

УДК 574.91:581.1

# ОТНОСИТЕЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА И ЕЁ КОМПОНЕНТЫ У ИНВАЗИОННОГО *HERACLEUM SOSNOWSKYI* И АБОРИГЕННОГО *H. SIBIRICUM*

© 2018 Бетехтина А.А.<sup>а, \*</sup>, Ронжина Д.А.<sup>б, с</sup>, Иванова Л.А.<sup>б, с</sup>,  
Малыгин М.В.<sup>а</sup>, Иванов Л.А.<sup>б, с</sup>

<sup>а</sup> Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург 620002;

<sup>б</sup> Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук,  
Екатеринбург 620144;

<sup>с</sup> Тюменский государственный университет, Тюмень 625003;  
e-mail: \* [betechtina@mail.ru](mailto:betechtina@mail.ru)

Поступила в редакцию 22.06.2018

Исследованы относительная скорость роста проростков, надземных и подземных органов, а также функциональные показатели листьев и поглощающих корней у инвазионного вида *Heracleum sosnowskyi* и родственного аборигенного вида *H. sibiricum*. Растения выращивали в лабораторных условиях и анализировали параметры 21- и 35-дневных проростков. *H. sosnowskyi* отличался от *H. sibiricum* в 2.5 раза большей относительной скоростью роста (RGR), но прирост растений в высоту и по площади листьев был одинаковым. Абсолютные значения биомассы и общей площади листьев были вдвое выше у 35-дневных проростков инвазионного вида. Структурными особенностями листьев у 35-дневных проростков *H. sosnowskyi* были меньшая толщина и большая плотность листовой пластинки. При меньшем вкладе в биомассу подземных органов корневая система инвазионного вида была больше разветвлена, имела большую долю поглощающих корней с лучшим развитием корневых волосков. В результате, *H. sosnowskyi* по сравнению с *H. sibiricum* имел высокие темпы роста (в 2 раза) поглощающих корней и большую поглощающую поверхность корней. Сделан вывод, что структурно-функциональные особенности листьев и корней обеспечили инвазионному виду *H. sosnowskyi* вдвое более высокую скорость чистой ассимиляции углерода (NAR) и в 2.5 раза большую RGR.

**Ключевые слова:** инвазионные растения, *Heracleum sosnowskyi*, относительная скорость роста, листовые параметры, распределение биомассы, удельная длина корня, поглощающая поверхность корней.

## Введение

*Heracleum sosnowskyi* Manden. – важный инвазионный вид в Европе и России [Виноградова и др., 2010; Delivering..., 2012], имеющий кавказское происхождение [Манденова, 1951]. Биология и экология его в настоящее время хорошо изучена [Rušek et al., 2007; Виноградова и др., 2010]. Выявлено, что он активно расселяется по Евразийскому континенту, вытесняя местные виды [Baležentienė et al., 2013]. В Брянской области и Республике Коми этот вид формирует монодоминантные заросли [Панасенко, 2014, 2017; Dalke et al., 2015]. Его высокая конкурентоспособность реализу-

ется за счёт развития большой биомассы, высокого уровня фотосинтеза и транспирации [Dalke et al., 2015; Веселкин и др., 2017] и аллелопатической активности [Mishyna et al., 2017]. Установлено, что повышенная интенсивность физиологических процессов у инвазионных видов обусловлена особенностями строения фотосинтетических органов и корневой системы. Так, *H. sosnowskyi* в отличие от аборигенного вида *H. sibiricum* характеризуется более крупными клетками мезофилла листа с большим количеством хлоропластов в клетке и в единице площади листа [Веселкин и др., 2017]. Корневая система инвазионного

вида обеспечивает способность поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях за счёт большего числа порядков ветвления корневой системы, частой встречаемости эфемерных корней, большего диаметра поглощающих корней и лучшего развития элементов ксилемы [Бетехтина и др., 2018].

Помимо размеров растения, конкурентоспособность вида обеспечивается большой относительной скоростью роста (RGR, relative growth rate) [Grime et al., 1988]. В соответствии с формулами  $RGR=LAR \times NAR$  и  $RGR=LMR/LMA \times NAR$  [Lambers et al., 1998] основными компонентами RGR являются относительная площадь листьев на единицу массы растения (LAR, leaf area ratio), скорость чистой ассимиляции углерода растением (NAR, net assimilation rate), а также доля листьев в биомассе целого растения (LMR, leaf mass ratio) и сухой вес единицы площади листа (LMA, leaf mass per area). Ранее показано, что изменения относительной скорости роста могут быть обусловлены изменением какого-то одного из компонентов или нескольких компонентов и это связано с принадлежностью видов к разным жизненным формам, экологическим и функциональным группам [Van der Werf et al., 1993; Cornelissen et al., 1997; Hunt, Cornelissen, 1997; Poorter, Van der Werf, 1998; Reich et al., 1998, 2003]. NAR тесно коррелирует со скоростью фотосинтеза единицы площади листа [Poorter, Van der Werf, 1998]. Таким образом, в многочисленных работах выявлено, что скорость роста растения зависит, прежде всего, от структуры и функциональной активности листьев, размеров листового полога и распределения биомассы по органам. При этом значительно меньше информации о связи относительной скорости роста растений с характеристиками подземных органов, хотя очевидно, что интенсивность ростовых процессов должна быть обеспечена соответствующим развитием корневой системы. Известно, что RGR отрицательно связана с объёмной плотностью корня [Hummel et al., 2006] и диаметром тонких корней и положительно – с удельной длиной корней [Valverde-Barrantes et al., 2017].

Некоторые инвазионные виды отличаются высокой RGR по сравнению с аборигенными [Pyšek, Richardson, 2007; van Kleunen et al., 2010], тогда как другие сравнимы по этому показателю с местными растениями [Daehler, 2003]. Из инвазионных видов рода *Heracleum* наиболее хорошо изучен *H. mantegazzianum* Somm. Et Lev., имеющий преимущественное распространение в Европе [Виноградова и др. 2010]. У этого вида выявлена высокая скорость роста проростков в сравнении с местными зонтичными [Pyšek et al., 2007]. В то же время, для *H. sosnowskyi*, активно распространяющегося в Восточной Европе и Сибири, отсутствуют сведения по относительной скорости роста и связанным с ней параметрам. Целью данной работы было изучить RGR и её компоненты для инвазионного *H. sosnowskyi* в сравнении с близкородственным аборигенным *H. sibiricum*, а также выявить особенности строения корневой системы, обеспечивающие высокую скорость роста *H. sosnowskyi*.

### Материалы и методы

Для определения RGR растений, был использован стандартный методический подход [Pérez-Harguindeguy et al., 2013], который позволяет выявить генетически обусловленную максимальную RGR вида. Согласно этому методу, RGR должна быть измерена между 2-й и 5-й неделей от момента прорастания семян при выращивании растений в стандартных одинаковых условиях. Разные виды должны быть выращены отдельно друг от друга, чтобы исключить конкурентное, аллелопатическое и другое взаимодействие.

Для определения RGR проростки исследуемых видов были собраны в мае 2017 г. в ботаническом саду УрО РАН на участке с зарослями борщевика Сосновского. Отбирали одинаковые по высоте, неповреждённые 7-дневные проростки с одним настоящим листом и пересаживали в 0.5-литровые полиэтиленовые сосуды, заполненные предварительно прокалённым кварцевым песком. Растения выращивали в лабораторных условиях при уровне освещения 300 мкмоль фотонов/(м<sup>2</sup>с); 16-часовом фотопериоде; температуре воздуха

20 ± 2 °С. В течение всего эксперимента влажность субстрата поддерживали на уровне 70% от полной влагоёмкости. Один раз в неделю проростки поливали разбавленным в 4 раза раствором Хогланда.

Оценку высоты растений проводили на 21-й и 35-й дни у 10 растений каждого вида. Массу, распределение биомассы растений по органам, а также параметры листьев и корней определяли в возрасте проростков 21 и 35 дней у 10 растений. Для этого их выкапывали, очищали от песка, высушивали, взвешивали и рассчитывали отношение массы отдельных органов к массе целого растения.

На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012Е (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Сухой вес единицы площади листа (LMA, г/м<sup>2</sup>) вычисляли как  $LMA = DW/LA$  (DW – сухой вес листа, г; LA – площадь листа, м<sup>2</sup>). Плотность листа (LD, г/см<sup>3</sup>) рассчитывали, как  $LD = LMA/LT$  (LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м<sup>2</sup>; LT – толщина листа, мкм). Кроме этого, определяли отношение площади листьев к массе целого растения (LAR, см<sup>2</sup>/г) по формуле:  $LAR = LMR / LMA \times 100$  (LMR – доля листьев в биомассе целого растения, %; LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м<sup>2</sup>).

Изучение параметров корней проводили только на поглощающих корнях, к которым на основании анатомического анализа по присутствию первичной коры и корневых волосков относили все корни II–V дистальных порядков.

Объёмную плотность поглощающих корней (TMDr, г/см<sup>3</sup>) рассчитывали, как  $(TMDr = Mr/Vr)$  (Mr – масса корня, г; Vr – объём корня, см<sup>3</sup>). Удельную длину поглощающих корней (SLR, м/г) вычисляли как  $SLR = Lr/Mr$  (Lr – длина корня; Mr – масса корня). Определение общей и рабочей поверхности поглощающих корней проводили согласно [Колосов, 1962] в 5 биологических повторностях. Определяли число

порядков ветвления корневой системы по центробежной классификации [Berntson, 1997], главный корень считали корнем I порядка, на нем формируются корни II порядка и т. д. Свежесобранные окрашенные метиленовым синим корни раскладывали на плёнке, фотографировали, высушивали и взвешивали главный и поглощающие корни по отдельности. Толщину и длину поглощающих корней определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Встречаемость корневых волосков определяли в 15 случайно отобранных фрагментах корней длиной 1 см. Для этого в каждом фрагменте в 5 полях зрения микроскопически (Leica DM 5000; ×100) оценивали долю полей зрения с корневыми волосками.

Относительную скорость роста (RGR, мг/(г в день)) вычисляли по формуле  $RGR = (M2 - M1)/(M1 \times 14)$ , где M1 – средний сухой вес 21-дневных растений, г; M2 – средний сухой вес 35-дневных растений, г, 14 – продолжительность выращивания, дни. Скорость роста растений в высоту  $RGR_H = (H2 - H1)/(H1 \times 14)$ , где H1 – средняя высота 21-дневных растений, см; H2 – средняя высота 35-дневных растений, см. Скорость роста площади листьев определяли по формуле  $RGR_{LA} = (S2 - S1)/(S1 \times 14)$ , где S1 – средняя площадь листьев 21-дневных растений, см<sup>2</sup>; S2 – средняя площадь листьев 35-дневных растений, см<sup>2</sup>. Скорость роста корней в длину определяли только для поглощающих корней по формуле  $RGR_{RL} = (Lr2 - Lr1)/(Lr1 \times 14)$ , где Lr1 – средняя длина корней 21-дневных растений, см; Lr2 – средняя длина корней 35-дневных растений, см. Скорость чистой ассимиляции углерода (NAR, net assimilation rate) рассчитывали по формуле  $NAR = RGR/LAR$  [Lambers et al., 1998].

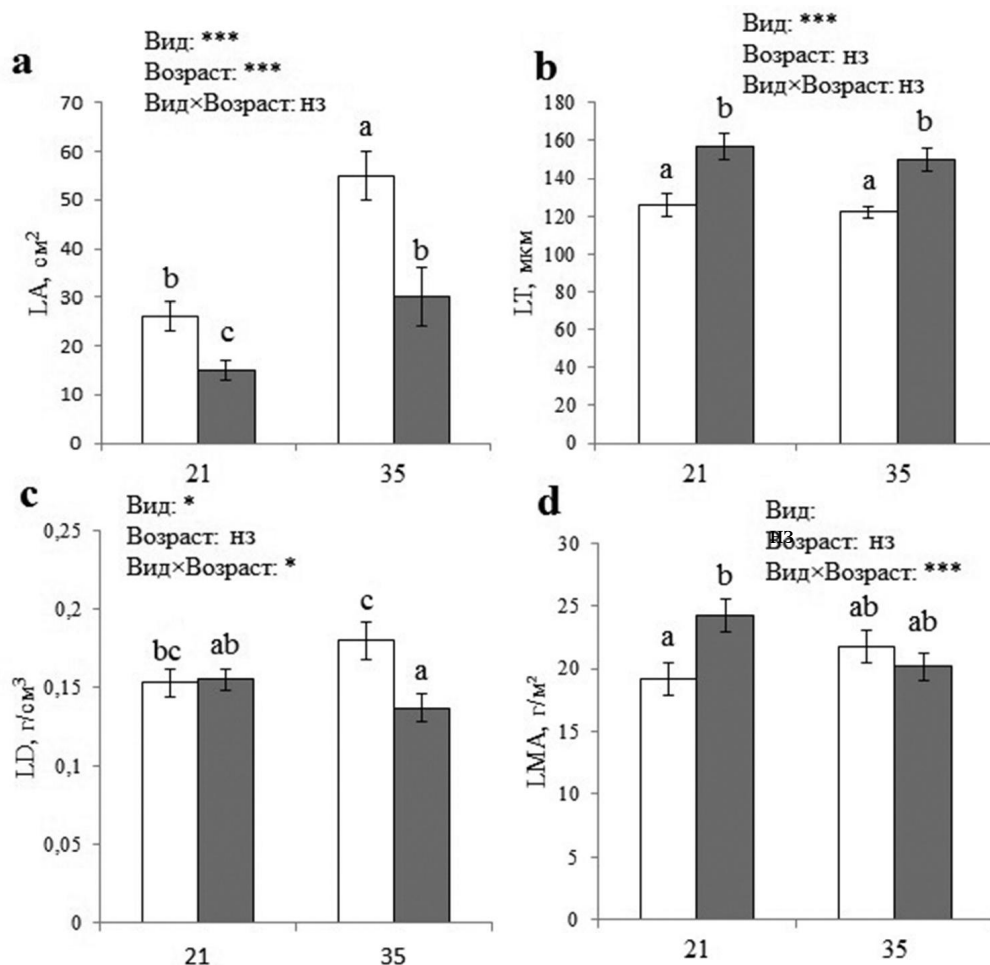
Достоверность различий между видами и вариантами оценивали: для количественных параметров, используя двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) и критерий Тьюки; для признаков, измеренных в порядковой шкале – критерий Манна-Уитни. В таблице и на графиках приведены средние значения со стандартной ошибкой.

## Результаты

Результаты эксперимента показали, что RGR инвазионного вида *H. sosnowskyi* была в 2.5 раза выше по сравнению со значениями этого параметра у аборигенного *H. sibiricum* (таблица). При этом 21-дневные растения обоих видов не различались по общей биомассе, в то время как масса 35-дневных проростков *H. sosnowskyi* была в 1.8 раза больше, чем у *H. sibiricum*. Сравнительный анализ размеров растений показал, что высота проростков и общая площадь листьев была выше у инвазионного вида независимо от возраста, но прирост растений в высоту  $RGR_H$  и по площади листьев  $RGR_{LA}$  был одинаковым. Растения *H. sosnowskyi* отличались большими значениями

LAR, и этот показатель был стабильным в процессе роста растений, в то время как у *H. sibiricum*, несмотря на увеличение относительной площади листьев с возрастом, LAR был существенно ниже как у 21-дневных, так и у 35-дневных проростков. Наряду с более высокими значениями LAR *H. sosnowskyi* обладал в 1.8 раза большей скоростью чистой ассимиляции углерода (NAR) (табл.).

В изученный период листья обоих видов борщевиков имели постоянную толщину при больших её значениях у *H. sibiricum*, но имели разные направления изменения плотности листьев (LD) с возрастом. У аборигенного вида LD снижалась, в результате чего значения LMA у 35-дневных проростков становились сходными (рис. 1).



**Рис. 1.** Листовые параметры у *Heracleum sosnowskyi* (светлые столбцы), *Heracleum sibiricum* (тёмные столбцы). По оси X указан возраст растений: 21 и 35 дней. LA – площадь листьев, LT – толщина листьев, LD – плотность листьев, LMA – сухой вес единицы площади листьев. Представлены результаты дисперсионного анализа по влиянию факторов: «Вид», «Возраст» и их взаимодействию «Вид × Возраст». Уровень значимости F-критерия: \*  $p \leq 0.05$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$ , нз – не значимо. Разные буквы над столбцами обозначают различия между видами и возрастными группами согласно Тьюки тесту на уровне  $p \leq 0.05$ .

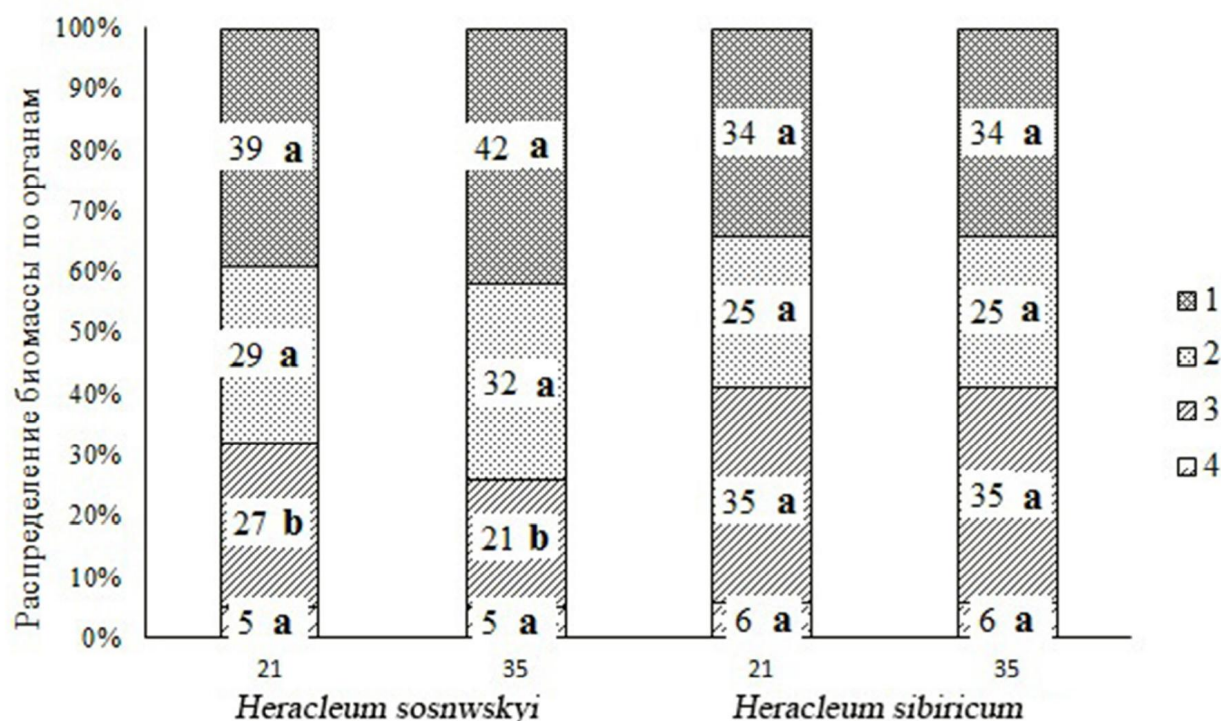
**Таблица.** Относительная скорость роста и функциональные параметры 21- и 35-дневных растений *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum sibiricum* (среднее  $\pm$  ошибка среднего); разные буквы – различия между видами и возрастными значимы на уровне  $p \leq 0.05$ , одинаковые буквы указывают на отсутствие различий.

Показатели	<i>Heracleum sosnowskyi</i>		<i>Heracleum sibiricum</i>	
	Возраст проростков, дни			
	21 (n=10)	35 (n=10)	21 (n=10)	35 (n=10)
RGR, мг/г в день	82.4		32.5	
RGR <sub>H</sub> , мм/см в день	0.10		0.13	
RGR <sub>LA</sub> , мм <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> в день	8.0		8.0	
RGR <sub>RL</sub> , мм/ см в день	1.12		0.60	
NAR, г/м <sup>2</sup> в день	4.2		2.4	
Сухая биомасса, г	0.13 $\pm$ 0.02 b	0.28 $\pm$ 0.03a	0.11 $\pm$ 0.01 b	0.16 $\pm$ 0.02 b
Высота растения, см	14.7 $\pm$ 0.8 b	16.7 $\pm$ 0.1 a	12.3 $\pm$ 0.6 c	14.5 $\pm$ 1.2 b
LAR, м <sup>2</sup> /кг	19.6 $\pm$ 1.7 a	19.6 $\pm$ 1.4 a	13.3 $\pm$ 1.2 c	17.3 $\pm$ 1.7 b
Число порядков ветвления корней, порядки	3–4	4–5	3–4	3–4
Доля поглощающих корней в биомассе корневой системы, %	17.0 $\pm$ 2.7 ab	21.4 $\pm$ 3.2 a	14.7 $\pm$ 1.7 b	15.0 $\pm$ 1.6 b
Общая длина поглощающих корней, см	82.5 $\pm$ 10.2 b	211.3 $\pm$ 52.2 a	58.1 $\pm$ 5.7 b	106.5 $\pm$ 31.0 b
Толщина поглощающих корней, мм	0.40 $\pm$ 0.02 a	0.40 $\pm$ 0.02 a	0.39 $\pm$ 0.02 a	0.37 $\pm$ 0.01 a
SRL, м/г	153.9 $\pm$ 32.2 a	112.8 $\pm$ 6.9 ab	92.7 $\pm$ 11.0 b	99.2 $\pm$ 9.6 ab
TMDг, мг/см <sup>3</sup>	74.4 $\pm$ 14.9 b	71.5 $\pm$ 3.8 ab	92.4 $\pm$ 17.8 ab	95.3 $\pm$ 7.6 a
Встречаемость корневых волосков, %	–	47.8 $\pm$ 7.1 b	–	27.8 $\pm$ 3.1 a
Общая поверхность корней, м <sup>2</sup>	0.26 $\pm$ 0.07 b	0.61 $\pm$ 0.10 a	0.12 $\pm$ 0.04 b	0.31 $\pm$ 0.05 b
Поглощающая поверхность корней, м <sup>2</sup>	0.092 $\pm$ 0.023b	0.274 $\pm$ 0.047a	0.072 $\pm$ 0.025b	0.100 $\pm$ 0.023b
Доля поглощающей поверхности корней от общей, %	36.3 $\pm$ 1.7 b	45.0 $\pm$ 3.8 b	61.4 $\pm$ 6.0 a	31.9 $\pm$ 3.4 b

**Примечание.** RGR – относительная скорость роста проростков по биомассе; RGR<sub>H</sub> – относительная скорость роста проростков в высоту; RGR<sub>LA</sub> – относительная скорость роста листьев по площади; RGR<sub>RL</sub> – относительная скорость роста корней в длину; NAR – скорость чистой ассимиляции углерода; LAR – отношение площади листьев к массе растения; SRL – удельная длина корней; TMDг – плотность корней. «–» – Встречаемость корневых волосков была измерена только у 35-дневных растений изученных видов.

В отличие от скорости роста площади листьев, прирост поглощающих корней в длину у инвазионного вида была в два раза выше, чем у местного. Растения *H. sosnowskyi* на протяжении всего роста отличались более разветвлённой корневой системой. В возрасте 21 дня у растений обоих видов максимальное число порядков ветвления корней было III–IV, при этом максимальное число порядков IV – зафиксировано у 60% особей инвазионного вида и у 20% особей местного вида. В возрасте 35 дней 86% растений *H. sosnowskyi* уже имели разветвление корневой системы до V порядков, тогда как у особей *H. sibiricum* в этом возрасте было III–IV порядка. Анализ распределения биомассы по органам показал, что доля корневой системы в биомассе растений у инвазионного вида была значительно ниже, чем у местного вида. В возрасте 35 дней

доля поглощающих корней в общей массе корневой системы у *H. sosnowskyi* была больше и составляла 21% по сравнению с 15% у *H. sibiricum* (табл.). При этом у инвазионного вида на протяжении эксперимента был стабильно низкий вклад в биомассу главного корня в сравнении с местным видом (рис. 2). Общая поверхность корней увеличивалась у обоих видов в процессе роста, но у *H. sosnowskyi* она была в 2 раза больше. При этом доля поглощающей поверхности корня изменялась в разных направлениях, а именно у *H. sosnowskyi* значение показателя увеличивалось в 1.3 раза, а у *H. sibiricum* уменьшалось в 2 раза. Встречаемость корневых волосков в 1.7 раза была больше у инвазионного вида в сравнении с местным. Удельная длина поглощающих корней и их плотность у двух видов не различались.



**Рис. 2.** Распределение биомассы по органам у *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum sibiricum* возрастом 21 и 35 дней. 1 – листья, 2 – стебли, 3 – главный корень, 4 – поглощающие корни. Цифры на столбцах диаграммы – средние значения доли органов ( $n=10$ ). Разные буквы в столбцах обозначают различия по признаку между видами и возрастами согласно Тьюки тесту на уровне  $p \leq 0.05$ .

## Обсуждение

В нашем эксперименте при выращивании в одинаковых условиях выявлена значительно большая RGR у инвазионного вида *H. sosnowskyi* по сравнению с филогенетически близким аборигенным видом *H. sibiricum* (табл.). Для близкородственного вида *H. mantegazzianum*, инвазионного для Европы, обнаружена ещё более высокая RGR (156 мг/г день) [Pušek et al., 2007]. Ранее было показано, что большая RGR нередко наблюдается у инвазионных видов, но не является их обязательным свойством [Pušek, Richardson, 2007]. Несмотря на значительные темпы прироста биомассы (RGR), изученные нами виды рода *Heracleum* не различались по динамике прироста размеров надземных органов, а именно высоты растения ( $RGR_H$ ) и площади листьев ( $RGR_{LA}$ ) (табл.). Тем не менее, 35-дневные проростки инвазионного *H. sosnowskyi* превышали проростки аборигенного *H. sibiricum* не только по биомассе, но и по высоте растений и площади листьев (табл., рис. 1а). Большие размеры 35-дневных растений *H. sosnowskyi* были обусловлены изначально большими значениями этих параметров (высота растений и площадь листьев) у 21-дневных растений этого вида по сравнению с *H. sibiricum*. При одинаковой биомассе 21-дневных проростков почти вдвое большая площадь листьев у инвазионного вида обусловила большие значения LAR, который является важным компонентом RGR (исходя из формулы  $RGR = LAR \times NAR$  [Lambers et al., 1998]). Ранее показано, что инвестиции в площадь листа на ранних этапах онтогенеза, сильно увеличивают потенциал роста травянистых растений [Hunt, Cornelissen, 1997]. Структурными особенностями листьев 21-дневных проростков инвазионного вида, позволяющими ему развивать большую листовую поверхность, были меньшая толщина и LMA листовой пластинки (рис. 1 b, d). Низкие значения LMA часто отличают инвазионные виды от аборигенных [Ронжина, 2006, 2017; Pušek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012].

Вторым важным компонентом RGR является NAR, которая напрямую характеризует чистую ассимиляционную активность растения и зависит от интенсивности фотосинтеза, дыхания и соотношения фотосинтетических и нефотосинтетических органов. Результаты нашего исследования выявили значительно большую NAR инвазионного вида *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенным *H. sibiricum* (табл.). Поскольку доля листьев в массе целого растения не различалась между видами, то наиболее вероятной причиной повышенной NAR являлась большая скорость фотосинтетических процессов. Ранее, более высокий уровень фотосинтеза был обнаружен у *H. sosnowskyi* по сравнению с *H. sibiricum* [Веселкин и др., 2017].

В отличие от скорости роста надземных органов прирост корней в длину ( $RGR_{RL}$ ) у изученных видов рода *Heracleum* был сопряжён со скоростью прироста биомассы (RGR) и у инвазионного вида был также вдвое больше по сравнению с аборигенным (табл.). У *H. sosnowskyi* также чаще встречались корневые волоски. Большая  $RGR_{RL}$  и развитие корневых волосков позволили *H. sosnowskyi* сильно увеличить поглощающую поверхность корней по отношению к общей поверхности корневой системы, что указывает на высокую конкурентоспособность инвазионного вида в подземной сфере. Развитие поглощающей поверхности корней является одним из факторов, обеспечивающих большую RGR инвазионного вида *H. sosnowskyi*. Для изученных видов борщевиков в эксперименте характерна одинаковая толщина, удельная длина и плотность поглощающих корней, что в целом не соответствует опубликованному ранее данным по инвазионным и аборигенным растениям. Так, для инвазионных деревьев была показана высокая удельная длина корней (SRL) [Jo et al., 2015], которая тесно положительно коррелирует с малыми диаметром и плотностью корней и высокой относительной скоростью роста. Отсутствие подобных различий в нашем исследовании, видимо, связано с иным методическим подходом: мы к поглощающим корням относили корни с первичной корой и ризодер-

мой, в отличие от Jo et al. [2015], в исследованиях которых к тонким корням относили все корни диаметром менее 1 мм.

Установленная нами ранее большая толщина поглощающих корней *H. sosnowskyi* по сравнению с аборигенными и отсутствие таких различий в эксперименте может быть следствием того, что у проростков мы не обнаружили толстые эфемерные поглощающие корни, которые часто встречались у генеративных особей в природных условиях [Бетехтина и др., 2018].

На протяжении всего периода выращивания у инвазионного вида был меньше вклад в биомассу корневой системы. Показано, что для быстрорастущих видов характерен меньший вклад биомассы в нефотосинтезирующие органы, что позволяет увеличить рост листьев [Grime, Hunt, 1975]. Однако если анализировать вклад в биомассу подземных органов главного и поглощающих корней, то важным отличием инвазионного вида была меньшая доля главного корня. Вероятно, меньший вклад в развитие главного корня, который не участвует в поглощении, позволяет сократить затраты на поверхности, которые не задействованы в перехвате воды и минеральных веществ. Главный корень выполняет опорную, проводящую и запасающую функции [Эзау, 1980], последняя, скорее всего, обуславливает его высокую энергетическую стоимость, что сказывается на темпах роста растений с крупным главным корнем.

Инвазионный вид отличался большим разветвлением корневой системы. Как правило, эта черта характерна для безмикоризных или факультативно микоризных растений. Ранее нами показано, что на Среднем Урале у *H. sosnowskyi* в части местообитаний развитие микоризы могло достигать высоких значений, а в других – в корнях не найдено арбускул, основных симбиотических структур арбускулярных микориз [Веселкин и др., 2017]. Это свидетельствует о пластичности корневой системы, способности осуществлять почвенное питание как в условиях конкуренции за почвенные ресурсы (при помощи микоризных грибов), так и в условиях их бога-

того обеспечения (без участия микоризных грибов).

### Заключение

Таким образом, *H. sosnowskyi* обладал более высокой относительной скоростью роста, которая была обусловлена как большими размерами листовой поверхности, так и большей активностью ассимиляционных процессов в листьях. В подземной сфере высокая RGR инвазионного *H. sosnowskyi* была обеспечена морфологическими особенностями корневой системы, а именно большей долей поглощающих корней в массе корневой системы, увеличения их длины, разветвлённости и встречаемости корневых волосков. Это способствовало развитию поглощающей поверхности корня, которая обеспечила поглощение воды и минеральных веществ, необходимые для достижения большой скорости роста.

### Благодарности

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания № 6.7696.2017/8.9 и проекта № АААА-А17-117072810011-1 Российского федерального бюджета.

### Литература

- Бетехтина А.А., Сергиенко А.О., Веселкин Д.В. Структура корней свидетельствует о способности *Heracleum sosnowskyi* быстро поглощать ресурсы при оптимальных почвенных условиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2018. № 3. С. 281–289.
- Веселкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А. и др. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады Академии Наук. Серия биологическая. 2017. Т. 473. № 1. С. 53–56.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Колосов И.И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1962. 387 с.
- Манденова И.П. Борщевик – *Heracleum L.* // Флора СССР. 1951. № 17. С. 223–259.
- Панасенко Н.Н. Чёрный список флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 127–132.



- Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 95–106.
- Ронжина Д.А. Физиологические аспекты натурализации *Elodea canadensis* Michx. // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы / Ред. О.Г. Баранова, А.Н. Пузырёв. Ижевск: Изд-во Удмуртского у-та, 2006. С. 87–88.
- Ронжина Д.А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 68–79.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.
- Baležentienė L., Stankevičienė A., Snieškienė V. *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) seed productivity and establishment in different habitats of central Lithuania // Ekologija. 2013. Vol. 59. No. 3. P. 123–133.
- Berntson G.M. Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies // New Phytologist. 1997. Vol. 135. No. 4. P. 621–634.
- Cornelissen J.H.C., Werger M.J.A., Castro-Diez P. et al. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types // Oecologia. 1997. Vol. 111. No. 4. P. 460–469.
- Daehler C.C. Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2003. Vol. 34. No. 1. P. 183–211.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* Plants in Monostand on Invaded Area // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. No. 11. P. e0142833.
- Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE). (Электронный ресурс). / Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe, 2012 // (<http://www.europe-aliens.org/>). Проверено 01.12.2016.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative Plant Ecology. Dordrecht: Springer, 1988. 752 p.
- Grime J.P., Hunt R. Relative Growth-Rate: Its Range and Adaptive Significance in a Local Flora // Journal of Ecology. 1975. Vol. 63. No. 2. P. 393–422.
- Hovick S.M., Peterson C.J., Carson W.P. Predicting invasiveness and range size in wetland plants using biological traits: a multivariate experimental approach // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100. No. 6. P. 1373–1382.
- Hummel I., Vile D., Violle C. et al. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species // New Phytologist. 2006. Vol. 173. No. 2. P. 313–321.
- Hunt R., Cornelissen J.H.C. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species // New Phytologist. 1997. Vol. 135. No. 3. P. 395–417.
- Jo I., Fridley J.D., Frank D.A. Linking above- and belowground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests // Biological Invasions. 2015. Vol. 17. No. 5. P. 1545–1554.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant Physiological Ecology. New York: Springer, 1998. 605 p.
- Myshina M., Pham V.T.T., Fujii Y. Evaluation of allelopathic activity of *Heracleum sosnowskyi* Manden. fruits // Allelopathy Journal. 2017. Vol. 42. No. 2. P. 169–178.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2013. Vol. 61. No. 3. P. 167–234.
- Poorter H., Van der Werf A. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species // Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences / Eds.: H. Lambers, H. Poorter, M. Van Vuuren. Leiden, 1998. P. 309–336.
- Pyšek P., Cock M., Nentwig W. et al. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum Mantegazzianum*). Gateshead: CABI Pub., 2007. 352 p.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? // Biological Invasions / Eds.: W. Nentwig. Berlin; Heidelberg: Springer, 2007. P. 97–125.
- Reich P.B., Buschena C., Tjoelker M.G. et al. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences // New Phytologist. 2003. Vol. 157. No. 3. P. 617–631.
- Reich P.B., Walters M.B., Tjoelker M.G. et al. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate // Functional Ecology. 1998. Vol. 12. No. 3. P. 395–405.
- Valverde-Barrantes Oscar J., Freschet Grégoire T., Roumet C. et al. A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine root tissues in seed plants // New Phytologist. 2017. Vol. 215. No. 4. P. 1562–1573.
- Van der Werf A., van Nuenen M., Visser A.J. et al. Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply // Oecologia. 1993. Vol. 94. No. 3. P. 434–440.
- Van Kleunen M., Weber E., Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species // Ecology letters. 2010. T. 13. No. 2. C. 235–45.

# RELATIVE GROWTH RATE AND ITS COMPONENTS IN INVASIVE SPECIES *HERACLEUM SOSNOWSKYI* AND CONGENERIC NATIVE *H. SIBIRICUM*

© 2018 Betekhtina A.A.<sup>a, \*</sup>, Ronzhina D.A.<sup>b, c</sup>, Ivanova L.A.<sup>b, c</sup>,  
Malygin M.V.<sup>a</sup>, Ivanov L.A.<sup>b, c</sup>

<sup>a</sup>Ural Federal University the first President of Russia B.N. Yeltsin, Ekaterinburg, 620002;

<sup>b</sup>Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Ekaterinburg, 620144;

<sup>c</sup>Tyumen State University, Tyumen, 625003;

e-mail: \* [betekhtina@mail.ru](mailto:betekhtina@mail.ru)

We studied the relative growth rate of seedlings, aboveground and underground organs, as well as functional traits of leaves and absorbing roots in the invasive species *Heracleum sosnowskyi* and congeneric native species *H. sibiricum*. The plants were grown in laboratory conditions and the parameters of 21- and 35-day-old seedlings were analyzed. The relative growth rate (RGR) of *H. sosnowskyi* differed from that of *H. sibiricum* by 2.5 times, but the growth rate of plants in height and in the leaves area was similar. Plant biomass and total leaf area were twice as high in 35-day-old seedlings of invasive species. Structural features of the leaves in *H. sosnowskyi* 35-day-old seedlings were a lower leaf thickness and a higher leaf density. Invasive species had a lower root mass ratio, but its roots were more branched with a greater ratio of absorbing roots and a better development of the root hairs. As a result, *H. sosnowskyi* had a higher growth rate of absorbing roots (by 2 times) and a larger absorbing surface in relation to total root surface. We concluded that the structural and functional traits of the leaves and roots provided a twice higher net assimilation rate (NAR) and 2.5 times larger RGR in the invasive species *H. sosnowskyi*.

**Key words:** invasive plants, *Heracleum sosnowskyi*, relative growth rate, leaf traits, biomass allocation, specific root length, absorbing root surface.