov — Student, Institute of Natural Sci-
 ский государственный университет им. П. Сорокина, ences, Syktyvkar State University named after P. Sorokin,
 Институт естественных наук, Сыктывкар, Российская Syktyvkar, Russian Federation,
 Федерация, E-mail: borseviki@yandex.ru
 E-mail: borseviki@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.04.2026
 После доработки 05.06.2026
 Принята к публикации 14.08.2026

Received April 1, 2026
 Revised June 5, 2026
 Accepted August 14, 2026