






DOI 10.23859/estr-220930

EDN MCTCLZ

УДК 58.072

Научная статья

Влияние инвазии *Heracleum sosnowskyi* Manden. на функциональные признаки *Corydalis nobilis* (L.) Pers (на примере коллекции живых растений ГБС РАН)

А.В. Стогова* , О.Е. Воронина , М.А. Зуева ,
А.К. Мамонтов 

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4

*a.stogova85@gmail.com

Аннотация. Инвазии агрессивных чужеродных видов, таких как гигантские борщевики, в последние годы привлекают внимание многих ботаников. При этом реакция отдельных растений на присутствие инвайдеров для большинства представителей культурной и природной флоры не изучена. В работе приведены результаты исследований функциональных признаков весеннего эфемероида *Corydalis nobilis* при внедрении на опытные участки *Heracleum sosnowskyi*. Произрастание в общем локалитете с *H. sosnowskyi* приводит к снижению запасов органического вещества в фитомассе *C. nobilis* и уменьшению вклада листьев в общую массу надземной части растений. Выявлены изменения в пигментном комплексе листьев *C. nobilis*, проявляющиеся в увеличенном содержании суммы хлорофиллов вначале вегетационного периода. В изученных местообитаниях *C. nobilis* проявляет конкурентно-рудеральную жизненную стратегию. В целом *H. sosnowskyi* оказывает крайне неблагоприятное воздействие на *C. nobilis*, и жизненность особей этого вида сильно снижается.

Ключевые слова: эфемероиды, инвазионные виды, удельная листовая поверхность, хлорофилл, аллокация биомассы, эколого-ценотические стратегии

Финансирование. Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения», № 122042700002-6.

ORCID:

А.В. Стогова, <https://orcid.org/0000-0003-4405-1224>

О.Е. Воронина, <https://orcid.org/0000-0002-8253-4633>

М.А. Зуева, <https://orcid.org/0000-0002-3728-5842>

А.К. Мамонтов, <https://orcid.org/0000-0002-1266-1100>

Для цитирования: Стогова, А.В. и др., 2024. Влияние инвазии *Heracleum sosnowskyi* Manden. на функциональные признаки *Corydalis nobilis* (L.) Pers (на примере коллекции живых растений ГБС РАН). *Трансформация экосистем* 7 (3), 172–185. <https://doi.org/10.23859/estr-220930>

Поступила в редакцию: 30.09.2022

Принята к печати: 14.04.2023

Опубликована онлайн: 06.09.2024




DOI 10.23859/estr-220930

EDN MCTCLZ

UDC 58.072

Article

The influence of *Heracleum sosnowskyi* Manden invasion on functional traits of *Corydalis nobilis* (L.) Pers (by the example of the MBG RAS collection of living plants)

A.V. Stogova* , O.E. Voronina , M.A. Zueva 
A.K. Mamontov 

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia

*a.stogova85@gmail.com

Abstract. In recent years, invasions of aggressive alien species, such as a giant hogweed, have attracted the attention of many botanists. However, the response of individual plants to the presence of invaders has not been studied for most representatives of the cultivated and natural floras. The article presents the results of studying functional traits of the spring ephemeroïd *Corydalis nobilis* when *Heracleum sosnowskyi* is introduced into experimental plots. Sharing a common locality with *H. sosnowskyi* causes a decrease in organic reserves of *C. nobilis* phytomass and reduced contribution of its leaves to the total mass of the aboveground parts of plants. We have revealed changes in the pigment complex of *C. nobilis* leaves, manifested as an increased content of the total chlorophyll in the beginning of the growing season. In the studied habitats, *C. nobilis* exhibits a competitive-ruderal life strategy. In general, *H. sosnowskyi* has an extremely adverse effect on *C. nobilis* and vitality of the latter.

Keywords: ephemeroïds, invasive species, specific leaf surface, chlorophyll, biomass allocation, ecological-coenotic strategies

Funding. The work was carried out within the State Task of MBG RAS “Biological diversity of natural and cultural floras: fundamental and applied issues of study and conservation” (No. 122042700002-6).

ORCID:

A.V. Stogova, <https://orcid.org/0000-0003-4405-1224>

O.E. Voronina, <https://orcid.org/0000-0002-8253-4633>

M.A. Zueva, <https://orcid.org/0000-0002-3728-5842>

A.K. Mamontov, <https://orcid.org/0000-0002-1266-1100>

To cite this article: Stogova, A.V. et al., 2024. The influence of *Heracleum sosnowskyi* Manden invasion on functional traits of *Corydalis nobilis* (L.) Pers (by the example of the MBG RAS collection of living plants). *Ecosystem Transformation* 7 (3), 172–185. <https://doi.org/10.23859/estr-220930>

Received: 30.09.2022

Accepted: 14.04.2023

Published online: 06.09.2024

Введение

Внедрение агрессивных инвазионных видов существенно влияет на биоразнообразие, а также изменяет состав и структуру фитоценозов. Причины, по которым конкретный вид становится инвазионным, широко обсуждаются в научных кругах, как в России, так и за рубежом. Прогнозировать и контролировать процесс экспансии таких видов крайне сложно; быстрое распространение и высокая степень адаптации инвазионного вида позволяет ему захватывать обширные территории, что наносит непоправимый экономический ущерб, а также приводит к экологическим катастрофам.

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae)) – это один из наиболее опасных и агрессивных инвазионных видов растений Европейской части России (Виноградова и др., 2010; Озерова и Кривошеина, 2018; Озерова и др., 2017). Естественный ареал вида охватывает Северный Кавказ, Азербайджан, Армению, Грузию и Турцию (Пименов и Остроумова, 2012; Jahodová et al., 2007). На территории России в качестве перспективного силосного растения он впервые был введен в культуру в Полярно-Альпийском ботаническом саду в 1947 г. (Ткаченко, 2014). В 1980-е гг. данную культуру признали инвазионной, но контроль распространения данного вида был недостаточным (Антипина и др., 2017). На фоне упадка агропромышленного комплекса *H. sosnowskyi* успел натурализоваться и существенно увеличить свой вторичный ареал.

При внедрении в растительные сообщества *H. sosnowskyi* становится доминантом. Часто во вторичном ареале он, как и близкий ему инвазионный вид – *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier, образует монодоминантные сообщества (Виноградова и др., 2010; Dalke et al., 2015). Инвазия *H. sosnowskyi* в фитоценозы представляет серьезную угрозу для аборигенной флоры и отрицательно сказывается на биоразнообразии сосудистых растений (Тиунов и Ефимик, 2020).

Для борьбы с гигантскими борщевиками используют разные физические, химические и биологические методы (Виноградова и Куклина, 2012). Например, в Латвии для снижения численности проростков *H. sosnowskyi* пробовали подсеять семена различных видов природной флоры (Ravn et al., 2007), однако подавление инвайдера наблюдалось только в первый год, а затем он опять разрастался.

Проблема подбора растений для сдерживания экспансии *H. sosnowskyi* остается нерешенной, что делает актуальными дальнейшие поиски видов природной и культурной флоры, способных конкурировать с этим агрессивным инвайдером и сдерживать его распространение. Видовой состав фитоценозов с доминированием *H. sosnowskyi* крайне беден. При этом эколого-биологические особенности тех видов, которые сохраняют свое участие в сообществе после внедрения *H. sosnowskyi* или, возможно, увеличивают свою численность, остаются малоизученными.

Внедрение в фитоценоз нового вида является важным биотическим фактором и может оказывать сильное воздействие на растительное сообщество и отдельные его компоненты. Влияние одного вида растений на другой – это сложный процесс, включающий в себя как прямое, так и опосредованное воздействие через изменения окружающей среды и консортивных связей в биоценозе. *H. sosnowskyi* является видом-трансформером и очень сильно меняет окружающую среду (Панасенко, 2013; Richardson et al., 2000). Благодаря крупному размеру и раннему началу вегетации он сильно затеняет более низкорослые виды. Кроме того, он меняет эдафические условия в биоценозе, так как способен быстро поглощать ресурсы среды (Бетехтина и др., 2018; Веселкин и др., 2017) и оказывать аллелопатическое воздействие (Кондратьев и др., 2015; Mishyna et al., 2017). Поскольку в полевых исследованиях часто сложно оценить роль конкретных механизмов воздействия, в данной работе мы рассматривали инвазию *H. sosnowskyi* как комплексный экологический фактор.

Реакцию отдельных растений на изменения экологических условий отражают функциональные признаки, то есть измеримые морфологические, физиологические и фенологические характеристики растения, которые влияют на его приспособленность (Cornelissen et al., 2003; Kattge et al., 2011; Violle et al., 2007). Изучение функциональных признаков и их внутривидовой измен-

чивости актуально при оценке перспектив межвидовой конкуренции, особенно в сообществах с низким разнообразием (Kraft et al., 2014). Однако в большинстве современных работ рассматривается зависимость функциональных признаков от воздействия абиотических факторов; связи же этих признаков с инвазиями начали исследоваться сравнительно недавно.

Изменение жизненной стратегии растений по классификации Дж. Грайма при внедрении инвазивных пока не изучено. В настоящий момент разработан метод расчета доли конкурентной, рудеральной и стресс-толерантной стратегий по набору легко измеримых параметров для конкретного растения (Pierce et al., 2017). Благодаря этому появилась возможность исследовать внутривидовую изменчивость жизненных стратегий растений (Попова и др. 2019; Astuti et al., 2019).

Цель данного исследования заключалась в оценке влияния *H. sosnowskyi* на функциональные признаки и жизненную стратегию *Corydalis nobilis* (L.) Pers. (Papaveraceae). В задачи входило проведение сравнительного анализа контрольных и испытывающих воздействие *H. sosnowskyi* образцов по основным показателям развития растения: биомассе и ее аллокации в различные органы растения; площади листовой пластины; массе листа; удельной листовой поверхности; содержанию фотосинтетических пигментов ($X_{l(a+b)}$) в листьях; жизненной стратегии растений по концепции Дж. Грайма.

Материалы и методы

Исследования проводились на территории Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Объектом исследования служили растения хохлатки благородной – *Corydalis nobilis* (Papaveraceae), более 60 лет произрастающие на экспозиции «Флора Сибири» лаборатории природной флоры ГБС РАН (N 55.841288 E 37.617351). С 2013 г. на этой территории началось внедрение инвазивного вида *H. sosnowskyi*.

Конкурентное преимущество *H. sosnowskyi* во многом связано с его фенологией: он на 7–10 дней опережает сезонное развитие аборигенных видов, прежде всего крупнолистных нитрофильных видов (Панасенко, 2017). Хохлатка благородная – это один из видов, начинающих вегетировать ранней весной и произрастающих в общем локалитете с *H. sosnowskyi*. Развертывание листьев *C. nobilis*, как и *H. sosnowskyi*, начинается сразу после схода снега в первых числах апреля. Морфометрические параметры обоих растений в начале цикла сезонного развития схожи; к июню высота их побегов достигает 60 см. Позже рост побегов *C. nobilis* прекращается, а побеги *H. sosnowskyi* продолжают удлиняться. Проективное покрытие *H. sosnowskyi* на опытном участке в начале мая достигает 10–25%, а *C. nobilis* – 15–20% (Стогова и др., 2019).

C. nobilis –весенний эфемероид, крупнолистный нитрофил; в природе распространен в лесном поясе на Алтае и в горах Китая. Этот корневищный многолетник с возрастом образует розетку многочисленных листьев до 50–60 см высотой с мощными генеративными побегами. Начало вегетации *C. nobilis* на территории ГБС приходится на конец марта – начало апреля. В конце апреля – начале мая начинается цветение, в первой декаде мая – рассеивание семян. С первой декады июня начинается осеннее отмирание; к середине месяца наступает конец вегетации.

За пределами естественного ареала *C. nobilis* произрастает преимущественно в культуре. Вид широко используется в озеленении в Европе, и местами отмечена его натурализация (Майоров и др., 2013; Brandes, 2013). Среди растений, дичающих в ботанических садах Москвы, *C. nobilis* рассматривается как потенциально инвазивный вид (Майоров и др., 2013). В ГБС РАН *C. nobilis* выращивают с 1957 г. из семян, полученных из Алтайского ботанического сада (г. Риддер, Казахстан). За этот период сформировалась устойчивая популяция данного вида, он дает обильный самосев и активно распространяется на экспозиции растений открытого грунта «Флора Сибири».

Для изучения влияния *H. sosnowskyi* на рост и развитие *C. nobilis* отобрали образцы, растущие в радиусе 1–1.5 м от побегов *H. sosnowskyi*. В качестве контроля использовали образцы, собранные на расстоянии 30–40 м от синузиды *H. sosnowskyi*. Всего было собрано по 10 опытных и контрольных образцов. Исследования проводились в течение вегетационных периодов 2019–2021 гг.

Для изучения аллокации биомассы было выделено пять компонентов фитомассы (Poorter and Nagel, 2000). Растения выкапывали в первой декаде мая 2020 г. Каждый образец разделяли по компонентам: подземные органы, прикорневые листья, стеблевые листья, стебли и соцветия. Сначала образцы высушивали на воздухе, затем непосредственно перед взвешиванием досушивали в сушильном шкафу при температуре 90 °C в течение 24 ч. Массу определяли с точностью до 0.01 г на электронных весах OHAUS Adventurer.

Образцы листьев собрали в первой декаде июня 2019 и 2021 гг. Площадь листа *C. nobilis* измеряли в полном тургоре по традиционной методике с использованием фотосъемки (Perez-

Harguindeguy et al., 2016). Фотографии анализировали при помощи программы EasyLeafArea (Easlon and Bloom, 2014). Образцы для измерения содержания хлорофиллов отбирались в период активного роста пять раз за вегетационный сезон 2020 г. в пятикратной повторности. Суммарное содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрическим методом на спектрофотометре SPEKOL 11 (Carl Zeiss Jena, Germany DR). Измерения оптической плотности спиртового экстракта растительного материала проводили при длинах волн 617.8, 648.6 и 664.2 нм (Lichtenthaler, 1987).

Жизненные стратегии и комплексные показатели (удельную листовую поверхность, содержание воды в листьях) определяли по методике StrateFu, разработанной С. Пирсом и соавторами (Pierce et al., 2017).

Для статистической обработки данных использовали программы PAST 4.03 и Microsoft Excel 2016, а также статистическую среду R. Нормальность распределения данных оценивали с помощью критерия Шапиро–Уилка. Значимость различий между средними величинами измеряемых показателей оценивали с применением t-критерия Стьюдента. Расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $p < 0.01$ для $X_{(a+b)}$, в остальных случаях при $p \leq 0.05$ (Лакин, 1990). В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Результаты

Масса отдельного растения *C. nobilis* под влиянием *H. sosnowskyi* снижается в три раза по сравнению с контрольным вариантом ($p < 0.01$) (Рис. 1). Вес каждого компонента фитомассы также достоверно снизился (Табл. 1). Наибольшее снижение биомассы по сравнению с контролем было отмечено у надземной части растений (в 3.3 раза).

На фоне снижения общей массы растения соотношение между надземной и подземной частью изменилось незначительно; достоверных различий между образцами на площадках с *H. sosnowskyi* и без не выявлено ($p > 0.05$) (Рис. 2А). В надземной биомассе *C. nobilis* под воздействием *H. sosnowskyi* возросла доля ассимилирующих органов, преимущественно прикорневых листьев ($p < 0.05$) (Рис. 2В).

Сырой вес и площадь листа опытных растений была ниже контрольных, а сухой вес был выше (Рис. 3, Табл. 2). Под влиянием *H. sosnowskyi* происходит уменьшение удельной листовой поверхности и увеличение сухого веса растения. Различие между вариантами статистически не подтверждено ($p > 0.05$). Корреляции между площадью листа и УЛП мы не выявили.

Анализ содержания и динамики накопления суммы хлорофиллов *a* и *b* в период вегетации выявил достоверные различия между контрольными и произрастающими совместно с *H. sosnowskyi* расте-

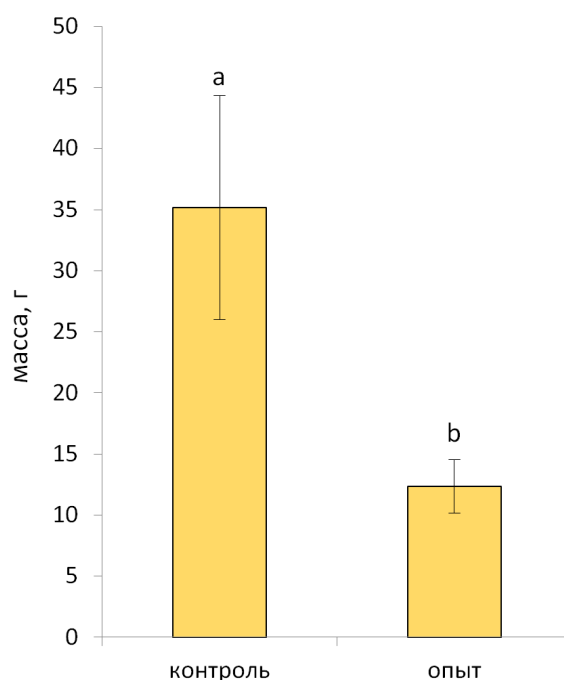


Рис. 1. Масса отдельного растения *C. nobilis*. Здесь и далее достоверно различающиеся значения обозначены разными буквами.

Табл. 1. Масса отдельных органов *C. nobilis*, г.

Вариант	Компонент фитомассы				
	Подземные органы	Прикорневые листья	Стеблевые листья	Стебли	Соцветия
Контроль	12.4 ± 2.3	8.5 ± 2.1	4.2 ± 1.5	7.3 ± 2.6	2.8 ± 0.9
Опыт	5.4 ± 1	3.7 ± 0.6	0.9 ± 0.3	1.7 ± 0.4	0.6 ± 0.1
Значение <i>p</i>	< 0.05	< 0.05	< 0.05	< 0.05	< 0.05

Табл. 2. Функциональные признаки листа *C. nobilis*.

Вариант	Масса листа в тургоре, мг	Масса сухого листа, мг	Удельная листовая поверхность, мм ² /мг
Контроль	1455 ± 247	136 ± 29	281 ± 23
Опыт	1395 ± 111	146 ± 13	236 ± 15
Значение <i>p</i>	0.49	0.17	0.16

ниями *C. nobilis* ($p < 0.01$) (Рис. 4). Максимум содержания Хл_(a+b) в контрольных образцах приходится на 30 апреля – 10 мая, а у произрастающих в неблагоприятных условиях (низкой освещенности под пологом *H. sosnowskyi*) он сдвинут на 6 дней (6–16 мая). Необходимо отметить, что в начале вегетации у контрольных растений содержание фотосинтетических пигментов было ниже; максимум накопления соответствовал прохождению растением фенологических фаз цветения и плодоношения.

Полученные данные показывают, что *C. nobilis* обладает выраженными признаками конкурента: запасующими подземными органами, крупными размерами и быстрым ростом (Рис. 5). Рудеральный компонент характерен для всех весенних эфемероидов. Это связано с тем, что разворачивание листьев древесного полога приводит к резкому затенению, что влияет на рост и развитие растений. Статистическая обработка полученных данных показала низкую достоверность результатов ($p > 0.05$).

Обсуждение результатов

Уменьшение фитомассы растений – наиболее очевидное следствие подавления роста и развития аборигенной флоры инвазионными видами. Эта тенденция отмечается и другими исследователями. Так, изменение биомассы и ее аллокации у местных видов *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. myrtillus* L. происходит при внедрении чужеродного *Quercus rubra* L. (Woziwoda et al., 2019, 2021).

Достоверных изменений соотношения подземной и надземной биомассы мы не обнаружили. Увеличение массовой доли прикорневых листьев в надземной биомассе может быть вызвано затенением, которое испытывают растения *C. nobilis* под пологом *H. sosnowskyi*. Сходная реакция на недостаточную освещенность показана для *Impatiens parviflora* DC. В затененном ельнике 77.8% ее сухой биомассы сосредоточено в листьях, а в более освещенных и сухих условиях большая доля фитомассы приходится на стебли и корни (Марков и др., 1997). При этом наши результаты не согласуются с данными других исследователей, отмечающих увеличение массовой доли стеблей при усилении конкуренции за счет увеличения плотности растений (Poorter et al., 2012; Postma et al., 2021) или внедрения чужеродных видов (Woziwoda et al., 2019, 2021). Причиной этого может быть то, что *C. nobilis* имеет полурозеточную жизненную форму, и стебель играет не такую значительную роль в конкуренции за свет, а скорее выполняет функцию цветоноса. Стеблевые листья сравнительно невелики, и под влиянием *H. sosnowskyi* их доля от массы ассимилирующих органов снижается. С другой стороны, увеличение массовой доли прикорневых листьев может быть связано с распределением ресурсов между вегетативным ростом и семенным размножением, поскольку при неблагоприятных условиях страдает в первую очередь генеративная сфера. Сходные результаты показаны для *Impatiens noli-tangere* L., у которой при затенении репродуктивные усилия снижаются, семенное размножение подавляется и растение может переходить в

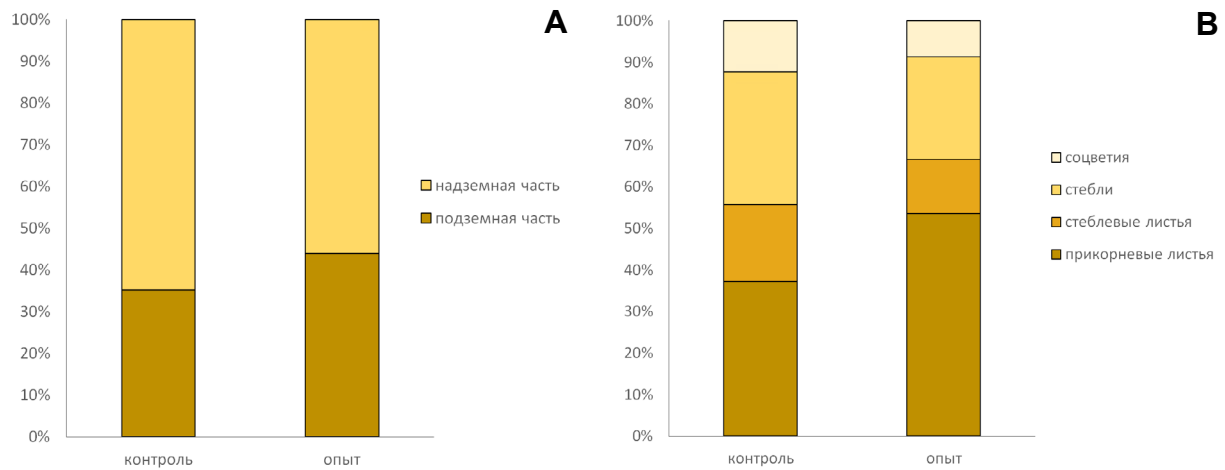


Рис. 2. Аллокация биомассы *C. nobilis*. **A** – соотношение массы подземных и надземных органов; **B** – распределение биомассы надземных органов.

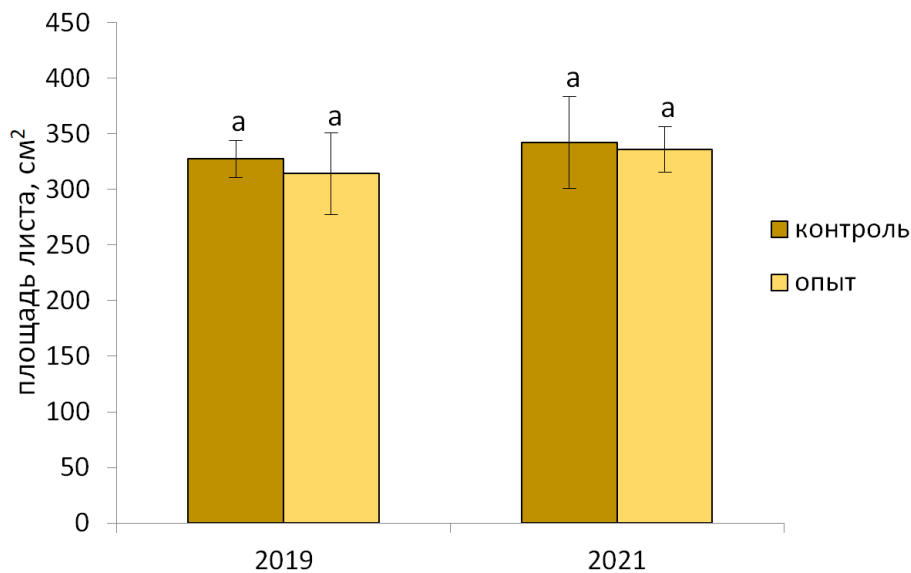


Рис. 3. Площадь листа *C. nobilis*.

вегетативное состояние (Марков и др., 1997). Роль межвидовой конкуренции в данном вопросе изучена недостаточно, но показано, что при повышении плотности в одновидовых посадках массовая доля репродуктивных органов снижается (Postma et al., 2021).

По сравнению с контрольными образцами у растений, произрастающих совместно с *H. sosnowskyi*, было отмечено повышенное содержание суммы хлорофиллов в начале вегетации и более низкое в период цветения. Известно, что при кратковременном затенении количество хлорофилла увеличивается, а при долговременном – снижается (Bell and Danneberger, 1999). В других экспериментах показано, что содержание хлорофилла увеличивается в ответ на низкий уровень стресса и уменьшается в ответ на стресс высокого уровня (Agathokleous et al., 2020). Можно сделать вывод, что в начале вегетационного периода *H. sosnowskyi* оказывает не очень сильное воздействие на *C. nobilis*. Возможно, имеет место небольшое затенение со стороны инвайдера, что и приводит к увеличению содержания хлорофилла. По мере роста растений *H. sosnowskyi* его влияние усиливается, и уровень хлорофилла у растений, произрастающих с ним в общем локалитете, становится ниже, чем у контрольных. Единственный максимум нако-

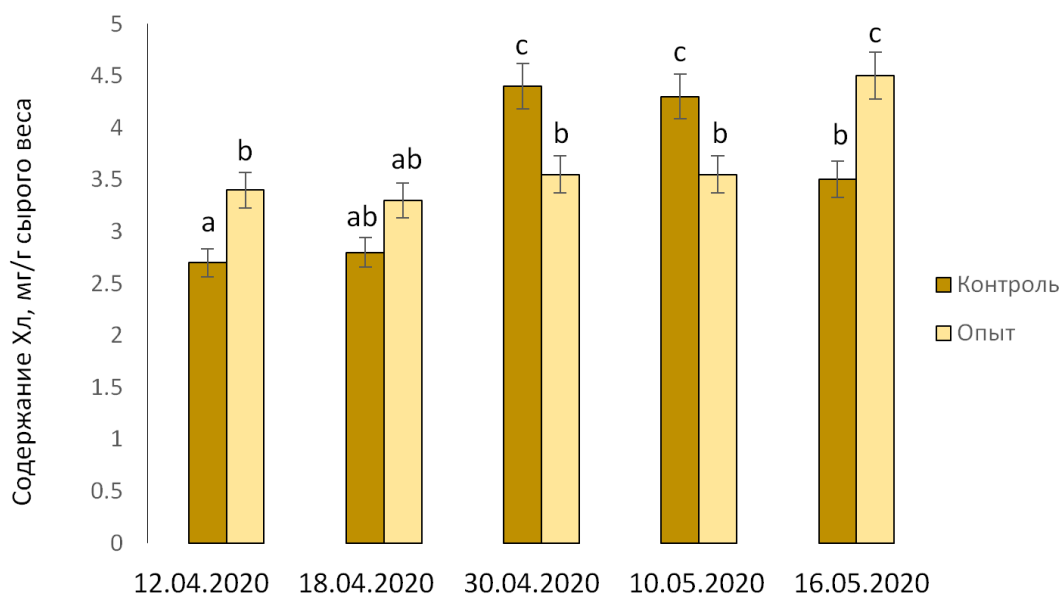


Рис. 4. Содержание Хл_(a+b) в листьях *C. nobilis*, отобранных в период активного роста.

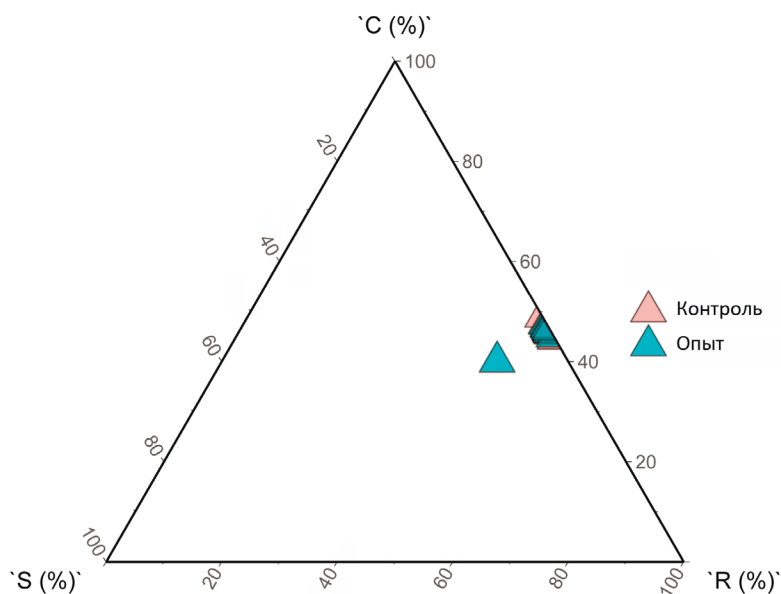


Рис. 5. Жизненная стратегия *C. nobilis* по классификации Грайма: С – конкурент, S– стресс-толерант, R– рудерал.

пления Хл_(a+b) в конце вегетационного периода, по-видимому, связан с закладкой жизнеспособного семенного потомства и подготовкой растения к вегетации следующего года. Таким образом, наши результаты свидетельствуют об угнетенном состоянии растений, произрастающих в непосредственной близости от *H. sosnowskyi*.

Что касается эколого-центрических стратегий *C. nobilis*, то полученных нами результатов недостаточно для обоснованных выводов, но можно предположить, что ухудшение эдафических условий под воздействием *H. sosnowskyi* является фактором стресса и может приводить к сдвигу параметров жизненной стратегии *C. nobilis* в сторону стресс-толерантности. Для более надежного подтверждения этой гипотезы необходимо увеличить выборку и провести дальнейшие исследования.

Заключение

Основным показателем жизнеспособности особи для растений в одной онтогенетической фазе служит биомасса, следовательно, ее снижение у *C. nobilis* под воздействием *H. sosnowskyi* в 3 раза свидетельствует об угнетенном состоянии растений. Кроме того, важным показателем является размножение. Для *C. nobilis* не характерно вегетативное размножение; таким образом, низкая массовая доля генеративных органов у растений, соседствующих с *H. sosnowskyi*, подтверждает его негативное влияние. Динамика содержания хлорофиллов в образцах свидетельствует о стрессовом воздействии инвайдера на *C. nobilis*. Можно предположить, что одним из ведущих факторов, оказывающих отрицательное воздействие на *C. nobilis*, является снижение освещенности под пологом монодоминантной заросли *H. sosnowskyi*.

Выявленные нами изменения морфологических и физиологических параметров *C. nobilis* отражают снижение жизнеспособности этих растений. Исходя из этих данных, можно предположить, что в ближайшие годы произойдет конкурентное вытеснение *C. nobilis* растениями *H. sosnowskyi*.

Список литературы

- Антипина, Г.С., Маганов, И.А., Платонова, Е.А., Фалин, А.Ю., 2017. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Ботаническом саду ПетрГУ. *Hortus botanicus* **12**, 345–351.
- Бетехтина, А.А., Сергиенко, А.О., Веселкин, Д.В., 2018. Строение корней свидетельствует о способности *Heracleum sosnowskyi* быстро поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая* **3**, 281–289. <https://doi.org/10.7868/S0002332918030050>
- Веселкин, Д.В., Иванова, Л.А., Иванов, Л.А., Микрюкова, М.А., Большаков, В.Н., Бетехтина А.А., 2017. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi*. *Доклады академии наук* **473** (1), 114–117.
- Виноградова, Ю.К., Куклина, А.Г., 2012. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. ГЕОС, Москва, Россия, 185 с.
- Виноградова, Ю.К., Майоров, С.Р., Хорун, Л.В., 2010. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). ГЕОС, Москва, Россия, 494 с.
- Кондратьев, М.Н., Бударин, С.Н., Ларикина, Ю.С., 2015. Физиолого-экологические механизмы инвазивного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в неиспользуемые агроэкосистемы. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии* **2**, 36–49.
- Лакин, Г.Ф., 1990. Биометрия. Высшая школа, Москва, СССР, 352 с.
- Майоров, С.Р., Виноградова, Ю.К., Бочкин, В.Д., 2013. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. Фитон XXI, Москва, Россия, 159 с.
- Марков, М.В., Уланова, Н.Г., Чубатова, Н.В., 1997. Род недотрога. *Биологическая флора Московской области* **13**, 128–168.
- Озерова, Н.А., Кривошеина, М.Г., 2018. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России. *Российский журнал биологических инвазий* **1**, 78–87.
- Озерова, Н.А., Широкова, В.А., Кривошеина, М.Г., Петросян, В.Г., 2017. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.). *Российский журнал биологических инвазий* **10** (3), 38–63.

- Панасенко, Н.Н., 2013. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения. *Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле»* **2**, 17–22.
- Панасенко, Н.Н., 2017. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden). *Российский журнал биологических инвазий* **10** (2), 95–106.
- Пименов, М.Г., Остроумова, Т.А., 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. КМК, Москва, Россия, 477 с.
- Попова, К.Б., Лысенков, С.Н., Талызина, И.А., Целлариус, Ф.А., 2019. Внутривидовая изменчивость удельной листовой поверхности и жизненных стратегий *Silene latifolia* Poir. (Caryophyllaceae). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* **124** (4), 37–47.
- Стогова, А.В., Зуева, М.А., Галкина, М.А., Мамонтов, А.К., 2019. Потенциально инвазионный вид *Corydalis nobilis* (Papaveraceae) в условиях главного ботанического сада (Россия). *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича* **23**, 145–153.
- Тиунов, Д.Н., Ефимик, Е.Г., 2020. Влияние борщевика Сосновского на биоразнообразие сосудистых растений ООПТ «Липовая гора» (г. Пермь). *Вестник Пермского университета. Серия Биология* **4**, 272–279. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-4-272-279>
- Ткаченко, К.Г., 2014. Род Борщевик (*Heracleum* L.) – хозяйственно полезные растения. *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле* **4**, 27–33.
- Agathokleous, E., Feng, Z., Peñuelas, J., 2020. Chlorophyll hormesis: are chlorophylls major components of stress biology in higher plants? *Science of The Total Environment* **726**, 138637. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138637>
- Asuti, G., Ciccarelli, D., Roma-Marzio, F., Trinco, A., Peruzzi, L., 2019. Narrow endemic species *Bellevalia webbiana* shows significant intraspecific variation in tertiary CSR strategy. *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **153** (1), 12–18. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1435576>
- Bell, G.E., Danneberger, T.K., 1999. Temporal shade on creeping bentgrass turf. *Crop science* **39**(4), 1142–1146.
- Brandes, D., 2013. Beitrag zur Vegetationsökologie von *Corydalis nobilis* (L.) Pers. in Helsinki (Finnland). *Braunschweiger Geobotanische Arbeiten* **10**, 29–34.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* **51** (4), 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Dalke, I.V., Chadin, I.F., Zakhochiy, I.G., Malyshev, R.V., Maslova, S.P., Tabalenkova, G.N., Golovko, T.K., 2015. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area. *PLoS One* **10** (11), e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
- Easlon, H.M., Bloom, A.J., 2014. Easy Leaf Area: Automated digital image analysis for rapid and accurate measurement of leaf area. *Applications in Plant Sciences* **2** (7), 1400033. <https://doi.org/10.3732/apps.1400033>
- Jahodová, Š., Trybush, S., Pyšek, P., Wade, M., Karp, A., 2007. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. *Diversity and Distributions* **13** (1), 99–114.

- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P. et al., 2011. TRY –a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17** (9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kraft, N.J., Crutsinger, G.M., Forrestel, E.J., Emery, N.C., 2014. Functional trait differences and the outcome of community assembly: An experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos* **123**, 1391–1399. <https://doi.org/10.1111/oik.01311>
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology* **148**, 350–382.
- Mishyna, M., Pham, V.T., Fujii, Y., 2017. Evaluation of allelopathic activity of *Heracleum sosnowskyi* Manden fruits. *Allelopathy Journal* **42** (2), 169–178.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H. et al. 2016. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* **64** (8), 167–234. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E.L., Kattge, J., Diaz, S. et al., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional ecology* **31** (2), 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* **27** (12), 1191–1191. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, et al., 2011. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* **193** (1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Postma, J.A., Hecht, V.L., Hikosaka, K., Nord, E.A., Pons, T.L., Poorter, H., 2021. Dividing the pie: A quantitative review on plant density responses. *Plant, cell & environment* **44** (4), 1072–1094. <https://doi.org/10.1111/pce.13968>
- Ravn, H.P., Treikale, O., Vanaga, I., Preikule, I., 2007. Revegetation as a part of an integrated management strategy for large *Heracleum* species. In: Pyšek, P. et al. (eds.), *Ecology and management of giant hogweed*. Atheneum Press, Gateshead, UK, 272–283.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6** (2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116** (5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Woziwoda, B., Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2019. Effects of land use change and introduction on *Vaccinium myrtillus* performance in *Pinus sylvestris* forests. *Forest Ecology and Management* **440**, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.010>
- Woziwoda, B., Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2021. Forest land use discontinuity and northern red oak *Quercus rubra* introduction change biomass allocation and life strategy of lingonberry *Vaccinium vitis-idaea*. *Forest Ecosystems* **8** (1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00287-y>

References

- Agathokleous, E., Feng, Z., Peñuelas, J., 2020. Chlorophyll hormones: are chlorophylls major components of stress biology in higher plants? *Science of The Total Environment* **726**, 138637. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138637>
- Antipina, G.S., Maganov, I.A., Platonova, E.A., Falin, A.Yu., 2017. Borshhevik Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) v Botanicheskom sadu PetrGU [*Heracleum sosnowskyi* in Botanical garden of Petrozavodsk State University]. *Hortus botanicus* **12**, 345–351. (In Russian).
- Astuti, G., Ciccarelli, D., Roma-Marzio, F., Trinco, A., Peruzzi, L., 2019. Narrow endemic species *Bellevalia webbiana* shows significant intraspecific variation in tertiary CSR strategy. *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **153** (1), 12–18. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1435576>
- Betekhtina, A.A., Sergiyenko, A.O., Veselkin, D.V., 2018. Stroyeniye korney svidelitel'stvuyet o sposobnosti *Heracleum sosnowskyi* bystro pogloshchat' resursy pri optimal'nykh pochvennykh usloviyakh [The structure of the roots indicates the ability of *Heracleum sosnowskyi* to quickly absorb resources under optimal soil conditions]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya [News of the Russian Academy of Sciences. Biological Series]* **3**, 281–289. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0002332918030050>
- Bell, G.E., Danneberger, T.K., 1999. Temporal shade on creeping bentgrass turf. *Crop science* **39**(4), 1142–1146.
- Brandes, D., 2013. Beitrag zur Vegetationsökologie von *Corydalis nobilis* (L.) Pers. in Helsinki (Finnland). *Braunschweiger Geobotanische Arbeiten* **10**, 29–34.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* **51** (4), 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Dalke, I.V., Chadin, I.F., Zakhochiy, I.G., Malyshev, R.V., Maslova, S.P., Tabalenkova, G.N., Golovko, T.K., 2015. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area. *PLoS One* **10** (11), e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
- Easlon, H.M., Bloom, A.J., 2014. Easy Leaf Area: Automated digital image analysis for rapid and accurate measurement of leaf area. *Applications in Plant Sciences* **2** (7), 1400033. <https://doi.org/10.3732/apps.1400033>
- Jahodová, Š., Trybush, S., Pyšek, P., Wade, M., Karp, A., 2007. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. *Diversity and Distributions* **13** (1), 99–114.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P. et al., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17** (9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kondratyev, M.N., Budarin, S.N., Larikova, Yu.S., 2015. Fiziologo-ekologicheskiye mekhanizmy invazivnogo proniknoveniya borshchevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden) v neispol'zuyemye agroekosistemy [Physiological and ecological mechanisms of invasive penetration of Sosnowsky hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden) into unused agroecosystems]. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii [Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy]* **2**, 36–49. (In Russian).
- Kraft, N.J., Crutsinger, G.M., Forrestel, E.J., Emery, N.C., 2014. Functional trait differences and the outcome of community assembly: An experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos* **123**, 1391–1399. <https://doi.org/10.1111/oik.01311>
- Lakin, G.F., 1990. Biometriya [Biometrics]. Vysshaya shkola, Moscow, USSR, 352 p. (In Russian).

- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology* **148**, 350–382.
- Markov, M.V., Ulanova, N.G., Chubatova, N.V., 1997. Rod nedotroga [The genus *Impatiens*]. *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti [Biological flora of the Moscow region]* **13**, 128–168. (In Russian).
- Mayorov, S.R., Vinogradova, Yu.K., Bochkin, V.D., 2013. Illyustrirovannyi katalog rasteniy, dichayushchikh v botanicheskikh sadakh Moskvy [Illustrated catalog of plants running wild in the botanical gardens of Moscow]. *Fiton XXI*, Moscow, Russia, 159 p. (In Russian).
- Mishyna, M., Pham, V.T., Fujii, Y., 2017. Evaluation of allelopathic activity of *Heracleum sosnowskyi* Manden fruits. *Allelopathy Journal* **42** (2), 169–178.
- Ozerova, N.A., Shirokova, V.A., Krivosheina, M.G., Petrosyan, V.G., 2017. Prostranstvennoe raspredelenie borshhevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi*) v dolinakh bol'shikh i srednikh rek Vostochno-Evropeiskoi ravniny (po materialam ekspeditsionnykh issledovaniy 2008–2016 gg. [The spatial distribution of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) in the valleys of big and medium rivers of the East European Plain (on materials of field studies 2008–2016)]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]* **10** (3), 38–63. (In Russian).
- Ozerova, N.A., Krivosheina, M.G., 2018. Osobennosti formirovaniya vtorichnykh arealov borshchevika Sosnovskogo i Mantegaczzi (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) na territorii Rossii [Patterns of secondary range formation for *Heracleum sosnowskyi* and *H. mantegazzianum* on the territory of Russia]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]* **1**, 78–87. (In Russian).
- Panasenko, N.N., 2013. Rasteniya-“transformer”: priznaki i osobennosti vydeleniya [Plants-“transformers”: signs and features of isolation]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya “Biologiya. Nauki o Zemle” [Bulletin of the Udmurt University. Series “Biology. Earth Sciences”]* **2**, 17–22. (In Russian).
- Panasenko, N.N., 2017. Nekotorye voprosy biologii i ekologii borshhevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden) [On certain issues of biology and ecology of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden)]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]* **10** (2), 95–106. (In Russian).
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H. et al. 2016. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* **64** (8), 167–234. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E.L., Kattge, J., Diaz, S. et al., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional ecology* **31** (2), 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Pimenov, M.G., Ostroumova, T.A., 2012. Zontichnye (Umbelliferae) Rossii [Umbelliferae of Russia]. KMK, Moscow, Russia, 477 p. (In Russian).
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* **27** (12), 1191–1191. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, et al., 2011. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* **193** (1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Popova, K.B., Lysenkov, S.N., Talyzina, I.A., Cellarius, F.A., 2019. Vnutrividovaya izmenchivost' udel'noy listvoy poverkhnosti i zhiznennykh strategiy *Silene latifolia* Poir. (Caryophyllaceae) [Intraspecific

- variability in specific leaf area and life strategies of *Silene latifolia* Poir. (Caryophyllaceae)]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Department biological]* **124** (4), 37–47. (In Russian).
- Postma, J.A., Hecht, V.L., Hikosaka, K., Nord, E.A., Pons, T.L., Poorter, H., 2021. Dividing the pie: A quantitative review on plant density responses. *Plant, cell & environment* **44** (4), 1072–1094. <https://doi.org/10.1111/pce.13968>
- Ravn, H.P., Treikale, O., Vanaga, I., Preikule, I., 2007. Revegetation as a part of an integrated management strategy for large *Heracleum* species. In: Pyšek, P. et al. (eds.), *Ecology and management of giant hogweed*. Athenaeum Press, Gateshead, UK, 272–283.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6** (2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Stogova, A.V., Zuyeva, M.A., Galkina, M.A., Mamontov, A.K., 2019. Potentsial'no invazionnyy vid *Corydalis nobilis* (Papaveraceae) v usloviyakh Glavnogo botanicheskogo sada (Rossiya) [Potentially invasive species *Corydalis nobilis* (Papaveraceae) in the Main botanical garden (Russia)]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. P.G. Smidovicha [Proceedings of the Mordovian State Natural Reserve named after P.G. Smidovich]* **23**, 145–153. (In Russian).
- Tiunov, D.N., Yefimik, Ye.G., 2020. Vliyaniye borshchevika Sosnovskogo na bioraznoobrazie sosudistykh rasteniy OOPT "Lipovaya gora" (g. Perm') [Influence of Sosnovsky's hogweed on the biodiversity of vascular plants in the Lipovaya Gora PA (Perm)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya [Bulletin of the Perm University. Series: Biology]* **4**, 272–279. (In Russian). <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-4-272-279>
- Tkachenko, K.G., 2014. Rod Borshchevik (*Heracleum* L.) – khozyaystvenno poleznyye rasteniya [The genus Hogweed (*Heracleum* L.) – economically useful plants]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya "Biologiya. Nauki o Zemle" [Bulletin of the Udmurt University. Series "Biology. Earth Sciences"]* **4**, 27–33. (In Russian).
- Veselkin, D.V., Ivanova, L.A., Ivanov, L.A., Mikryukova, M.A., Bol'shakov, V.N., Betekhtina, A.A., 2017. Sposobnost' k bystromu ispol'zovaniyu resursov kak osnova invazivnogo sindroma *Heracleum sosnowskyi* [The ability to quickly use resources as a basis invasive syndrome *Heracleum sosnowskyi*]. *Doklady akademii nauk [Reports of the Academy of Sciences]* **473** (1), 114–117. (In Russian).
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116** (5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Vinogradova, Yu.K., Kuklina, A.G., 2012. Resursnyy potentsial invazionnykh vidov rasteniy [Resource potential of invasive plant species]. GEOS, Moscow, Russia, 185 p. (In Russian).
- Vinogradova, Yu.K., Mayorov, S.R., Khorun, L.V., 2010. Chernaya kniga flory Sredney Rossii (Chuzherodnyye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii) [Black book of flora of Central Russia (Alien plant species in ecosystems of Central Russia)]. GEOS, Moscow, Russia, 494 p. (In Russian).
- Woziwoda, B., Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2019. Effects of land use change and introduction on *Vaccinium myrtillus* performance in *Pinus sylvestris* forests. *Forest Ecology and Management* **440**, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.010>
- Woziwoda, B., Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2021. Forest land use discontinuity and northern red oak *Quercus rubra* introduction change biomass allocation and life strategy of lingonberry *Vaccinium vitis-idaea*. *Forest Ecosystems* **8** (1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00287-y>