

УДК 581.5

## СТРАТЕГИЯ “БИОЛОГИЧЕСКОГО ХЕДЖИРОВАНИЯ СТАВОК” В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER (ARIACEAE) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2024 г. И. В. Далькэ\*, Р. В. Малышев, И. Г. Захожий, И. Ф. Чадин

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН  
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

\*E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 23.04.2024 г.

После доработки 23.10.2024 г.

Принята в печать 27.11.2024 г.

На основе концепции “биологического хеджирования ставок” описаны механизмы поддержания численности и возрастного спектра ценопопуляций *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier в отсутствие у данного вида долговременного почвенного семенного банка. Исследована динамика пополнения и расходования почвенного банка мерикарпиев (“семян”) *H. mantegazzianum*, численность проростков и ювенильных особей в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми. Для ценопопуляций *H. mantegazzianum* характерно накопление значительного количества пустых семенных оболочек в почве, медианная численность жизнеспособных семян при этом не превышает 2000 шт./м<sup>2</sup>. Длительный период естественной стратификации (до 180 дней) обеспечивает созревание и быстрое прорастание весной практически всех семян урожая предыдущего года. Из этого следует, что в природно-климатических условиях района проведения работ растения *H. mantegazzianum* формируют временный банк семян. Численность ювенильных особей *H. mantegazzianum* остается относительно стабильной (около 200 шт./м<sup>2</sup>) благодаря регулярному поступлению семян, быстрому весеннему развитию проростков, а также за счет особей, оставшихся на второй год жизни в ювенильном онтогенетическом состоянии. Использование светового ресурса весеннего и осеннего периодов и возможность перехода в состояние вынужденного покоя летом способствуют выживанию и поддержанию численности ювенильных особей в условиях сильной внутривидовой конкуренции. Для *H. mantegazzianum* стратегия “хеджирования ставок” реализуется за счет перехода к репродукции крайне малой (менее 0.01%) части особей от общего числа особей в ценопопуляции, банка подземных почек возобновления и способности ювенильных особей переходить в состояние вынужденного покоя.

DOI: 10.31857/S0044459624060031, EDN: TQOTXE

Концепция “биологического хеджирования ставок” основана на проведении параллели между стратегиями снижения риска игроков на финансовом рынке и стратегиями уменьшения риска гибели популяций биологических видов в череде поколений (Evans, Dennehy, 2005; Childs et al., 2010; Starrfelt, Kokko, 2012; Крылов и др., 2020).

Классическим примером “биологического хеджирования ставок” является формирование растением банка семян (Evans, Dennehy, 2005; Childs et al., 2010). Способность к формированию долгосрочного постоянного (persistent) банка семян считается одним из значимых признаков устойчивости инвазионных видов растений (Gioria et al.,

2021). В то же время некоторые широко распространенные инвайдеры формируют краткосрочный постоянный (short-term persistent) или временный (transient) банк семян (в терминах Томпсона; Thompson et al., 1997). К таким видам относят гигантские борщевики *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier и *H. sosnowskyi* Manden., которые в настоящее время распространились на значительной части Европейского континента (Рыšek et al., 2007; Далькэ, Чадин, 2023).

Результаты недавних молекулярно-генетических исследований (Шадрин и др., 2024) указывают на филогенетическое единство гигантских инвазионных борщевиков (традиционно

называемых *H. sosnowskyi*), интродуцированных на севере европейской части России, с растениями *H. mantegazzianum*, собранными в нативной части ареала (Западный Кавказ). Опираясь на результаты этой работы, мы применяем для изученных нами растений гигантского инвазионного борщевика название *H. mantegazzianum*, а название *H. sosnowskyi* рассматриваем как его синоним.

В связи с исключительно генеративным способом размножения *H. mantegazzianum* неоднократно изучались репродуктивные показатели вида, способы расселения и стратификации “семян”, сезонная динамика численности и всхожесть “семян” почвенного и воздушного банков. Термин “семена” здесь и далее применяется условно. Плод представителей семейства зонтичные — вислоплодник. У борщевиков плод при созревании распадается на два мерикарпия, каждый из которых содержит одно семя (Тихомиров, 1958; Сацыперова, 1984; Ткаченко, 2020).

В условиях вторичного ареала растения демонстрируют высокую потенциальную семенную продуктивность — до 10–20 тыс. мерикарпиев на одну генеративную особь. Основная часть семян осыпается на почву осенью и поступает в почвенный банк, а небольшая часть может оставаться на соцветиях в составе воздушного банка. В почвенном банке семена располагаются преимущественно в верхнем слое почвы (0–5 см), их плотность в ценопопуляциях заметно варьирует (Скупченко, 1989; Ryšek et al., 2007; Dalke et al., 2015; Ткаченко, 2020).

Большая часть семян *H. mantegazzianum* (76–98%) прорастает весной, в середине вегетационного периода жизнеспособные семена в почве практически отсутствуют (Moravcová et al., 2006). В длительных полевых опытах было установлено, что максимальная продолжительность обнаружения жизнеспособных мерикарпиев в почве не превышала семи лет. При этом только 8.8% помещенных в почву семян сохраняли всхожесть в течение одного года, 2.1% — двух лет, 1.2% — трех лет, 0.4% — пяти лет и 0.1% — семи лет (Moravcová et al., 2018).

В литературе неоднократно описано стремительное восстановление в летний период численности ювенильных растений после уничтожения прегенеративных и генеративных особей *H. mantegazzianum* (Далькэ, Чадин, 2010; Jodaugienė et al., 2018; Чадин, 2020). Отрастание надземной части растений *H. sosnowskyi* из покоящихся каудексов после усыхания листового аппарата генеративных особей, скашивания

растений или применения гербицидов упоминается в работе Н.Н. Панасенко (2017).

Сведения о быстром истощении банка семян *H. mantegazzianum* и о его способности быстро восстанавливать численность ценопопуляций противоречат друг другу. Это несоответствие может быть объяснено либо методическими просчетами при изучении динамики запасов мерикарпиев, либо недооценкой роли растений разных возрастных групп (или “фенотипических классов”, по: Крылов и др., 2020) в восстановлении ценопопуляции после гибели (повреждений) значительного числа особей.

Целью работы было изучение сезонных изменений банка семян, численности проростков и ювенильных растений и выявление их роли в реализации демографического потенциала и сохранении структурной организации самоподдерживающихся ценопопуляций *H. mantegazzianum*.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Объект исследования.** *Heracleum mantegazzianum* — многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом, геофит. Зонтики многочисленные, 5–7 шт.; центральный зонтик самый крупный. Как было указано выше, семена борщевиков находятся внутри мерикарпиев. Каждый плод (тип плода — вислоплодник) состоит из двух мерикарпиев. Доразвитие зародыша семян и выход из состояния покоя происходят в течение нескольких месяцев при температурах +2...+5°C (период стратификации). Для семян характерен надземный тип прорастания, полевая всхожесть составляет 20–70% (Тихомиров, 1958; Сацыперова, 1984; Ткаченко, 2020).

Большой жизненный цикл (Уранов, 1975) *H. mantegazzianum* можно разделить на следующие возрастные состояния (Кудинов и др., 1980; Сацыперова, 1984; Панасенко, 2017): семена (*se*); проростки (*p*) — однопобеговые особи с двумя продолговатыми семядолями и/или одним простым округлым листом; ювенильные (*j*) — особи с 1–2 (3) тройчато-лопастными листьями; иматурные (*im*) — особи с отдельными листьями; виргинильные (*v*) — особи с тройчато-сложными или непарноперистосложными листьями; генеративные (*g*) — особи со строением листа как у виргинильных особей, отличающиеся формированием репродуктивного побега. В условиях Республики Коми, вне обрабатываемых

посевов, прегенеративный период у растений *H. mantegazzianum* длится не менее двух лет и может продолжаться до шести лет (Далькэ и др., 2023). После плодоношения генеративные особи *H. mantegazzianum* отмирают в тот же год.

**Район исследований и отбор образцов.** Сбор данных проводили на территории МО ГО “Сыктывкар” (Республика Коми, Россия). Климат умеренно-континентальный, без сухого сезона, с холодным летом. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) +17°C, самого холодного (января) –16°C. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Появление снежного покрова наблюдается в середине октября, устойчивый снежный покров формируется в первой декаде ноября, сход снежного покрова отмечается в конце апреля – начале мая. Переход средней суточной температуры через 0°C весной происходит во второй декаде апреля, осенью – в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней (Атлас Республики Коми..., 1997).

Изученные ценопопуляции (ЦП) растений *H. mantegazzianum* были локализованы на выведенных из использования сельскохозяйственных угодьях. Географические координаты участков: ЦП 1 (61.638128° с.ш., 50.832044° в.д.), ЦП 2 (61.607331° с.ш., 50.735631° в.д.), ЦП 3 (61.702083° с.ш., 50.818800° в.д.), ЦП 4 (61.645695° с.ш., 50.731816° в.д.). Участки проведения работ не подвергались мероприятиям, направленным на борьбу с сорной растительностью, растения *H. mantegazzianum* произрастали на выбранных участках более 10 лет.

Фенологические наблюдения за ЦП *H. mantegazzianum* осуществляли в 2021–2023 гг. (<http://proborshevnik.ru/fenologiya-2020>).

Количественную оценку численности семян почвенного банка и растений первого года жизни проводили на основе полевых наблюдений. Для отбора семян и растений использовали почвенный пробоотборник с внутренним диаметром 10.5 см и высотой 3.5 см. Сбор образцов проводили три раза в год: в начале вегетации *H. mantegazzianum* (апрель–май), во время цветения и плодоношения (июнь–август) и после опадения семян нового урожая на почву (сентябрь–октябрь) в период с 2021 по 2023 г. Биологическая повторность при каждом отборе проб для каждой ЦП составляла 10–30 образцов, всего собрали 771 пробу. В каждой пробе подсчитывали количество семян (*se*), проростков (*p*), ювенильных растений (*j*).

Семена из почвенных проб изучали под микроскопом (МБС-10, Россия) для выявления пустых оболочек (*se*<sup>0</sup>), жизнеспособных семян с целым зародышем (*se*<sup>+</sup>) и мертвых семян с поврежденным зародышем (*se*<sup>–</sup>). Пустые и поврежденные семена были хорошо различимы по цвету и плотности, которую оценивали при надавливании иглой.

Оценку количества семян в воздушном банке (не опавшие с зонтиков на момент проведения наблюдений семена) проводили в марте 2022 г. Для сбора проб воздушного банка семян закладывали трансекту через центр ЦП. На трансекте через каждые 5–10 м закладывали пробные площадки со сторонами 1.5 м (всего 49 площадок). На каждой площадке собирали все семена, которые остались в соцветиях.

Прорастание семян *H. mantegazzianum* изучали в лабораторных условиях. Семена, осыпавшиеся осенью на почву (почвенный банк) и оставшиеся в соцветиях (воздушный банк), собирали зимой и весной до наступления вегетационного периода. Пробы семян промывали водой, затем помещали в контейнеры и закрывали влажной тканью. Половину семян каждого сбора проращивали при температуре 25°C для оценки степени развития зародыша и способности к немедленному прорастанию. Остальную часть семян экспонировали при температуре 5°C для определения всхожести в условиях холодовой стратификации. Регулярно подсчитывали количество наклюнувшихся семян в пробах. Для оценки степени развития зародыша случайно выбранные семена препарировали под микроскопом, локализовали зародыш, определяли длину семени и зародыша, вычисляли соотношение этих показателей.

Поступление фотосинтетической активной радиации (ФАР) к растениям *H. mantegazzianum* в полевых условиях определяли в 2021 и 2022 гг. с помощью квантовых датчиков Li-190SA (Licor, США). Измерения проводили в ясные дни в промежутке времени от 12:00 до 14:00. Датчики располагали на высоте 250 см над поверхностью почвы для измерения интенсивности ФАР, поступающей к ЦП, и на высоте 10–15 см для оценки светового потока, проникающего в приземную часть развитой ЦП.

Температуру поверхности почвы определяли с помощью автономных регистраторов температуры ТР-1 (ООО “Инженерные технологии”, Россия) с частотой записи данных 180 мин.

Сумму активных температур > 5°C (САТ5) рассчитывали, исходя из сведений о среднесуточной

температуре воздуха на основании архива данных метеостанции г. Сыктывкара (индекс ВМО 23804), размещенного на ресурсе “Расписание Погоды” (<https://rp5.ru>).

Для статистической обработки выборок использовали среднее значение и медиану. Применение конкретной меры оценки центральной тенденции выборок описано в тексте, на рисунках, в таблице. Для средних величин после знака “ $\pm$ ” указано стандартное отклонение, для медиан после знака “ $\pm$ ” приведено медианное абсолютное отклонение. Расчеты проводили в среде R (<https://www.R-project.org/>), для оценки медианного абсолютного отклонения не использовали фактор масштабирования (1.4826).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Сезонное развитие растений.** Регулярные фенологические наблюдения за ЦП *H. mantegazzianum* показали, что основная часть семян осыпалась из соцветий в сентябре. Во второй половине октября опавшие на почву семена укрывал снежный покров, что обеспечивало благоприятные условия для внутрисеменного доразвития зародыша (холодовой стратификации) (рис. 1).

В осенне-зимний и частично весенний период (в среднем  $181 \pm 3$  дня) температура поверхностного (0–5 см) слоя почвы составляла от  $-0.3$  до  $5.8^\circ\text{C}$ . Появление всходов и начало отрастания растений *H. mantegazzianum* отмечали в середине апреля – начале мая после схода снежного покрова и прогрева поверхности почвы выше  $5^\circ\text{C}$ . Нередко листья проростков, ювенильных и имматурных растений *H. mantegazzianum* полностью закрывали поверхность почвы. Позже разворачивались розеточные

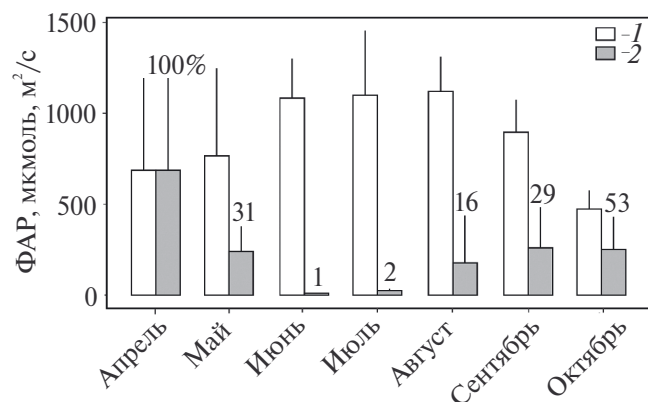
листья виргинильных и генеративных особей. В середине июня генеративные особи бутонизировали, а в первой декаде июля приступали к цветению. Во второй декаде августа отмирали прикорневые и стеблевые листья генеративных особей, началось опадение семян нового урожая. В этот период накопленная сумма среднесуточных температур воздуха более  $5^\circ\text{C}$  (САТ5) составила в среднем  $1677 \pm 74^\circ\text{C}$ . Продолжительность периода вегетации *H. mantegazzianum* была в среднем  $185 \pm 5$  дней, а теплообеспеченность территории суммой активных температур составила  $2269 \pm 42^\circ\text{C}$  (рис. 1).

В течение года заметно изменялось поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР) в приземный слой (рис. 2). Весной (апрель–май) проростки и ювенильные особи получали от 30 до 100% от общего притока ФАР. С развитием ассимиляционных органов виргинильных и генеративных растений (июнь–июль) относительное световое довольствие ювенильных растений в приземном слое сокращалось до 1–2%. После отмирания листовой поверхности генеративных особей *H. mantegazzianum* (август–октябрь) освещение на уровне размещения листьев ювенильных особей возрастало до 53% от поступающей ФАР (рис. 2).

**Численность семян, плотность проростков и ювенильных особей в ценопопуляциях.** Осенью (сентябрь–октябрь) после опадения семян нового урожая во всех почвенных пробах 80–90% семенного материала было представлено пустыми оболочками семян ( $se^0$ ). Медианное значение численности  $se^0$  в этот период составило 3974 шт./м<sup>2</sup> (максимум 20733 шт./м<sup>2</sup>). На долю жизнеспособных семян приходилось

| Показатели                              | Ноябрь | Декабрь–<br>Февраль | Март | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь |
|-----------------------------------------|--------|---------------------|------|--------|-----|------|------|--------|----------|---------|
| Фенофазы                                | 1      |                     |      | 2      |     | 3    | 4    | 5      | 6        | 1       |
| Длительность фенофаз, дни               | 181    |                     |      | 57     |     | 14   | 19   | 31     | 63       |         |
| Накопление САТ5, °C                     |        |                     |      | 576    |     | 784  | 1118 | 1677   | 2269     |         |
| Температура почвы на глубине 0–5 см, °C | 2.0    | –0.3                | –0.2 | 1.0    | 9.1 | 13.0 | 16.3 | 15.8   | 8.8      | 5.8     |

**Рис. 1.** Фенологический спектр *H. mantegazzianum* в самоподдерживающихся ценопопуляциях, теплообеспеченность территории суммой активных температур выше  $5^\circ\text{C}$  (САТ5) и температура почвы. Обозначения: 1 – покой и стратификация семян, зимний покой растений; 2 – прорастание семян, развитие прикорневых листьев растений; 3 – бутонизация; 4 – цветение; 5 – плодоношение; 6 – осыпание семян, отмирание надземной части растений. Фенофазы 3–6 относятся только к растениям, находящимся в генеративном возрастном состоянии.



**Рис. 2.** Сезонная динамика поступления фотосинтетически активной радиации (ФАР) к растениям *H. mantegazzianum*. 1 – интенсивность ФАР на высоте 250 см над поверхностью почвы, 2 – интенсивность ФАР на высоте 10–15 см над поверхностью почвы. Приведено среднее значение со стандартным отклонением, цифрами (%) указана доля светового потока, проникающего в приземный слой, от общего поступления ФАР.

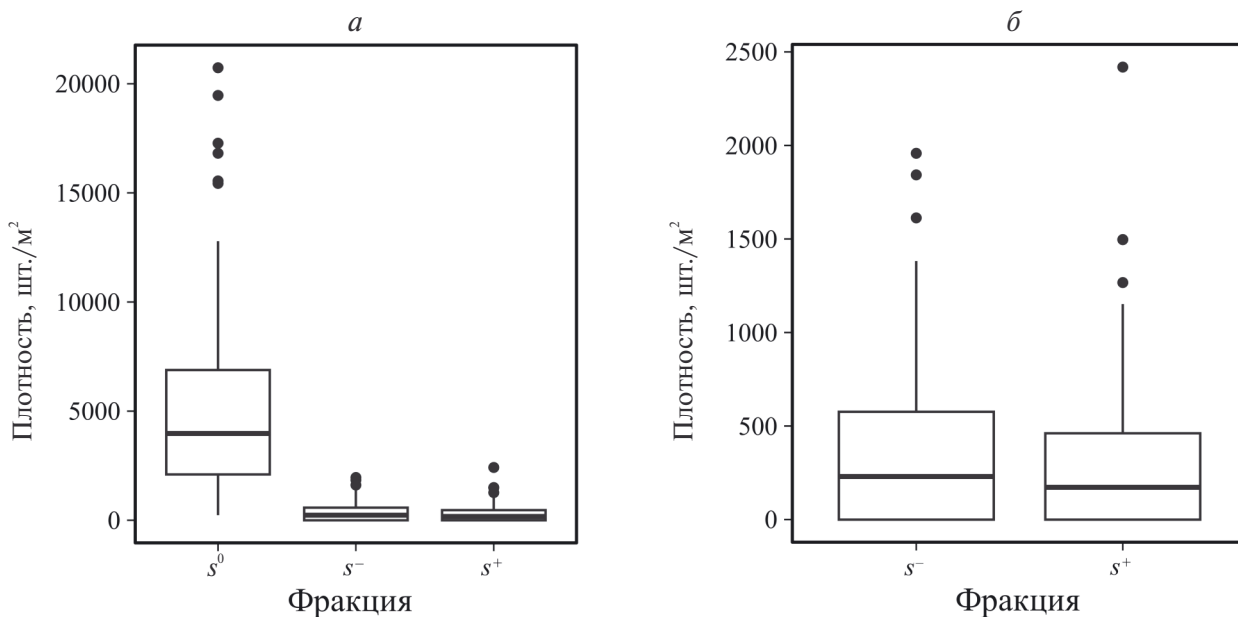
около 5–10% (медиана 173 шт./м<sup>2</sup>, максимум 2419 шт./м<sup>2</sup>) (рис. 3).

Ежегодно часть семян оставалась на зонтиках в течение всего осенне-зимнего периода. В марте медианное значение численности воздушного банка семян *H. mantegazzianum* составило 55 шт./м<sup>2</sup> (среднее:  $138 \pm 264$  шт./м<sup>2</sup>), 27% из них были жизнеспособны ( $se^+$ ).

Данные о динамике численности семян, проростков и ювенильных особей *H. mantegazzianum* представлены в табл. 1. В связи с быстрым переходом стратифицированных семян в состояние проростков проводили учет суммы живых семян и проростков ( $se^+ + p$ ). Во всех случаях плотность ( $se^+$ ), ( $p$ ) и ( $se^+ + p$ ) характеризовалась высокой изменчивостью с коэффициентом вариации более 100% (табл. 1).

Медианное значение суммы  $se^+$  и  $p$  для всех ценопопуляций (ЦП 1–4) в начале вегетации заметно варьировало по годам – от 230 до 1382 шт./м<sup>2</sup>. Летом отмечено полное отсутствие проростков, однако в отдельных ЦП обнаруживали небольшое количество жизнеспособных семян (табл. 1, рис. 4а). Осенью за счет поступления семян нового урожая медианная плотность почвенного фонда  $se^+$  составляла в разные годы от 230 до 1267 шт./м<sup>2</sup> (табл. 1).

Обобщение результатов наблюдений за ЦП *H. mantegazzianum* в течение годового цикла показало, что весной медианная плотность фонда жизнеспособных семян и проростков снижалась на 25%, а к середине вегетации их фонд расходовался практически полностью (рис. 4а). Плотность ювенильных особей оставалась относительно стабильной в течение всего года. К осени медианная численность ювенильных растений равнялась 230 шт./м<sup>2</sup> (рис. 4б). После

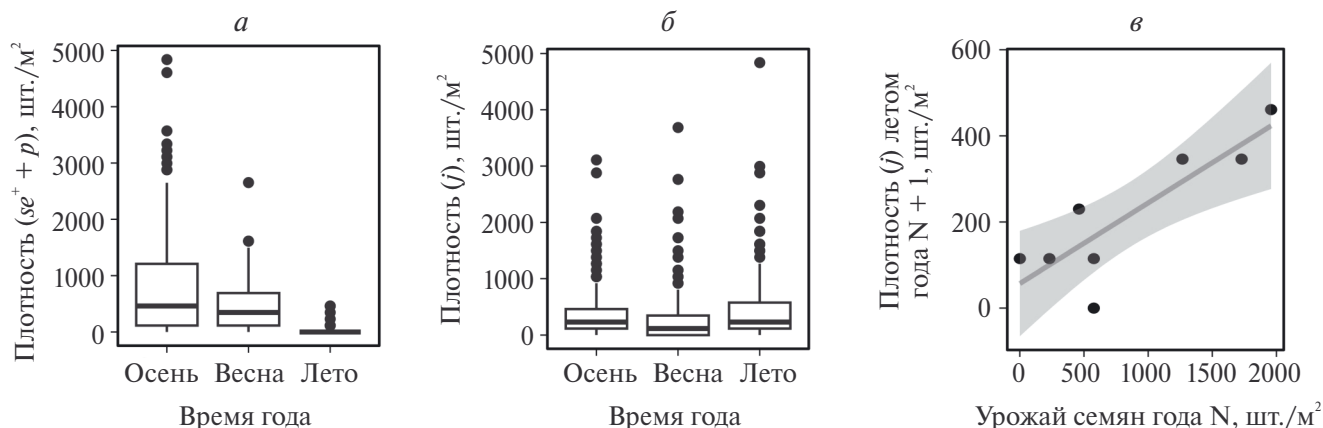


**Рис. 3.** Состав почвенного банка семян в ценопопуляциях *H. mantegazzianum* в осенний период: а – плотность пустых оболочек семян ( $se^0$ ) и семян, б – плотность мертвых ( $se^-$ ) и жизнеспособных ( $se^+$ ) семян. Представлены объединенные данные для всех ценопопуляций за 2021–2023 гг.

Таблица 1. Сезонная динамика численности жизнеспособных семян ( $se^+$ ), проростков ( $p$ ) и ювенильных особей ( $j$ ) *Heracleum mantegazzianum*, шт./м<sup>2</sup>

| ЦП       | Апрель—Май |             |             |            | Июнь—Август |       |            |            | Сентябрь—Октябрь |       |            |           |  |  |  |  |
|----------|------------|-------------|-------------|------------|-------------|-------|------------|------------|------------------|-------|------------|-----------|--|--|--|--|
|          | 2021 год   |             |             |            |             |       |            |            | 2022 год         |       |            |           |  |  |  |  |
|          | $se^+$     | $p$         | $se^+ + p$  | $j$        | $se^+$      | $p$   | $se^+ + p$ | $j$        | $se^+$           | $p$   | $se^+ + p$ | $j$       |  |  |  |  |
| 1        | 242 ± 69   | 1613 ± 460  | 1906 ± 466  | 461 ± 345  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 1152 ± 461 | 0 ± 0            | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 806 ± 576 |  |  |  |  |
| 2        | 576 ± 230  | 1267 ± 576  | 2073 ± 922  | 0 ± 0      | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 230 ± 116  | 519 ± 287        | 0 ± 0 | 576 ± 287  | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| 3        | 115 ± 115  | 0 ± 0       | 115 ± 115   | 346 ± 116  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 0 ± 0      | 173 ± 57         | 0 ± 0 | 230 ± 116  | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| 4        | 173 ± 57   | 1728 ± 173  | 1901 ± 115  | 1901 ± 633 | 115 ± 115   | 0 ± 0 | 115 ± 115  | 1152 ± 461 | 576 ± 461        | 0 ± 0 | 576 ± 461  | 461 ± 461 |  |  |  |  |
| ЦП 1—4   | 242 ± 138  | 1037 ± 1036 | 1382 ± 1036 | 230 ± 230  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 519 ± 403  | 173 ± 173        | 0 ± 0 | 230 ± 230  | 230 ± 230 |  |  |  |  |
| 2022 год |            |             |             |            |             |       |            |            |                  |       |            |           |  |  |  |  |
|          | $se^+$     | $p$         | $se^+ + p$  | $j$        | $se^+$      | $p$   | $se^+ + p$ | $j$        | $se^+$           | $p$   | $se^+ + p$ | $j$       |  |  |  |  |
| 1        | 0 ± 0      | 230 ± 230   | 230 ± 230   | 230 ± 115  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 115 ± 115  | 461 ± 231        | 0 ± 0 | 461 ± 231  | 288 ± 173 |  |  |  |  |
| 2        | 0 ± 0      | 230 ± 173   | 346 ± 231   | 115 ± 115  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 0 ± 0      | 1728 ± 807       | 0 ± 0 | 1728 ± 807 | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| 3        | 0 ± 0      | 56 ± 57     | 115 ± 115   | 230 ± 57   | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 115 ± 115  | 1267 ± 633       | 0 ± 0 | 1267 ± 633 | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| 4        | 0 ± 0      | 404 ± 57    | 461 ± 0     | 0 ± 0      | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 115 ± 115  | 1958 ± 806       | 0 ± 0 | 1958 ± 806 | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| ЦП 1—4   | 0 ± 0      | 230 ± 230   | 230 ± 230   | 115 ± 115  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 115 ± 115  | 1267 ± 806       | 0 ± 0 | 1267 ± 806 | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| 2023 год |            |             |             |            |             |       |            |            |                  |       |            |           |  |  |  |  |
|          | $se^+$     | $p$         | $se^+ + p$  | $j$        | $se^+$      | $p$   | $se^+ + p$ | $j$        | $se^+$           | $p$   | $se^+ + p$ | $j$       |  |  |  |  |
| 1        | 0 ± 0      | 691 ± 403   | 691 ± 403   | 115 ± 115  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 230 ± 115  | 346 ± 231        | 0 ± 0 | 346 ± 231  | 346 ± 116 |  |  |  |  |
| 2        | 0 ± 0      | 519 ± 287   | 519 ± 287   | 0 ± 0      | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 346 ± 173  | 1497 ± 576       | 0 ± 0 | 1497 ± 576 | 230 ± 116 |  |  |  |  |
| 3        | 0 ± 0      | 230 ± 173   | 230 ± 173   | 173 ± 173  | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 346 ± 230  | 115 ± 115        | 0 ± 0 | 115 ± 115  | 115 ± 115 |  |  |  |  |
| 4        | 0 ± 0      | 796 ± 397   | 796 ± 397   | 88 ± 88    | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 461 ± 115  | 346 ± 346        | 0 ± 0 | 346 ± 346  | 461 ± 231 |  |  |  |  |
| ЦП 1—4   | 0 ± 0      | 461 ± 346   | 461 ± 346   | 88 ± 88    | 0 ± 0       | 0 ± 0 | 0 ± 0      | 346 ± 230  | 346 ± 346        | 0 ± 0 | 346 ± 346  | 346 ± 230 |  |  |  |  |

Примечание. Представлены медиана ± медианное абсолютное отклонение выборки. ЦП 1–4 – объединенные данные для всех ценопопуляций.

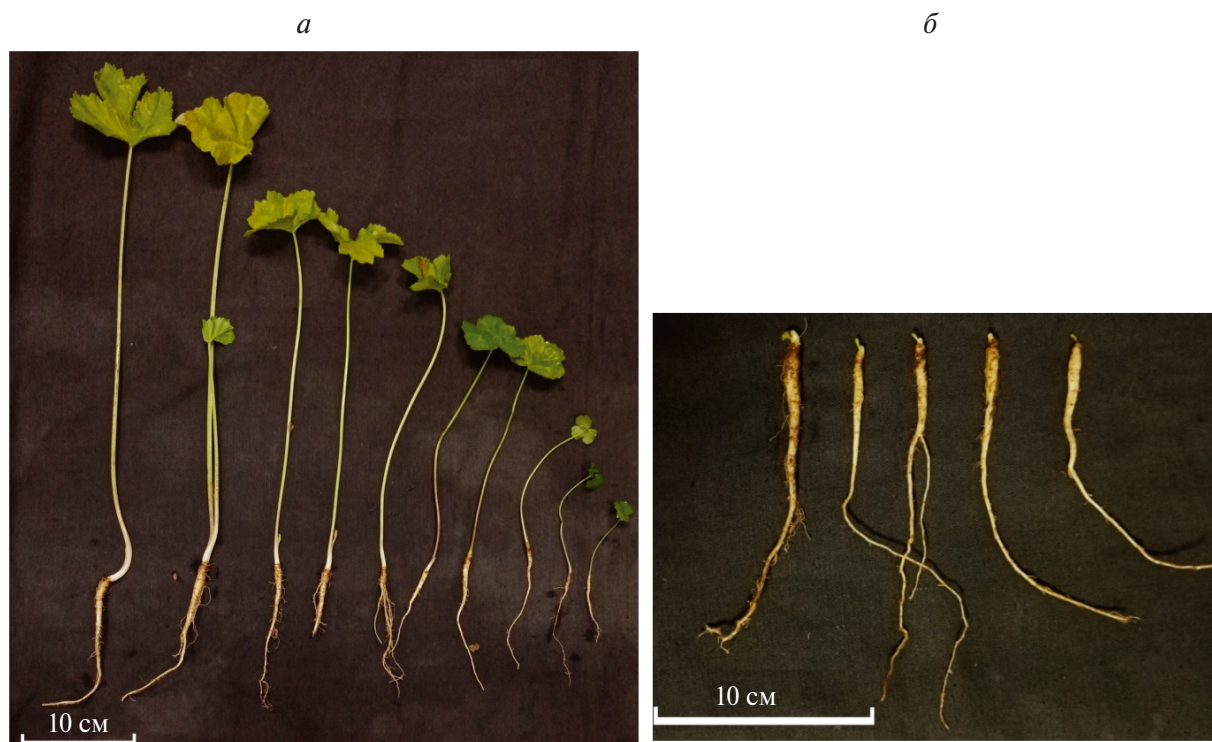


**Рис. 4.** Сезонные изменения численности семян, проростков и ювенильных растений *H. mantegazzianum*: *a* – плотность жизнеспособных семян и проростков, *б* – плотность ювенильных особей, *в* – взаимосвязь между урожаем семян и плотностью ювенильных растений в ходе вегетации следующего года (приведены медианные значения). Корреляция Пирсона  $r = 0.86$ ,  $p = 0.0068$ ; темно-серым фоном показан доверительный интервал 95%. Представлены объединенные данные для ЦП 1–4 за 2021–2023 гг.

перезимовки их численность снижалась в 2 раза. Вместе с тем дружное прорастание семян и быстрое развитие проростков способствовали восстановлению плотности ювенильных растений.

Летом и осенью в среднем  $42 \pm 34\%$  ювенильных особей находились в состоянии вынужденного покоя. У таких растений были хорошо развиты

каудексы с погруженными в почву почками возобновления, но полностью отсутствовала надземная фитомасса (рис. 5). В августе (конец периода плодоношения) начинали отмирать прикорневые листья генеративных особей, что приводило к значительному увеличению интенсивности освещения в приземном слое (рис. 2). Увеличение



**Рис. 5.** Вариабельность габитуса и морфометрических параметров растений *H. mantegazzianum* первого года жизни: *a* – вегетирующие растения, *б* – растения в состоянии вынужденного покоя (август–сентябрь 2021 г.).

интенсивности солнечной радиации стимулировало рост листьев из покоящихся каудексов ювенильных растений. По нашим данным, в летний период численность ювенильных растений положительно и статистически значимо коррелировала с урожаем семян предыдущего года (рис. 4в).

**Всхожесть семян и рост зародыша в ходе стратификации.** Результаты лабораторных наблюдений показали, что динамика прорастания семян почвенного и воздушного банков в условиях холодной стратификации имела вид логистической кривой (рис. 6а). Первые прорастающие семена отмечали не ранее 60–70 дней от начала стратификации. В последующие 60 дней наблюдали экспоненциальное увеличение количества проросших семян. На 180 день стратификации общая всхожесть семян достигла 50% и далее не изменялась.

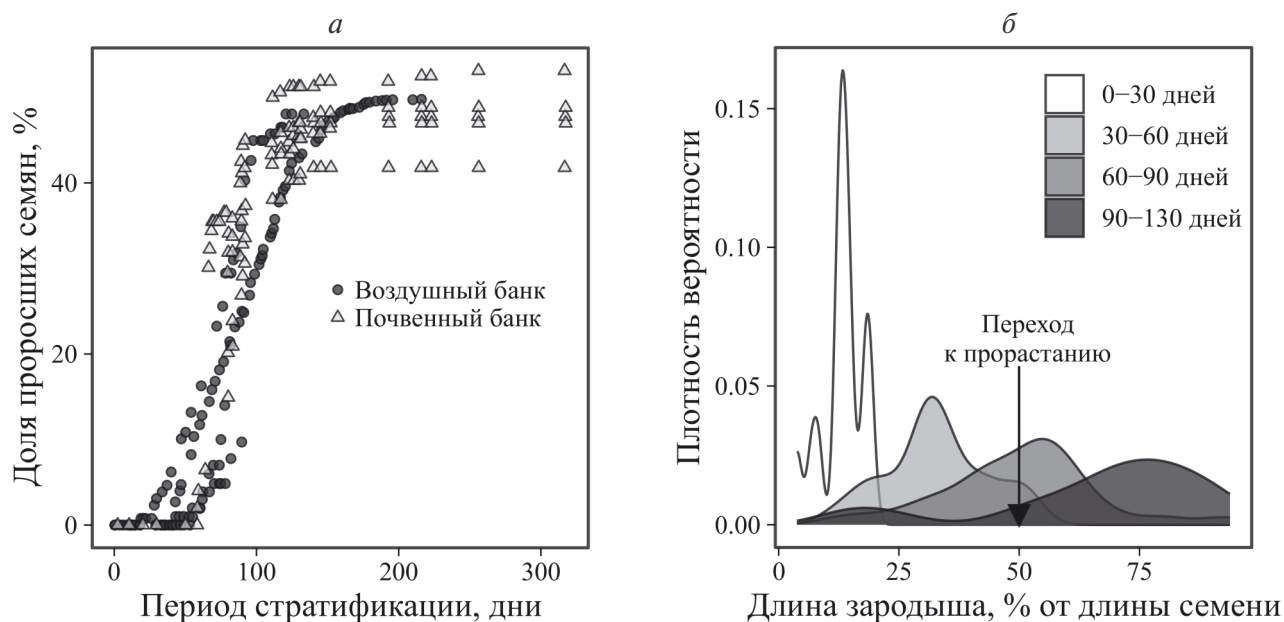
У прорастающих семян длина зародыша достигала 50% от длины семени. Осенью зародыш семян нового урожая был развит слабо, его длина не превышала 1 мм, что составляло около 11% от общей длины семени. В первый месяц стратификации при температуре 5°C длина зародыша лишь у небольшой части семян достигала 20–25% (рис. 6б). Спустя два месяца стратификации зародыш большей части семян занимал уже от 20 до 40% их длины, небольшая доля семян характеризовалась длиной зародыша более

50% от длины семени. С увеличением времени экспозиции семян при 5°C до 130 дней отмечали рост числа семян с длиной зародыша более 50% от длины семени. Важно отметить, что на всех сроках искусственной стратификации в пробах обнаруживали семена с недоразвитым зародышем, длина которого была менее 50% длины семени (рис. 6б).

В пробах воздушного банка доля жизнеспособных семян составляла от 20 до 45%. С октября по апрель размер зародыша у оставшихся на соцветиях семян изменялся слабо, его длина не превышала 10–20% от общей длины семени. Использование холодной стратификации сразу после сбора воздушного банка семян показало, что спустя 60 дней проросло 2% семян, а еще через 30 дней стратификации их всхожесть возросла до 10–25%.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Инвазионные виды растений демонстрируют эффективное поддержание численности своих популяций, успешно противостоят мерам по уничтожению зарослей и активно расселяются на новых территориях (Ramula et al., 2008; Vyun et al., 2018). Одним из ключевых факторов, обеспечивающих биологическое вторжение и устойчивое размножение растений,



**Рис. 6.** Динамика прорастания семян *H. mantegazzianum* (а) и изменение длины зародыша (б) в ходе холодной стратификации.

считается наличие долгосрочного постоянного (по: Thompson et al., 1997) почвенного банка семян. На начальном этапе расселения инвазионным травянистым видам может благоприятствовать высокая жизнеспособность семян. Разная длительность покоя семян позволяет таким растениям пережить непредсказуемые и летальные для большинства активно вегетирующих особей события (интенсивная конкуренция, хищничество, природные и антропогенные нарушения). Считается, что для инвазионных растений характерно явление “биологического хеджирования ставок” за счет формирования долгосрочного почвенного банка семян. Предполагается, что долгоживущие почвенные банки семян способствуют изменениям ареалов растительных организмов в условиях климатических колебаний (Cohen et al., 2008; Gioria et al., 2021; Moravcová et al., 2022).

К настоящему времени отсутствует единое мнение о характерном для *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) типе почвенного банка семян (Willis, Hulme, 2002; Gudžinskas, Žalneravičius, 2018; Moravcová et al., 2018, 2022; Ткаченко, 2020). В работах ряда авторов (Dalke et al., 2015; Gudžinskas, Žalneravičius, 2018) приводятся сведения о быстром прорастании подавляющей части семян осеннего урожая текущего года уже весной следующего года, на основании чего семенной банк рассматривают как временный. В некоторых случаях наблюдается сохранение небольшой части семян в почве до трех (1.2% семян) и даже семи лет (0.1% семян) (Moravcová et al., 2018, 2022), а следовательно, семенной банк является краткосрочным постоянным.

Ряд исследователей полагают, что инвазионный потенциал *H. mantegazzianum* может поддерживаться даже за счет очень маленькой доли долгоживущих семян почвенного банка, так как в абсолютном выражении число таких семян может достигать значимых величин (Pyšek et al., 2007; Moravcová et al., 2022).

Различные темпы расходования семенного банка могут быть результатом влияния природно-климатических и эдафических факторов, характерных для тех или иных мест обитания инвазионных борщевиков, условий проведения опытов и наблюдений. Известно, что факторы окружающей среды сильно влияют на жизнеспособность семян. Выживание семян разных видов растений в почве может сильно варьировать между экспериментальными участками, зависит от свойств почвы, поражения патогенами (Saatkamp et al.,

2009). Также в разных частях ареала в разные годы могут наблюдаться контрастные условия прохождения стратификации. Следует отметить, что опыты по захоронению семян в почве в сетчатых мешках могут не соответствовать естественной динамике почвенного банка семян, что приводит к неправильной оценке расходования их запаса (Mourik et al., 2005).

Мы повторили работы по определению динамики расхода семян *H. mantegazzianum*, чтобы исключить возможность методических ошибок в оценке их численности. Ошибки были обнаружены прежде всего в определении размера почвенного банка семян. Численность семян почвенного банка оказалась кратно ниже по сравнению с нашими более ранними оценками и данными других исследователей (Pyšek et al., 2007; Dalke et al., 2015). На самом деле медианные значения численности жизнеспособных семян в почвенном банке в осенний период не превышали 2000 шт./м<sup>2</sup> (табл. 1). Приводимые ранее более высокие значения (до 20 000 шт./м<sup>2</sup>) можно объяснить ошибочным включением в состав почвенного банка нежизнеспособных семян ( $se^-$ ) и пустых оболочек семян ( $se^0$ ), которые сохранялись в почве (рис. 3).

Эксперименты в лабораторных условиях показали, что длительное действие низких положительных температур и влажности приводит к прорастанию абсолютного большинства жизнеспособных семян. Результаты экспериментов подтверждаются полевыми наблюдениями. В природно-климатических условиях района проведения работ большая часть семян *H. mantegazzianum* прорастает уже на следующий год после осеннего урожая. Это обусловлено тем, что устойчивый снежный покров обеспечивает оптимальный температурный режим и влажность для стратификации семян в течение длительного периода перезимовки (рис. 1). Прорастание большого количества семян инвайдеров может сдерживать рост местных растений за счет сплошного покрытия всходами поверхности почвы, более раннего прорастания и эффективного использования ресурсов среды (Gioria, Osborne, 2009; Moravcová et al., 2022; Dalke et al., 2024).

В таких условиях избежать прорастания и находиться в состоянии покоя могут семена воздушного банка *H. mantegazzianum*, которые остаются на соцветиях или поздно осыпаются и не успевают дозреть. Доля жизнеспособных семян воздушного банка с отложенным

прорастанием не превышала 5% от общего фонда семян *H. mantegazzianum*. Весной после опадения семян воздушного банка в почве могло находиться лишь очень небольшое количество семян с неразвитым зародышем. Однако наличие этого “резерва” не может обеспечить быстрое восстановление зарослей *H. mantegazzianum* после уничтожения всех вегетирующих растений с помощью гербицидов, как это описано в работе И.Ф. Чадина (2020).

По нашему мнению, стратегия “хеджирования ставок” *H. mantegazzianum* реализуется не за счет формирования краткосрочного постоянного банка семян с разным временем преодоления покоя (Moravcová et al., 2006), а путем перехода к цветению каждый год только небольшой части растений в популяции. При средней плотности генеративных особей 1–2 шт./м<sup>2</sup> на их долю приходится менее 0.01% от общего количества особей (Dalke et al., 2015; Антипина и др., 2017). В условиях инвазии растения *H. mantegazzianum* переходят к репродукции в возрасте от трех до семи лет (Далькэ и др., 2023). Такой механизм “диверсификации ставок” посредством перехода к репродукции особей разного календарного возраста является одним из классических примеров “эволюционного хеджирования ставок”, обеспечивающего устойчивость организмов в череде поколений (Childs et al., 2010).

Для надежного поддержания популяции *H. mantegazzianum* за счет перехода к цветению лишь небольшой части растений были разработаны эффективные способы сохранения общей численности особей, которые можно рассмотреть в контексте “биологического хеджирования ставок”. Первый способ — это переход части ювенильных растений в состояние покоя, второй — формирование банка подземных вегетативных и генеративных почек.

Именно переход ювенильных растений в состояние вынужденного покоя (Панасенко, 2017; Dalke et al., 2024) объясняет наблюдаемое явление быстрого восстановления численности популяций *H. mantegazzianum* после применения гербицидов на основе глифосата (Чадин, 2020). Такие гербициды приводят к тотальному уничтожению только растений с развитой листовой поверхностью. После обработки гербицидами популяции *H. mantegazzianum* возобновляются за счет фонда ювенильных особей, находящихся в состоянии вынужденного покоя, а не за счет почвенного банка семян, который практически отсутствует в летний период. Даже при наличии

семян в почве их созревание и последующее прорастание ограничивает положительная температура окружающей среды (Stokes, 1952).

Численность ювенильных растений в состоянии покоя часто превышает 200 шт./м<sup>2</sup>. Такой плотности достаточно для перекрытия листьями этих особей почвенного покрова после выхода из состояния покоя и отрастания надземной части. Это явление регулярно наблюдается в осенний период при увеличении светового довольствия в приземном слое или после обработки зарослей *H. mantegazzianum* гербицидами на основе глифосата.

Ценопопуляции *H. mantegazzianum* ежегодно пополняются ювенильными особями благодаря высоким темпам развития проростков уже в начале вегетационного периода. Даже в отсутствие поступления новых семян имеющихся ювенильных особей и растений более старших возрастных групп (около 20 шт./м<sup>2</sup>) (Dalke et al., 2024) будет достаточно, чтобы ежегодно поддерживать репродуктивный процесс в популяциях *H. mantegazzianum* не менее семи лет.

Формирование подземного банка вегетативных и генеративных почек позволяет *H. mantegazzianum* легко переносить многократное поедание травоядными животными (в естественной части ареала) или полное скашивание надземной части, что часто встречается на практике в инвазионной части ареала вида (Rušek et al., 2007; Далькэ и др., 2018). На подземной части генеративных побегов *H. mantegazzianum* расположено пять-шесть спящих пазушных почек (Dalke et al., 2015), которые формируют замещающий побег после различных видов повреждений апикальной меристемы (Кудинов и др., 1980; Otte, Franke, 1998).

Быстро расходуемый банк семян в сочетании с фондом покоящихся почек позволяет *H. mantegazzianum* адаптироваться к гиперконкуренции растений в высокотравных сообществах горных лугов и рискам уничтожения надземной массы крупными травоядными животными (Nilsson et al., 1996). В нативном ареале на Кавказе крупнотравные виды р. *Heracleum* по CSR-классификации (Grime, 2001) характеризуются конкурентным типом экологической стратегии (Дудова и др., 2019). Ярко выраженные черты конкурентной (C) и конкурентно-рудеральной (CR) стратегий большинства растений субальпийского высокотравья Кавказа могут быть результатом приспособления к использованию высокогорных фитоценозов под пастбища

в течение многих столетий (Дудова и др., 2019). Кроме того, растения с большой биомассой и конкурентной жизненной стратегией часто отличаются образованием крупных семян с коротким временем жизни (Аджиев и др., 2012). Дружное прорастание большей части семян, т.е. быстрый расход семенного банка и расселение семян ветром на дальние дистанции (Далькэ, Чадин, 2023), способствует захвату новых территорий, а “хеджирование” риска массовой гибели всходов и уничтожения надземной части взрослых растений компенсируется банком покоящихся почек (Nilsson et al., 1996).

В среднетаежной подзоне Республики Коми изученные растения *H. mantegazzianum* заметно превышают по максимальной высоте и площади листьев местные травы с конкурентной (С) или конкурентно-рудеральной (CR) стратегиями — *Angelica sylvestris* L., *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Urtica dioica* L. (Dalke et al., 2018). Растения *H. mantegazzianum* используют свои функциональные конкурентные признаки для успешного вытеснения травянистых аборигенных видов. В сообществах с доминированием *H. mantegazzianum* конкурируют между собой уже не растения разных видов, а особи *H. mantegazzianum*, находящиеся в разных возрастных состояниях.

Инвазионные растения *H. mantegazzianum* “хеджируют ставки”, адаптируя возрастные группы ко всем доступным ресурсам среды. Распределение потомков (численности, биомассы) по фенотипическим классам, различающимся по своей способности к использованию разных ресурсных ниш (Крылов и др., 2020), обеспечивает преимущество над аборигенными травянистыми растениями и высокую устойчивость популяций вида в отсутствие постоянного почвенного банка семян.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты трехлетних полевых исследований в условиях Республики Коми позволили определить динамику пополнения и расходования почвенного банка семян, сезонные изменения численности проростков и ювенильных растений *H. mantegazzianum* и оценить их роль в стратегии “биологического хеджирования ставок”.

Установлено, что размер банка жизнеспособных семян *H. mantegazzianum* в почве не превышает 2000 шт./м<sup>2</sup>, а большое количество пустых

семенных оболочек и нежизнеспособных семян в почвенных пробах (80–90% от общего фонда) может привести к ошибочной оценке запаса семян. В природно-климатических условиях Европейского Северо-Востока России почвенный банк семян *H. mantegazzianum* является временным и практически полностью расходуется в начале вегетационного сезона. Этому способствует длительный, до полугода, период с устойчивым снежным покровом, обеспечивающий благоприятный температурный режим для холодовой стратификации семян.

Несмотря на низкую всхожесть и скорость созревания, семена воздушного банка, составляющие до 5% от общего фонда семян, сохраняют жизнеспособность. Их отложенное прорастание и прерывание процесса развития зародыша летом объясняет возможность появления небольшого количества проростков *H. mantegazzianum* в конце вегетационного сезона.

В условиях инвазии *H. mantegazzianum* реализуют стратегию “хеджирования ставок” не за счет банка семян с разным временем преодоления покоя, а путем перехода к ежегодному цветению небольшой части растений — менее 0.01% от общего количества особей в ценопопуляции.

Для надежного поддержания численности популяции за счет перехода к цветению растений разного возраста *H. mantegazzianum* используют эффективные способы сохранения особей, которые можно рассматривать в контексте “биологического хеджирования ставок”: переход ювенильных растений в состояние покоя и формирование банка подземных вегетативных и генеративных почек. В условиях недостатка световых ресурсов переход в покой до 80% от общей численности ювенильных особей обеспечивает восстановление популяций *H. mantegazzianum* после тотального уничтожения всех растений с развитой листовой поверхностью. Банк подземных почек *H. mantegazzianum* позволяет переносить многократное поедание травоядными животными или полное отчуждение надземной части растений. В результате в популяции поддерживается непрерывный поток поколений и регулярная репродукция для обеспечения высокого инвазионного потенциала *H. mantegazzianum*.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (№ 122040600021-4).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г., Текеев Д.К., 2012. Сохранение жизнеспособности погребенных семян в альпийских фитоценозах Северо-Западного Кавказа: итоги пятилетнего эксперимента // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 453–458.
- Антипина Г.С., Маганов И.А., Платонова Е.А., Фалин А.Ю., 2017. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Ботаническом саду ПетрГУ // Hortus Bot. Т. 12. С. 445–453.  
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2017.4842>
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии, 1997 / Под ред. Таскаева А.И. М.: ДиК, Дрофа. 116 с.
- Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н., Зрайченко Е.С., Бобров Ю.А., 2023. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на севере // Экология. № 3. С. 212–219.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059723030022>
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., 2010. Влияние глифосатсодержащего гербицида на рост, развитие и функциональные показатели борщевика Сосновского // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 4. С. 36–42.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., 2023. Моделирование скорости увеличения площади ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier // Росс. журн. биол. инвазий. № 3. С. 30–47.  
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-30-47>
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г., 2018. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Росс. журн. биол. инвазий. № 3. С. 44–61.
- Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онипченко В.Г., 2019. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Севера-Западного Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. Т. 74. № 3. С. 179–187.
- Крылов А.К., Марков А.В., Александров Ю.И., 2020. Единство популяции как способ выживания в нестабильной среде // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 3. С. 194–207.  
<https://doi.org/10.31857/S0044459620030057>
- Кудинов М.М., Касач А.А., Чекалинская И.И., Черник В.В., Чурилов А.К., 1980. Интродукция борщевиков в Белоруссии. Минск: Наука и техника. 200 с.
- Панасенко Н.Н., 2017. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С. 95–106.
- Сацытєрова И.Ф., 1984. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука. 223 с.
- Скупченко Л.А., 1989. Семеноведение борщевика на Севере. Л.: Наука. 119 с.
- Тихомиров В.Н., 1958. Сравнительная морфология гинцея и плода зонтичных СССР. Автореф. дис.... канд. биол. наук. М. 15 с.
- Ткаченко К.Г., 2020. Гетеромерикарпия *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Т. 181. № 4. С. 156–163.  
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-4-156-163>
- Уранов А.А., 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 2. С. 7–33.
- Чадин И.Ф., 2020. Тотальное уничтожение // АграрникЪ-А. № 1 (105). С. 16–18.
- Шадрин Д.М., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Шильников Д.С., Кожин М.Н., Чадин И.Ф., 2024. Молекулярно-генетические исследования *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) европейской части России // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С. 153–171.  
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-2-153-171>
- Byun C., Blois S., de, Brisson J., 2018. Management of invasive plants through ecological resistance // Biol. Invasions. V. 20. P. 13–27.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-017-1529-7>
- Childs D.Z., Metcalf C.J.E., Rees M., 2010. Evolutionary bet-hedging in the real world: Empirical evidence and challenges revealed by plants // Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci. V. 277. № 1697. P. 3055–3064.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0707>
- Cohen O., Riov J., Katan J., Gamliel A., Bar (Kutiel) P., 2008. Reducing persistent seed banks of invasive plants by soil solarization – the case of *Acacia saligna* // Weed Sci. V. 56. № 6. P. 860–865.  
<https://www.jstor.org/stable/25148610>
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhoshyi I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P. et al., 2015. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS One. V. 10. № 11. Art. e0142833.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
- Dalke I.V., Maslova S.P., Zakhoshyi I.G., Golke G.A., Smotrina Yu.A., 2024. Structure of cenopopulations of *Heracleum sosnowskyi* and mechanisms for maintaining their stability under the north conditions // Russ. J. Ecol. V. 55. № 2. P. 79–88.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413624020024>

- Dalke I.V., Novakovskiy A.B., Maslova S.P., Dubrovskiy Y.A., 2018. Morphological and functional traits of herbaceous plants with different functional types in the European Northeast // Plant Ecol. V. 219. P. 1295–1305.  
https://doi.org/10.1007/s11258-018-0879-2
- Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P., 2007. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Wallingford: CAB International. 352 p.
- Evans M.E.K., Dennehy J.J., 2005. Germ banking: Bet-hedging and variable release from egg and seed dormancy // Quart. Rev. Biol. V. 80. № 4. P. 431–451.  
https://doi.org/10.1086/498282
- Gioria M., Carta A., Baskin C.C., Dawson W., Essl F., et al., 2021. Persistent soil seed banks promote naturalisation and invasiveness in flowering plants // Ecol. Lett. V. 24. № 8. P. 1655–1667.  
https://doi.org/10.1111/ele.13783
- Gioria M., Osborne B., 2009. Assessing the impact of plant invasions on soil seed bank communities: Use of univariate and multivariate statistical approaches // J. Veg. Sci. V. 20. № 3. P. 547–556.  
https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01054.x
- Grime J.P., 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Gudžinskas Z., Žalneravičius E., 2018. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania // Ann. Bot. Fenn. V. 55. № 4/6. P. 309–320.
- Jodaugienė D., Marcinkevičienė A., Sinkevičienė A., 2018. Control of *Heracleum sosnowskyi* in Lithuania // Proc. 28th German Conference on Weed Biology and Weed Control. Julius Kühn-Institut. V. 458. P. 275–280.  
https://doi.org/10.5073/jka.2018.458.039
- Moravcová L., Carta A., Pyšek P., Skálová H., Gioria M., 2022. Long-term seed burial reveals differences in the seed-banking strategies of naturalized and invasive alien herbs // Sci. Rep. V. 12. Art. 8859.  
https://doi.org/10.1038/s41598-022-12884-0
- Moravcová L., Pyšek P., Krinke L., Müllerová J., Perglová I., Pergl J., 2018. Long-term survival in soil of seed of the invasive herbaceous plant *Heracleum mantegazzianum* // Preslia. V. 90. № 3. P. 225–234.  
https://doi.org/10.23855/preslia.2018.225
- Moravcová L., Pyšek P., Pergl J., Perglova I., Jarošík V., 2006. Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species *Heracleum mantegazzianum* // Preslia. V. 78. № 3. P. 287–301.
- Mourik T.A., van, Stomph T.J., Murdoch A.J., 2005. Why high seed densities within buried mesh bags may overestimate depletion rates of soil seed banks // J. Appl. Ecol. V. 42. № 2. P. 299–305.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01016.x
- Nilsson P., Tuomi J., Astrom M., 1996. Bud dormancy as a bet-hedging strategy // Am. Nat. V. 147. № 2. P. 269–281.  
https://doi.org/10.1086/285849
- Otte A., Franke R., 1998. The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe // Phytocoenologia. V. 28. № 2. P. 205–232.  
https://doi.org/10.1127/phyto/28/1998/205
- Ramula S., Knight T.M., Burns J.H., Buckley Y.M., 2008. General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations // J. Appl. Ecol. V. 45. № 4. P. 1124–1133.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01502.x
- Saatkamp A., Affre L., Dutoit T., Poschlod P., 2009. The seed bank longevity index revisited: Limited reliability evident from a burial experiment and database analyses // Ann. Bot. V. 104. № 4. P. 715–724.  
https://doi.org/10.1093/aob/mcp148
- Starrfelt J., Kokko H., 2012. Bet-hedging – a triple trade-off between means, variances and correlations // Biol. Rev. V. 87. № 3. P. 742–755.  
https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00225.x
- Stokes P.A., 1952. Physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L.: II. The effect of temperature on after-ripening // Ann. Bot. V. 16. № 4. P. 571–576.  
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083334
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M., 1997. The Soil Seed Bank of North West Europe: Methodology, Density and Longevity. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 276 p.
- Willis S.G., Hulme P.E., 2002. Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? // Funct. Ecol. V. 16. № 4. P. 530–539.  
https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00653.x

## Bet-hedging strategies in *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) populations in European Northeast Russia

I. V. Dalke\*, R. V. Malyshev, I. G. Zakhozhiy, I. F. Chadin

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of RAS*

*Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982 Russia*

*\*E-mail: dalke@ib.komisc.ru*

Based on the concept of bet-hedging, this study explores the mechanisms that maintain the *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier populations size and age structure in the absence of a long-term soil seed bank for this species. The research focuses on the dynamics of mericarpia (“seeds”) in the soil bank of *H. mantegazzianum*, the number of seedlings, and juvenile individuals in the Middle Taiga subzone of the Komi Republic. The populations of *H. mantegazzianum* are characterized by the accumulation of a significant number of empty seed coats in the soil, while the median number of viable mericarpia does not exceed 2000 pieces per square meter. A prolonged period of natural stratification, lasting up to six months, guarantees that virtually all the seeds from the previous harvest will mature and sprout promptly in the spring. Consequently, in the European Northeast Russia climate, the plants *H. mantegazzianum* establish a transient seed bank. The number of juvenile individuals of *H. mantegazzianum* remains relatively stable at approximately 200 individuals per square meter, attributed to a consistent supply of new seeds, rapid spring development of seedlings, and the retention of individuals in a juvenile stage during their second year of life. The utilization of light resources during spring and autumn, along with the ability to enter a state of dormancy during the summer, contribute to the survival and maintenance of juvenile individuals under conditions of intense intra-specific competition. In *H. mantegazzianum*, the bet-hedging strategy is implemented through the reproduction of an extremely small fraction (less than 0.01%) of the total population, the presence of a sufficient bank of underground dormant buds, and the ability of juvenile individuals to enter a state of forced dormancy.