

ДИНАМИКА РОСТА ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) H. KARST., PINACEAE) В ЗАРОСЛЯХ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN., ARIACEAE) В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2026 Озерова Н.А.^{1*}, Осипов Ф.А.², Петросян В.Г.², Дергунова Н.Н.²,
Кривошеина М.Г.²

¹Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова, РАН, Москва, 109012, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

e-mail: *ozerova-nad@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.03.2026. После доработки 23.05.2026. Принята к публикации 02.06.2026.

В работе оценена возможность использования ели европейской (*Picea abies*) для ограничения распространения инвазионного вида – борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в условиях старозалежного луга. Исследование проводили в 2018–2024 гг. на экспериментальном участке площадью 0.58 га в Московской области. Саженцы ели возрастом 5–10 лет высаживали как в зарослях борщевика, так и на сравнительных участках с различным уровнем освещённости (березняк, ельник, открытый луг). В ходе исследования регулярно оценивали выживаемость растений, измеряли их высоту и годовые приросты. Для анализа влияния начальной высоты саженцев и условий среды обитания на рост ели применялась обобщённая линейная смешанная модель (GLMM) с учётом повторных измерений. Показано, что рост ели статистически значимо зависит как от исходной высоты посадочного материала, так и от световых условий. В условиях затенения под пологом борщевика отмечены угнетение роста и повышенная вариабельность приростов, однако часть саженцев сохраняла способность к устойчивому развитию. Результаты указывают на возможность использования древесной растительности как фактора биологического контроля инвазионных видов за счёт изменения светового режима и формирования сомкнутого полога.

Ключевые слова: инвазионный вид, биологический контроль, *Picea abies*, лесовосстановление, конкуренция растений, затенение, рост растений, смешанные модели (GLMM), Московская область
DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-113-136

Введение

В настоящее время борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) широко распространился на территории Российской Федерации и во многих регионах рассматривается как опасный инвазионный вид, подлежащий контролю и ограничению распространения [Самые опасные ..., 2018; Федеральный закон № 294-ФЗ, 2025]. Его активное расселение связано с высокой семенной продуктивностью, эффективным ветровым и антропогенным переносом диаспор, а также способностью формировать плотные монодоминантные заросли, подавляющие аборигенную растительность [Ozerova, 2021].

Актуальность настоящего исследования обусловлена необходимостью разработки экологически ориентированных и долгосроч-

ных методов ограничения распространения данного вида. В последние годы меры борьбы с *H. sosnowskyi* в значительной степени основаны на механическом и химическом воздействии, однако их эффективность часто ограничивается кратковременным эффектом и необходимостью регулярного повторения мероприятий [Методические рекомендации, 2008; Далькэ, Чадин, 2010; Далькэ и др., 2018; Егоров и др., 2012; Егоров, Шаповалов и др., 2021]. В связи с этим возрастает интерес к подходам, основанным на управлении растительными сообществами и усилении биотической резистентности экосистем [D'Antonio, Meyerson, 2002; Levine et al., 2004].

В Шаховском муниципальном округе Московской области был выявлен участок старозалежного луга, на котором сформировались

сплошные заросли *H. sosnowskyi* высотой более 2 м. Учитывая семенной характер распространения вида, а также возможность переноса диаспор ветром и с участием человека, существовал риск дальнейшего проникновения вида на прилегающие территории садоводческого товарищества [Кривошеина и др., 2020]. При преобладании ветров западного направления [Агроклиматические ресурсы..., 1976] это создавало потенциальные условия для расширения ареала вида и формирования устойчивого источника инвазии.

Природные условия восточной части Шаховского муниципального округа характеризуются распространением тяжёлых суглинистых почв и растительных сообществ лесного типа с преобладанием *Picea abies* (L.) Karst., включая березняки, осинники и ольшаники [План..., 1951]. В этих условиях борщевик занимает преимущественно нарушенные и открытые местообитания, включая старозалежные луга и опушки леса, и демонстрирует выраженную зависимость от высокой освещённости.

По литературным данным, *H. sosnowskyi* преимущественно встречается на открытых участках, тогда как в сомкнутых лесных сообществах его присутствие ограничено или отсутствует [Гельтман, 2009; Лунева, 2014; Ozerova, 2021; Арепьева, 2022; Куклина и др., 2023]. Это указывает на высокую чувствительность вида к затенению и потенциальную уязвимость к конкуренции со стороны древесной растительности. Данные закономерности согласуются с общими представлениями о роли светового режима в структуре растительных сообществ и конкурентных взаимодействиях [Valladares, Niinemets, 2008].

В рамках современных стратегий контроля инвазий рассматривается возможность использования древесной растительности для ограничения распространения инвазионных видов, преимущественно успешных в открытых местообитаниях за счёт формирования сомкнутого полога и снижения доступности света [Levine et al., 2004; Byun et al., 2018; Weidlich et al., 2020]. Однако остаётся недостаточно изученным, в какой степени данный механизм реализуется на ранних стадиях сукцессии и какие характеристики посадочного

материала определяют успешность древесных растений в условиях интенсивной конкуренции с высокотравной растительностью.

На этом фоне в рамках работ по расчистке территории был обнаружен самосев *P. abies*, что послужило основанием для постановки задачи оценки его роста в условиях конкуренции с борщевиком. С учётом теневыносливости ели и её способности формировать сомкнутый древесный полог была выдвинута гипотеза о возможности использования данного вида как элемента биологического контроля *H. sosnowskyi* за счёт изменения светового режима и структуры растительного сообщества, что согласуется с представлениями о конкуренции за ресурсы и роли светового фактора в формировании растительных сообществ [Tilman, 1982; Grime, 2001; Heiskanen, 2004].

При этом ключевым остаётся вопрос о роли исходных морфометрических характеристик растений, прежде всего их начальной высоты, в определении конкурентоспособности. В условиях размерно-асимметричной конкуренции за свет более крупные растения могут получать непропорционально больше ресурсов, что определяет их преимущество в росте и выживании [Weiner, 1990; Schwinning, Weiner, 1998]. В частности, остаётся недостаточно количественно описанным, существует ли пороговое значение начальной высоты, обеспечивающее выход саженцев из-под затенения травянистым ярусом и переход к устойчивому росту.

Экологические свойства ели связаны с её способностью переносить затенение в молодом возрасте и формировать плотный полог по мере роста [Heiskanen, 2004]. Кроме того, древесные насаждения могут оказывать влияние не только на световой режим, но и на микроклиматические условия, включая ветровой режим, что потенциально может снижать эффективность распространения семян инвазионных видов.

Следует отметить, что в ряде исследований показано негативное влияние *H. sosnowskyi* на молодые лесные культуры, включая снижение прироста и повышенную смертность хвойных пород [Егоров и др., 2012; Егоров, Павлюченкова, 2021]. Однако эти работы, как

правило, проводились на стандартном посадочном материале молодого возраста, что ограничивает применимость полученных результатов к ситуациям с более вариативными исходными условиями.

В рамках настоящего исследования были проверены следующие гипотезы: рост *P. abies* в зарослях *H. sosnowskyi* ограничивается условиями затенения; начальная высота саженцев является ключевым фактором, определяющим их способность преодолевать конкуренцию за свет; существует пороговое значение начальной высоты, обеспечивающее выход растений выше травяного полога на ранних стадиях развития.

Цель настоящего исследования заключалась в оценке динамики роста *P. abies* в зависимости от начальной высоты саженцев в условиях конкуренции с *H. sosnowskyi*, а также в анализе факторов, определяющих успешность преодоления затенения и выхода растений в верхний ярус растительного покрова.

Материалы и методика

Объект и условия исследования

Исследование проводилось в период 2018–2024 гг. на старозалежном лугу площадью 0.58 га, сформировавшемся на месте бывшего сельскохозяйственного угодья (пастбища, впоследствии сенокоса; координаты: 55.985147° с. ш., 35.588474° в. д.; 55.984708° с. ш., 35.590534° в. д.). В восточной части участок пересекают автомобильная дорога и линия электропередачи. В начале 1990-х гг. на территории сформировалась несанкционированная свалка бытового мусора (полиэтиленовая плёнка, мешки и др.), что препятствовало проведению агротехнических мероприятий и вовлечению участка в сельскохозяйственный оборот.

С момента прекращения хозяйственного использования территория подверглась естественной сукцессии, в результате которой доминирующее положение заняла крапива (*Urtica dioica* L.). Рельеф участка неоднороден: наблюдается общий уклон к западу, а также наличие локальной западины в центральной части и возвышенности в восточной зоне, протягивающейся в меридиональном направлении. Вследствие этого высота

травянистого покрова варьирует по территории, увеличиваясь в направлении от востока к западу и достигая максимальных значений в центральной пониженной части.

В 2017 г. территория была обследована маршрутным методом. Были зафиксированы границы участка, занятого борщевиком Сосновского, с использованием навигационных возможностей мобильного телефона и составлена картосхема. Полученные координаты были импортированы в Google Earth для сопоставления с архивными космическими снимками. Для анализа использованы доступные в Google Earth мультимедийные изображения за период 2004–2017 гг. Снимки с пространственным разрешением от ~0.5 до 30 м были получены с различных спутниковых платформ, включая Landsat.

Границы зарослей борщевика определялись методом визуального дешифрирования, преимущественно по снимкам ранневесеннего периода, на которых растения хорошо выделяются по спектральным и текстурным признакам. Площадь зарослей рассчитывалась путём векторизации контуров (обводки полигонов) в среде Google Earth с последующим автоматическим вычислением площади.

Установлено, что в 2011 г. площадь зарослей составляла около 0.04 га, а к летнему периоду 2017 г. увеличилась до примерно 0.25 га (рис. 1–2). Расселение борщевика Сосновского на участке, по-видимому, началось в 2004–2006 гг. с западной стороны. Распространение происходило преимущественно в восточном направлении, что, вероятно, связано с преобладанием ветров западного направления.

Посадочный материал и схема размещения

Посадочный материал ели европейской *P. abies* был заготовлен на территории СНТ «Природа» осенью 2018 г. и весной 2020 г. Пересадку проводили непосредственно после выкопки при благоприятных погодных условиях (сырая пасмурная погода), что обеспечило высокую приживаемость растений.

Всего было использовано 113 саженцев с открытой корневой системой высотой от 16 до 90 см. Из них 96 экземпляров высажены в 2018 г., а 17 – в 2020 г. Возраст посадочного



Рис. 1. Старозалежный луг с участком сплошных зарослей борщевика Sosnovskogo к западу от СНТ «Природа». Космический снимок Google. Май 2017 г.

материала (5–10 лет) оценивался косвенно на основании данных о сроках и периодичности расчистки древесной растительности на территории СНТ «Природа», а также морфологических признаков растений. Вследствие различий условий произрастания, обуслов-

ленных различиями микрорельефа, степени затенения, увлажнения почвы и антропогенного воздействия (близость к строениям и дорожной сети), растения до пересадки существенно различались по высоте, архитектонике и форме кроны.



Рис. 2. Вид на центральную и восточную части старозалежного луга с зарослями борщевика Sosnovskogo. 7.10.2017. Фотография Н.А. Озеровой.



Рис. 3. Вид на западную окраину старозалежного луга с зарослями борщевика Sosnovskogo и крапивы. 20.10.2018. Фотография Н.А. Озеровой.

Часть саженцев (21 экземпляр), высаженная в 2018 г., была размещена на участке разнотравного луга вне зоны распространения борщевика и использовалась в качестве сравнительного варианта вне зоны его влияния. В условиях Шаховского района Московской области ель естественным образом возобновляется не только на лугах, но и в лесах. В этой связи для сравнительного анализа использовались также наблюдения за ростом ели в ельнике и березняке, где наблюдаются разные условия затенения.

Подготовка участка и условия выращивания

Перед посадкой в конце лета 2018 г. на опытном участке были проведены механические воздействия на заросли борщевика: частичное повреждение цветоносов и крупных листьев. В результате на момент закладки опыта сформировался травостой, представленный преимущественно борщевиком высотой до 0.5 м (рис. 3).

Саженцы ели высаживались в местах с разреженной растительностью внутри и по краям зарослей борщевика, рядами, ориентированными перпендикулярно господствующему направлению ветра. Посадки организовывались в виде нескольких рядов по 4–7 растений в каждом. Расстояние между растениями варьировало от ~0.3 м для мелких саженцев до ~1.5 м для более высоких экземпляров. Междурядья составляли 2–7 м.

Высота листового полога борщевика к началу цветения достигала 1.2–1.4 м, а в пониженных участках – до 1.6 м. Таким образом, после пересадки все растения ели развивались в условиях затенения под пологом борщевика.

В связи с необходимостью предотвращения дальнейшего распространения борщевика Сосновского с экспериментального участка проводились сбор и уничтожение максимально возможного количества семян. С этой целью проводилась ежегодная обрезка соцветий в период их формирования (июнь – сентябрь). В течение периода исследования заросли борщевика постепенно изреживались, но розетки листьев оставшихся растений становились мощнее и создавали прежние условия затенения.

Учёт и измерения

Наблюдения за посадками проводились в 2019–2024 гг. Измерения включали определение линейных приростов и высоты деревьев с использованием рулетки и металлической линейки. Учёт проводился дважды в год (апрель и сентябрь). Дополнительно в течение вегетационного периода (июнь – сентябрь) осуществлялись регулярные обходы участка с целью удаления генеративных побегов борщевика.

Результаты обмеров елей, высаженных в зарослях борщевика, представлены в таблицах П1–П2, содержащих первичные данные по высоте, приростам и динамике роста отдельных деревьев.

Фиксировались также случаи гибели растений. Отмечены случаи гибели саженцев вследствие механических повреждений (заваливание сухостоем крапивы и борщевика) и, вероятно, в результате конкурентного угнетения. В частности, из 42 саженцев, высаженных осенью 2018 г., к 2020 г. погибло 7 экземпляров (высотой 16–25 см), или 16.6%. Из 22 растений, высаженных в 2020 г., погибло 5 экземпляров преимущественно из числа низкорослых саженцев (22.7%).

Дополнительно проводился учёт контрольных деревьев ели, произраставших в различных условиях освещённости (березняк, ельник). Первичные данные обмеров контрольных деревьев представлены в таблицах П3–П4, что позволяет сопоставить рост ели в зарослях борщевика и в естественных лесных условиях.

Результаты наблюдений за ростом ели, высаженной на разнотравном лугу в 2018 г., представлены отдельно в таблице П5, поскольку данные растения развивались вне зоны влияния борщевика и могут рассматриваться как дополнительный вариант контроля.

Сравнительные участки

Для сравнительного анализа использовались деревья ели, произрастающие в различных условиях освещённости: в березняке, соответствующем условиям полутени (55.986144° с. ш., 35.590184° в. д.; 55.985400° с. ш., 35.591897° в. д.), под пологом старого ель-

ника, соответствующем затенённым условиям (55.986280° с. ш., 35.595075° в. д.; 55.985383° с. ш., 35.596795° в. д.), а также саженцы, высаженные на разнотравном лугу вне зоны распространения борщевика, в условиях полного освещения (55.985208° с. ш., 35.589152° в. д.; 55.984949° с. ш., 35.590118° в. д.).

В березняке и под пологом ельника были отобраны по 20 случайных деревьев, сопоставимых по размеру с опытными экземплярами; на разнотравном лугу учитывали 21 ранее высаженный саженец.

Следует отметить, что указанные участки рассматривались как сравнительные (референсные) биотопы с различными условиями освещения и лесорастительной среды, а не как неоднородная совокупность участков.

Статистический анализ

Для оценки роста ели в зарослях борщевика и на различных контрольных участках использовалась общая линейная смешанная модель (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) [Gelman, Hill, 2007; Bolker et al., 2009; Zuur et al., 2009]. Данный подход позволяет учитывать зависимость повторных измерений каждого дерева и различия между средами обитания, сохраняя корректность оценки фиксированных эффектов.

В качестве зависимой переменной использовался годичный прирост ели (Growth), рассчитанный как разность высоты деревьев между последовательными измерениями в течение периода наблюдений (2019–2024 гг.). Таким образом, модель описывает динамику роста ели в виде изменения высоты во времени, а не конечную высоту особей.

Фиксированными эффектами модели выступали среда обитания (заросли борщевика, березняк, ельник, луг), год наблюдений (2020–2024) и начальная высота саженца. Случайным эффектом являлся идентификатор отдельного дерева, что позволяло учитывать зависимость повторных измерений. Данные были организованы в длинный формат с переменными: идентификатор дерева, среда обитания, начальная высота саженца, год наблюдения и годичный прирост, что обеспечивает корректное включение повторных измерений в структуру смешанной модели.

Для анализа были использованы все саженцы ели, высаженные в сомкнутые заросли борщевика Сосновского осенью 2018 и весной 2020 г. Объединение данных для разных лет посадки, приводящее к неравномерной длительности временных рядов наблюдений, было учтено в рамках обобщённых линейных смешанных моделей, допускающих анализ несбалансированных данных.

Анализ выполнялся в среде RStudio (Build 463) с использованием пакетов lme4 [Bates et al., 2015] и lmerTest [Kuznetsova et al., 2017], обеспечивающих оценку фиксированных эффектов и вычисление *p*-значений. Сравнение моделей и оценка их качества осуществлялись с использованием информационных критериев Акаике (AIC) и Байесовского информационного критерия (BIC) [Akaike, 1974; Schwarz, 1978]. Значимость факторов оценивалась с использованием дисперсионного анализа (Type III ANOVA).

Диагностика модели включала проверку нормальности остатков с использованием квантиль-квантильных графиков (Q–Q plot) и оценку гомоскедастичности по графикам остатков против предсказанных значений. Для интерпретации влияния факторов среды обитания и начальной высоты использовались оцененные маргинальные средние, рассчитанные с применением пакета emmeans [Lenth, 2023]. Данный подход позволяет получать предсказанные значения отклика с соответствующими доверительными интервалами, а также выполнять апостериорные множественные сравнения между уровнями факторов (Tukey HSD).

На основе дополнительной регрессионной модели были построены графики прогнозируемой высоты деревьев в зависимости от начальных условий. В качестве порогового значения использовалась средняя высота прикорневых листьев *H. sosnowskyi* (140 см), что согласуется с показателями средней высоты листьев борщевика Сосновского в сплошных зарослях [Смольский и др., 1970]. Точка пересечения предсказанной траектории роста с данным порогом использовалась для оценки минимальной, а также рекомендуемой (оптимальной) начальной высоты саженцев ели, обеспечивающей достижение и превышение

указанного уровня в течение 5–6 лет. Графическое представление результатов включало предсказанные значения начальной высоты саженца с доверительными интервалами, отражающими диапазон значений, обеспечивающих устойчивый рост саженцев.

Результаты

Динамика роста ели в различных местообитаниях

Анализ роста ели с использованием линейной смешанной модели показал, что рост деревьев существенно зависит от местообитания, года наблюдения и начальной высоты саженца. Для контроля повторных измерений в модель был включён случайный эффект идентификатора дерева (табл. 1).

Результаты показали, что местообитание, год наблюдения (годы 2020–2024) и начальная высота саженца статистически значимо влияли на годичный прирост ели ($P < 0.05$). Березняк был использован как базовый уровень для фактора «местообитание», а 2019 г. – как базовый уровень для фактора “год наблюдения”. Для категориальных факторов (среды обитания, годы) коэффициент ФЭ показывает различие в годичном приросте относительно базового уровня. Для непрерывного фактора

начальной высоты коэффициент фиксированного эффекта отражает изменение ожидаемого годичного прироста при увеличении начальной высоты на 1 см.

Результаты показывают, что, по сравнению с берёзовым лесом в ряде местообитаний наблюдалось статистически значимое увеличение прироста ели: в условиях произрастания среди борщевика – на 4.7 см ($P = 0.04$) и на лугах – на 8.7 см ($P < 0.01$). Напротив, в еловом лесу прирост был статистически значимо ниже, по сравнению с берёзовым лесом (–6.4 см, $P < 0.01$). Таким образом, местообитание оказывает значимое влияние на прирост деревьев, отражая различия в условиях конкуренции и ресурсной обеспеченности.

Фактор года также оказывал выраженное влияние на рост. Начиная с 2020 года, наблюдалось последовательное увеличение прироста по сравнению с базовым годом: от 1.8 см в 2020 г. ($P = 0.05$) до 32.9 см в 2024 г. ($P < 0.01$), что указывает на положительную временную динамику роста. Наибольшие значения прироста наблюдались в последние два года наблюдения (2023–2024), что, вероятно, связано с увеличением размеров деревьев и возрастной динамикой их роста (рис. П1, П2).

Таблица 1. Фиксированные эффекты модели годичного прироста ели (GLMM) в зависимости от местообитания, года и начальной высоты

Фактор	Коэффициент ФЭ* (см)	Стандартная ошибка (SE)	Степени свободы (df)	t-значение	P-значение
Березняк	0	-	-	-	-
Заросли борщевика	4.7	2.18	88.00	2.12	0.04
Луг	8.7	2.42	88.00	3.55	< 0.01
Ельник	-6.4	2.44	88.00	-2.65	< 0.01
Год – 2020	1.8	1.68	460.00	1.99	0.05
Год – 2021	8.9	1.68	460.00	5.33	< 0.01
Год – 2022	9.3	1.68	460.00	5.74	< 0.01
Год – 2023	15.7	1.68	460.00	8.92	< 0.01
Год – 2024	32.9	1.68	460.00	17.59	< 0.01
Начальная высота	0.32	0.03	88.00	8.33	< 0.01

* Коэффициенты фиксированных эффектов (см) отражают ожидаемое влияние факторов на годичный прирост деревьев в течение периода наблюдений. Березняк указан как базовый уровень и не имеет статистических параметров (SE, t, P); коэффициенты других уровней интерпретируются относительно него. Отрицательные значения коэффициентов указывают на снижение годичного прироста по сравнению с базовым уровнем.

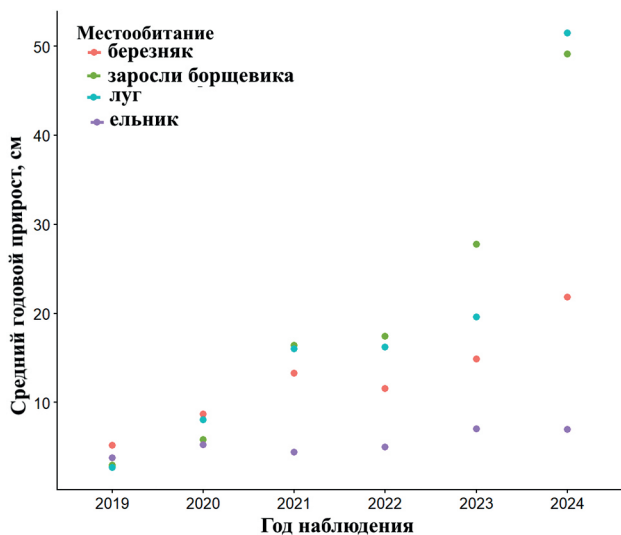


Рис. 4. Динамика среднего годового прироста ели европейской (*P. abies*) в различных местообитаниях в 2019–2024 гг.

Начальная высота саженцев оказывала значимое положительное влияние на прирост (коэффициент ФЭ = 0.32 ± 0.038 см, $P < 0.01$), что свидетельствует о том, что растения с большей начальной высотой характеризуются более интенсивным последующим ростом. Анализ источников вариации выявил выраженную межиндивидуальную изменчивость. Стандартное отклонение случайного эффекта, отражающего различия между отдельными деревьями, составило $\sigma = 5.6$ см.

Остаточная дисперсия составила $\sigma = 11.8$ см, отражая необъяснённую вариабельность годовичного прироста, связанную с факторами, не включёнными в модель.

Таким образом, полученные результаты демонстрируют, что как условия среды, так и временной фактор, наряду с исходными морфометрическими характеристиками растений, существенно определяют динамику роста ели (рис. 4, 5).

Влияние среды, года и начальной высоты на прирост ели

Результаты анализа дисперсии (Type III ANOVA, метод Satterthwaite [Satterthwaite, 1946]) показали, что все три исследуемых фактора – местообитание, год наблюдения и начальная высота саженца – оказывают статистически значимое влияние на прирост ели ($P < 0.001$ для всех факторов, табл. 2).

Если табл. 1 показывала, насколько каждый уровень фактора или единица непрерывного предиктора изменяет рост относительно базового уровня, то табл. 2 демонстрирует, насколько фактор в целом важен для объяснения вариации роста.

Результаты ANOVA показывают, что все три анализируемых фиксированных фактора оказывают статистически значимое влияние

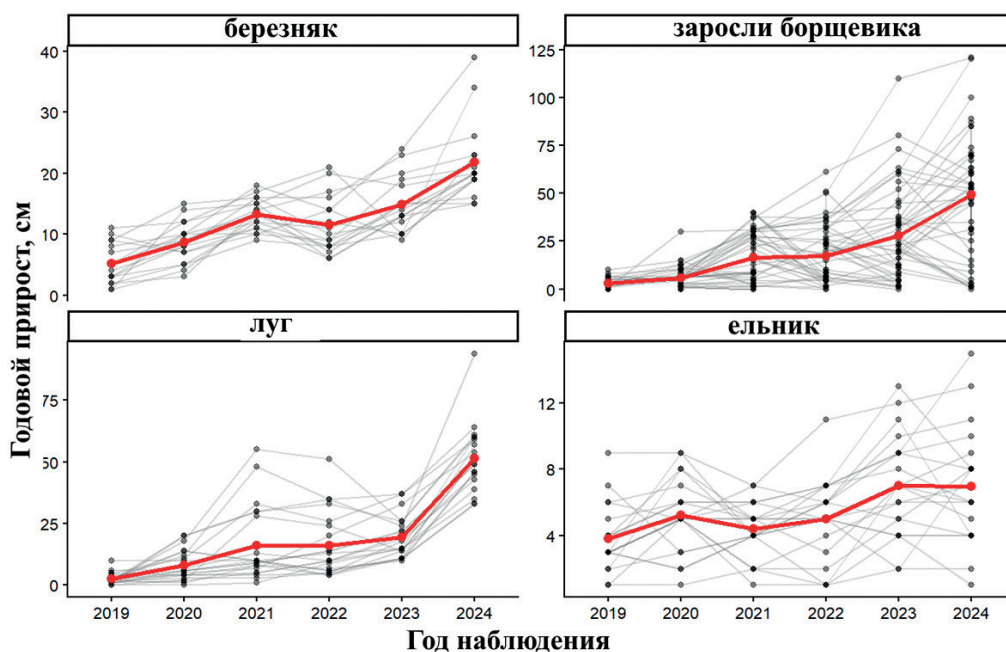


Рис. 5. Индивидуальная динамика годового прироста ели европейской (*P. abies*) в 2019–2024 гг.: панели разделены по местообитаниям; серые линии показывают отдельные деревья; красная линия – среднее значение по местообитаниям.

Таблица 2. Результаты влияния факторов для модели роста ели

Фактор	Сумма квадратов	Среднеквадратичное значение	Числитель степеней свободы	Знаменатель степеней свободы	F-статистика	P-значение
Местообитание	6932	2311	3	92	16	< 0.01
Год	76073	1521	5	543	106	< 0.01
Начальная высота	17010	17010	1	339	119	< 0.01

на рост ели ($P < 0.01$). Среди рассмотренных факторов наиболее высокое значение F-статистики наблюдалось для начальной высоты саженца ($F = 119$, $P < 0.01$), что подтверждает важность стартового размера для преодоления конкуренции с борщевиком. Год наблюдения ($F = 106$, $P < 0.01$) также оказывает значимое влияние на годичный прирост, что отражает накопленный эффект роста с возрастом: с каждым последующим годом ожидаемый прирост увеличивается (см. табл. 1 с коэффициентами фиксированных эффектов для года). Местообитание также является значимым фактором ($F = 16$, $P < 0.01$): наибольший прирост наблюдался на лугах (+8.7 см), умеренный — среди зарослей борщевика (+4.7 см), и наименьший — в еловом лесу

(–6.4 см), что следует из коэффициентов фиксированных эффектов (см. табл. 1).

Сравнение среднего годовичного прироста ели по местообитаниям

Для наглядного сравнения местообитаний были рассчитаны оцененные маргинальные средние значения, усреднённые по годам с доверительными интервалами (95%) (табл. 3).

Эти результаты согласуются с выводами модели и показывают различия в среднем годовичном приросте между местообитаниями. Наибольшие значения прогнозируемого прироста наблюдаются на лугах и в зарослях борщевика, тогда как минимальные значения отмечены в еловом лесу и березняке (рис. 6).

Таблица 3. Средние значения прироста ели по местообитаниям (с 95% доверительными интервалами)

Местообитание	Предсказанное среднее значение прироста (см)	Стандартная ошибка	Степени свободы (df)	95%- доверительный интервал (см)
Березняк	13.7	1.8	98	10 – 17
Заросли борщевика	18.4	1.2	79	16 – 21
Луг	22.3	1.7	100	19 – 26
Ельник	7.3	1.7	98	4 – 11

Таблица 4. Апостериорное сравнение прироста ели в разных средах обитания

Контраст	Коэффициент ФЭ (см)	Стандартные ошибки	Степени свободы (df)	t-статистика	P-значение*
Березняк– заросли борщевика	–4.7	2.2	92	–2.1	0.15
Березняк – луг	–8.7	2.5	98	–3.6	0.003
Березняк– ельник	6.4	2.5	95	2.7	0.048
Заросли борщевика – луг	–4	2.1	88	–1.9	0.24
Заросли борщевика – ельник	11.1	2.1	93	5.3	<0.01
Луг – ельник	15.1	2.3	98	6.5	<0.01

*P – значения скорректированы с помощью метода Tukey для сравнения всех 4 типов местообитаний.

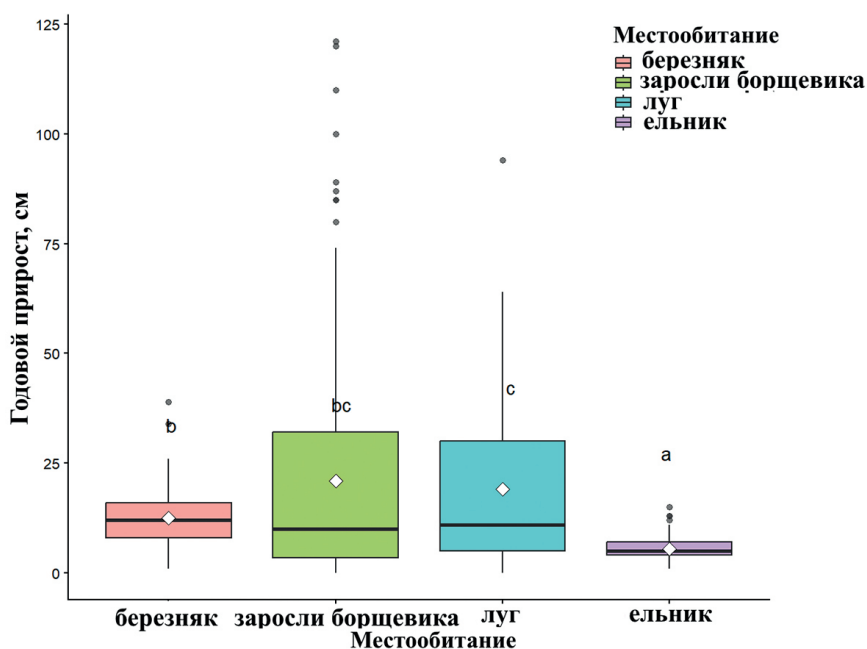


Рис. 6. Годичный прирост ели европейской (*P. abies*) в различных местообитаниях: белые маркеры показывают средние значения; разные буквы обозначают статистически значимые различия между местообитаниями (тест Tukey: $P < 0.05$).

Попарное сравнение прироста ели в разных средах обитания (post hoc анализ)

Для уточнения различий между уровнями фактора местообитания были проведены пост-хок сравнения с поправкой Тьюки (Tukey's HSD). Таблица 4 содержит оценки разницы прироста (Коэффициент ФЭ), стандартные ошибки (SE), t-статистику и скорректированные P-значения для всех пар комбинаций местообитаний.

Наибольший прогнозируемый прирост наблюдался на лугах (22.3 см) и среди зарослей борщевика (18.4 см), а наименьший – в еловом лесу (7.3 см). Статистически значимые различия были выявлены по следующим контрастам (рис. 6):

- луг – ельник: прирост на лугах значительно выше, чем в еловом лесу (коэффициент ФЭ = 15.1 см, $P < 0.01$);
- заросли борщевика – ельник: прирост в зарослях борщевика также значительно выше, чем в еловом лесу (коэффициент ФЭ = 11.1 см, $P < 0.01$);
- березняк – луг: прирост в берёзовом лесу меньше, чем на лугах (коэффициент ФЭ = –8.7 см, $P = 0.003$);
- березняк – ельник: прирост в берёзовом лесу выше, чем в еловом лесу (коэффициент ФЭ = 6.4 см, $P = 0.048$).

Другие контрасты, такие как березняк – заросли борщевика (коэффициент ФЭ = –4.7 см, $P = 0.15$) и заросли борщевика – луг (коэффициент ФЭ = –4 см, $P = 0.24$), не показали статистически значимых различий после корректировки методом Тьюки.

Таким образом, апостериорный анализ показал, что наибольший прирост ели наблюдается на лугах, где он статистически значимо выше по сравнению с рядом других местообитаний. Прирост в зарослях борщевика также выше, чем в еловом лесу, однако различия между зарослями борщевика и берёзовым лесом статистически незначимы.

Ельник характеризуется наименьшими значениями прироста и значимо отличается от большинства других местообитаний. При этом березняк занимает промежуточное положение, отличаясь как от лугов, так и от елового леса.

Влияние начальной высоты саженца на прирост ели

Анализ показал, что начальная высота оказывает значимое положительное влияние на прирост ели (коэффициент ФЭ=0.32, $P < 0.01$). Зависимость годового прироста ели европейской (*P. abies*) от начальной высоты саженцев представлена на рисунке 7. Уве-

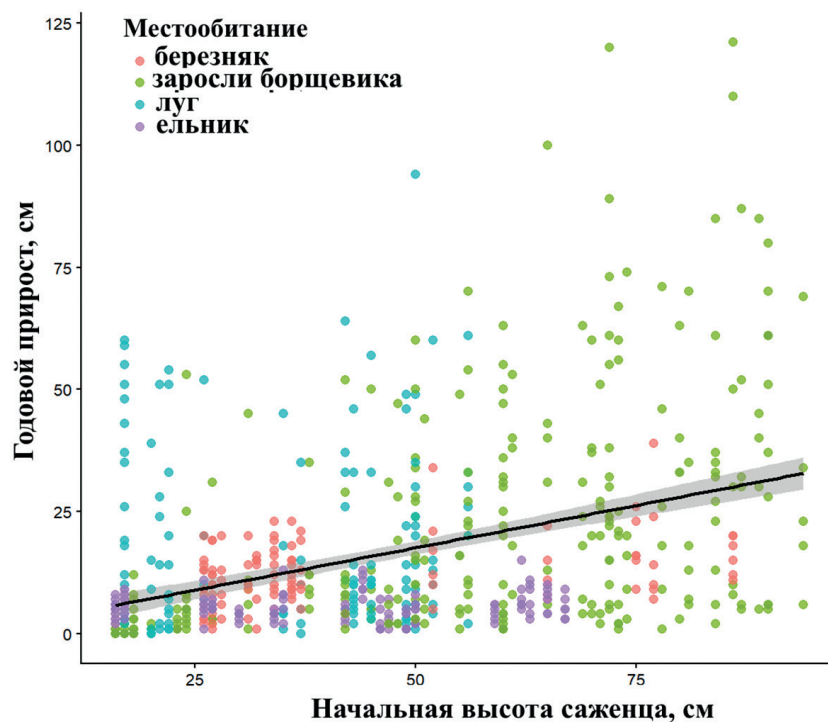


Рис. 7. Зависимость годового прироста ели европейской (*P. abies*) от начальной высоты саженцев: черная линия показывает предсказанный прирост согласно линейной смешанной модели; серый коридор – 95% доверительный интервал; цветом обозначены различные местообитания.

личение начальной высоты саженца на 1 см сопровождалось увеличением ожидаемого годовичного прироста на 0.32 см (Таблица 1). Полученные результаты свидетельствуют о том, что более крупные по начальной высоте деревья имеют преимущество в росте.

Оценка минимальной и оптимальной начальной высоты саженцев

На основе дополнительной (аппроксимирующей) модели были получены прогнозные зависимости конечной высоты ели через 5–6 лет от начальной высоты саженцев в условиях произрастания в зарослях *H. sosnowskyi* (рис. 8).

Модель показывает, что с увеличением начальной высоты саженца наблюдается линейное увеличение прогнозируемой итоговой высоты. При этом выделяется критический порог, соответствующий средней высоте листьев борщевика (140 см), превышение которого определяет выход ели из зоны затенения. Согласно модельным оценкам, минимальная начальная высота саженцев ели, при которой прогнозируемая траектория роста достигает данного порога в течение 5–6 лет, составляет около 46 см. В то же время для более надёж-

ного превышения уровня травяного покрова и снижения риска угнетения ели целесообразно ориентироваться на более высокие значения начальной высоты – порядка 51 см.

Таким образом, полученные результаты позволяют определить пороговые значения начальной высоты саженцев, обеспечивающие их успешное развитие в условиях конкуренции с высокотравной растительностью.

Обсуждение

Полученные результаты следует интерпретировать с учётом особенностей дизайна проведённого эксперимента. Удаление генеративных побегов ограничивало семенное возобновление борщевика и, вероятно, оказывало существенное влияние на последующую динамику зарослей *H. sosnowskyi*. С учётом того, что популяции данного вида в инвазионной части ареала поддерживаются преимущественно за счёт семенного воспроизводства, подобное вмешательство могло способствовать ускоренному изреживанию ценопопуляции, по сравнению с естественным ходом её развития.

Таким образом, представленные результаты отражают не столько естественную ди-

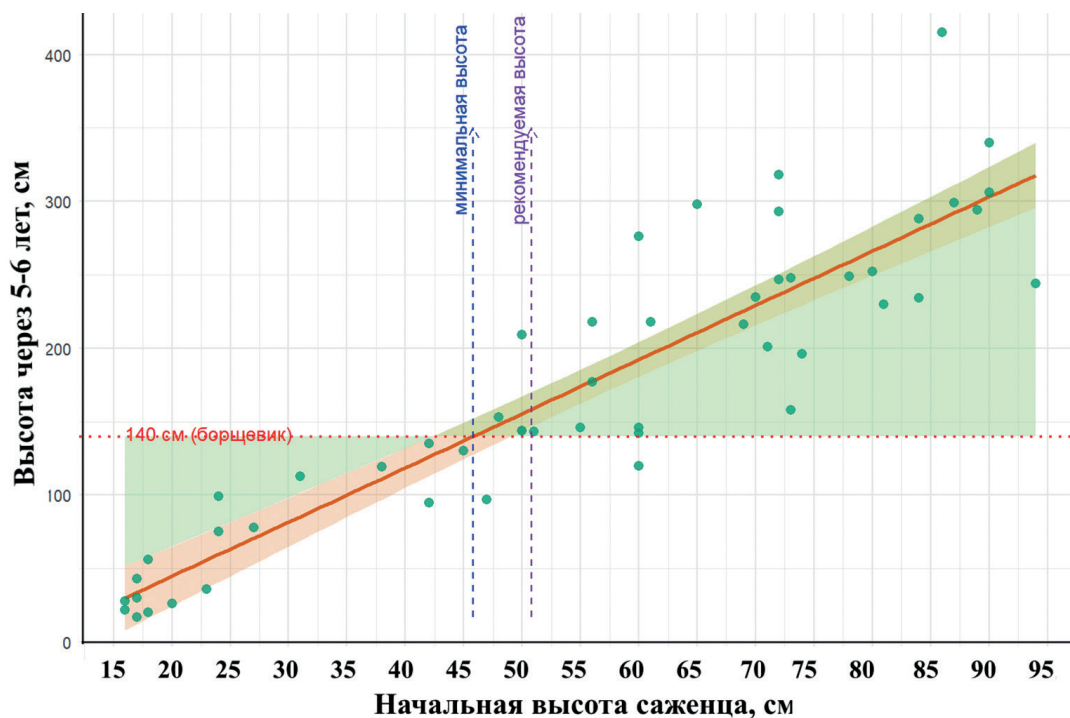


Рис. 8. Связь между начальной и конечной высотой саженцев ели после 5–6 лет роста в зарослях борщевика: красная линия соответствует средней высоте листьев борщевика – 140 см; зелёная зона (справа) – диапазон высот, обеспечивающий рост выше листового полога борщевика; синие стрелки – минимальная начальная высота саженца, необходимая для достижения верхней границы листьев борщевика; фиолетовые стрелки – рекомендуемая начальная высота для надёжного роста; оранжевая зона (справа) – линейный прогноз модели с 95%-м доверительным интервалом.

намику сплошных зарослей *H. sosnowskyi*, сколько сценариев их управляемого преобразования при ограничении семенного возобновления. Показано, что при сочетании указанных условий возможно постепенное изреживание популяции инвазионного вида и её замещение древесной растительностью, что указывает на потенциальную эффективность данного подхода в условиях, пригодных для возобновления ели.

Вместе с тем проведение эксперимента только на одном участке без повторения в других условиях ограничивает возможность прямой экстраполяции полученных результатов на иные территории и типы местообитаний. В дальнейшем необходима проверка выявленных закономерностей на нескольких участках с различными экологическими условиями. Несмотря на указанные ограничения, подобные полевые исследования в инвазионной части ареала *H. sosnowskyi* ранее практически не проводились, что придаёт полученным результатам важное методическое и прикладное значение.

Тем не менее, полученные данные позволяют выявить устойчивые эмпирические зависимости между начальными характеристиками саженцев и их последующим ростом в условиях конкуренции с высокотравной растительностью. В частности, показана значимая положительная связь между начальной высотой саженцев и их последующим приростом, что может свидетельствовать о более высокой вероятности преодоления затенения и выхода в верхний ярус растительного покрова.

Это подтверждается также наблюдаемой гибелью части саженцев в первые годы после посадки. Наибольшая смертность отмечена среди особей с низкой начальной высотой: из 42 саженцев, высаженных осенью 2018 г., к 2020 г. погибло 7 экземпляров (16.6%), а из 22 растений, высаженных в 2020 г., – 5 экземпляров (22.7%). Гибель растений была связана как с механическими повреждениями (заваливание травянистой растительностью), так и, вероятно, с конкурентным угнетением. Эти наблюдения согласуются с результатами

моделирования и указывают на то, что саженцы меньших размеров имеют более низкую вероятность успешного роста и выхода из зоны затенения.

С теоретической точки зрения выявленные закономерности могут быть интерпретированы в рамках концепции размерно-асимметричной конкуренции [Weiner, 1990; Schwinning, Weiner, 1998], согласно которой более крупные особи получают непропорционально больший доступ к световым ресурсам, что усиливает их конкурентное преимущество. В данном случае более высокие на старте саженцы *P. abies* быстрее достигают верхнего уровня травяного покрова и, по-видимому, выходят из зоны максимального затенения.

Полученные результаты также указывают на возможность использования лесовосстановления как экологически ориентированного подхода к ограничению распространения борщевика. В отличие от механических и химических методов, формирование древесного полога может рассматриваться как один из возможных механизмов долгосрочного воздействия за счёт изменения светового режима и микроклиматических условий, которые могут снижать инвазионный успех видов, наиболее успешных в открытых и нарушенных местообитаниях. При этом в рамках настоящего исследования данный эффект оценивается косвенно через динамику роста древесных растений и не включает прямых измерений изменения численности или продуктивности *H. sosnowskyi*.

Роль света, затенения и сомкнутости полога

Одним из ключевых факторов, определяющих конкурентные взаимодействия в растительных сообществах, является доступность света и степень сомкнутости растительного полога. Полученные результаты в целом согласуются с ранее описанными закономерностями, согласно которым доступность света является одним из основных факторов, определяющих рост и выживание древесных растений на ранних стадиях развития [Valladares, Niinemets, 2008]. В условиях плотного травяного покрова конкуренция за свет может существенно ограничивать рост саженцев и

увеличивать их смертность, тогда как снижение конкуренции способствует улучшению их развития.

Для *P. abies* показано, что данный вид обладает высокой теневыносливостью и способен сохраняться при низком уровне освещённости, однако недостаток света остаётся ограничивающим фактором роста [de Chantal et al., 2003; Heiskanen, 2004]. В случае *H. sosnowskyi* более корректно говорить не о «светолюбивости», а о высокой успешности вида в открытых и нарушенных местообитаниях при одновременной способности молодых растений выдерживать пониженную освещённость. Вместе с тем длительное затенение может ограничивать развитие растений, особенно на ранних стадиях онтогенеза. С точки зрения экологии инвазий уменьшение доступности света вследствие формирования сомкнутого растительного покрова рассматривается как один из возможных механизмов биотической резистентности сообществ [Levine et al., 2004; Byun et al., 2018].

Следует отметить, что в настоящем исследовании не проводились прямые измерения светового режима (например, фотосинтетически активной радиации или структуры полога), и поэтому интерпретация роли освещённости основана на косвенных показателях роста растений. Тем не менее наблюдаемая зависимость роста саженцев от их начальной высоты согласуется с предположением о важной роли световой конкуренции, хотя не позволяет напрямую количественно оценить вклад освещённости по сравнению с другими факторами среды.

Связь механизма затенения с полученными результатами

Полученные в настоящем исследовании результаты в целом согласуются с гипотезой о роли световой конкуренции. Показано, что начальная высота саженцев *P. abies* оказывает значимое влияние на последующий рост и способность растений достигать высоты, сопоставимой с травяным ярусом. Это косвенно указывает на то, что на ранних стадиях развития саженцы могут испытывать интенсивную конкуренцию за свет с *H. sosnowskyi*. Растения с недостаточной начальной высотой

остаются в затенённом слое, что ограничивает их рост и снижает вероятность успешного выхода в верхний ярус. Напротив, более высокие на старте саженцы быстрее достигают верхнего уровня растительного покрова и выходят из зоны затенения. После этого их рост может становиться менее ограниченным световыми условиями, что способствует формированию собственного древесного полога и усилению затенения травяного покрова. Таким образом, выявленная зависимость отражает фундаментальный экологический механизм конкуренции за свет, который, вероятно, вносит существенный вклад во взаимодействие между древесными и травянистыми видами в изученной системе.

Прикладные аспекты и ограничения метода

Полученные результаты имеют большое значение для разработки методов контроля *H. sosnowskyi* с использованием лесовосстановления. В частности, показано, что начальная высота саженцев *P. abies* является одним из важных факторов, влияющих на их последующий рост и потенциальную способность преодолевать затенение со стороны травяного покрова. Это позволяет предположить, что использование более крупных саженцев может повысить эффективность данного подхода, поскольку такие растения быстрее достигают высоты, превышающей уровень борщевика, и выходят из зоны угнетения. В дальнейшем это может способствовать формированию сомкнутого древесного полога, создающего неблагоприятные условия для роста и размножения борщевика.

В более широком контексте восстановление растительного покрова и усиление биотической резистентности рассматриваются как один из подходов к долгосрочному сдерживанию инвазионных видов после их удаления или ослабления [Byun et al., 2018; Weidlich et al., 2020]. Для близкого вида *H. mantegazzianum* показано, что восстановление растительного покрова после проведения мер контроля может ограничивать повторное развитие популяции за счёт снижения прорастания, роста и выживаемости молодых растений [Brisson et al., 2020].

В то же время применение крупных саженцев связано с повышенными затратами и трудоёмкостью, что может ограничивать масштабируемость данного подхода.

Альтернативная стратегия, основанная на посадке более мелких растений, является менее затратной, однако может требовать дополнительных мероприятий на ранних этапах для снижения конкуренции со стороны травянистой растительности и повышения вероятности выживания саженцев.

Дополнительным ограничением исследования является отсутствие учёта пространственной гетерогенности участка (микрорельеф, почвенные условия), которая могла оказывать влияние на рост растений. Кроме того, при отсутствии независимых экспериментальных участков отдельные деревья не могут рассматриваться как полностью независимые единицы наблюдения. В связи с этим полученные статистические оценки следует интерпретировать с осторожностью, поскольку ограниченная независимость наблюдений может приводить к завышению значимости различий между факторами. В данном исследовании результаты отражают, прежде всего, закономерности роста внутри участка в заданных условиях, и их обобщение на более широкий пространственный уровень требует дополнительной проверки на независимых участках.

Таким образом, выбор стратегии лесовосстановления в целях контроля инвазионных видов должен учитывать компромисс между экономическими затратами, характеристиками посадочного материала и вероятностью успешного формирования древесного полога, а также требует дальнейших исследований с использованием более строго контролируемых экспериментальных дизайнов.

Заключение

Проведённое исследование показало, что *P. abies* способна сохранять устойчивый рост в условиях конкуренции с *H. sosnowskyi*, однако его успешность существенно зависит от исходных морфометрических характеристик посадочного материала и условий местообитания, прежде всего связанных с уровнем освещённости.

Установлено, что при начальной высоте саженцев ниже порогового значения (46 см – минимальная высота, 51 см – рекомендуемая высота) снижается вероятность преодоления затенения и выхода растений в более высокий ярус растительного покрова. В то же время более крупные саженцы демонстрируют повышенную устойчивость к конкурентному давлению, что, вероятно, связано как с преимуществом в доступе к свету, так и с сопутствующими факторами, включая более высокую устойчивость к механическим повреждениям.

Анализ данных с использованием смешанных моделей показал, что рост ели существенно связан с условиями среды, а различия между типами местообитаний оказывают значимое влияние на годичный прирост, что отражается на размерах деревьев к концу периода наблюдений. Это подтверждает необходимость учёта экологического контекста при интерпретации результатов.

Принципиально важным результатом работы является то, что в условиях ограничения семенного возобновления *H. sosnowskyi* возможно постепенное снижение плотности его ценопопуляции и формирование древесного яруса с участием *P. abies*. Это позволяет рассматривать посадку ели в сочетании с контролем генеративных побегов борщевика как потенциально эффективный, экологически ориентированный подход к ограничению распространения данного инвазионного вида.

Вместе с тем следует учитывать, что полученные результаты отражают сценарий управляемого преобразования растительного сообщества и не могут быть напрямую экстраполированы на естественные заросли *H. sosnowskyi* без вмешательства. В связи с этим дальнейшие исследования должны быть направлены на проверку выявленных закономерностей в различных экологических условиях, а также на оценку долгосрочной динамики сообществ, включая выживаемость растений, плотность посадок и сукцессионные процессы.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования (№ FFER-2024-0022)» и ИИЕТ РАН «История изучения и эксплуатации природных ресурсов в России и СССР» (в рамках проекта № 1022041500043-8-6.3.2).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Исследование не включало экспериментов с участием человека или животных; специальное одобрение этического комитета не требовалось.

Приложение

Таблица III. Приросты ели, высаженной в сомкнутой заросли борщевика Сосновского осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) при посадке в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	16	0	16	0	16	0	16	5	21	4	25	3	28
2.	16	0	16	0	16	1	17	1	18	2	20	2	22
3.	17	0	17	0	17	0	17	0	17	0	17	0	17
4.	17	0	17	0	17	1	18	5	23	4	27	3	30
5.	17	2	18	2	20	3	23	5	28	5	33	9	42
6.	18	0	18	0	18	0	18	0	18	1	19	1	20
7.	18	3	21	3	24	5	29	7	36	8	44	12	56
8.	20	0	20	1	21	2	23	1	24	1	25	1	26
9.	23	1	24	1	25	3	28	1	29	2	31	5	36
10.	24	3	27	2	29	8	37	5	42	4	46	53	99
11.	24	1	25	5	30	8	38	5	43	7	50	25	75
12.	27	3	30	3	33	2	35	5	40	7	47	31	78
13.	31	1	32	10	42	9	51	6	57	11	68	45	113
14.	38	5	43	12	55	8	63	9	72	12	84	35	119
15.	42	4	46	7	53	8	61	10	71	12	83	52	135
16.	45	3	48	5	53	9	62	5	68	13	81	50	131

17.	48	2	50	2	52	28	80	7	87	19	106	47	153
18.	50	3	53	7	60	6	66	27	93	36	129	15	144
19.	50	3	53	10	63	28	91	24	115	34	149	60	209
20.	51	2	53	7	60	5	65	15	80	19	99	44	143
21.	55	1	56	5	61	16	77	4	81	16	97	49	146
22.	56	5	61	11	72	8	80	20	100	23	123	54	177
23.	60	1	61	30	91	31	122	36	158	63	221	55	276
24.	65	6	71	13	84	31	115	40	155	43	198	100	298
25.	69	7	76	4	80	24	104	18	122	31	153	63	216
26.	70	4	74	6	80	38	118	37	155	60	215	20	235
27.	71	2	73	4	77	27	104	26	130	20	150	51	201
28.	72	5	77	6	83	22	105	32	137	61	198	120	318
29.	72	10	82	15	97	30	127	38	165	73	238	55	293
30.	78	1	79	9	88	26	114	18	132	46	178	71	249
31.	81	6	87	7	94	13	107	18	125	35	160	70	230
32.	84	2	86	13	99	32	131	35	166	37	203	85	288
33.	86	8	94	10	104	30	134	50	184	110	294	121	415
34.	87	5	92	6	98	30	128	32	160	52	212	87	299
35.	90	5	95	6	101	37	138	61	199	80	279	61	340

Таблица П2. Приросты елей, высаженных в сомкнутые заросли борщевика Сосновского весной 2020 г.

№ п/п	Высота (см) при посадке в 2019 г.	2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	42	1	43	4	47	8	55	11	66	29	95
2.	47	2	49	2	51	6	57	9	66	31	97
3.	60	1	61	2	63	4	67	25	92	50	142
4.	60	1	61	3	64	4	68	20	88	32	120
5.	50	3	53	15	68	10	78	16	94	50	144
6.	60	1	61	10	71	6	77	22	99	47	146
7.	73	2	75	1	76	2	78	20	98	60	158
8.	74	3	77	16	93	9	102	20	122	74	196
9.	56	10	66	33	99	22	121	27	148	70	218
10.	73	6	79	21	100	25	125	56	181	67	248
11.	61	8	69	40	109	18	127	38	165	53	218
12.	72	15	87	24	111	24	135	23	158	89	247
13.	84	6	90	27	117	23	140	33	173	61	234
14.	94	6	100	18	118	23	141	34	175	69	244
15.	80	3	83	40	123	33	156	33	189	63	252
16.	90	6	96	28	124	51	175	61	236	70	306
17.	89	5	94	40	134	30	164	45	209	85	294

Таблица ПЗ. Приросты елей, высаженных в березняке (полунь) осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.				Не удалось определить									
2.				Не удалось определить									
3.				Не удалось определить									
4.	26	3	29	5	34	9	43	8	51	13	64	15	79
5.	26	2	28	3	31	14	45	6	51	13	64	20	84
6.	27	2	29	5	34	12	46	8	54	10	64	19	83
7.	27	1	28	4	32	13	44	12	56	10	66	19	85
8.	28	3	32	8	40	11	51	6	57	13	70	20	90
9.	31	3	34	10	44	10	54	9	63	14	77	20	97
10.	32	1	33	14	47	15	62	7	69	15	84	16	100
11.	34	4	38	8	46	16	62	10	72	12	84	19	103
12.	34	5	39	9	48	14	62	17	79	20	99	23	122
13.	36	7	43	9	52	12	64	11	75	15	90	15	105
14.	36	8	44	10	54	18	72	14	86	9	95	23	118
15.	37	5	42	10	52	13	65	9	74	19	93	21	114
16.	52	5	57	12	66	17	83	21	104	10	110	34	144
17.	65	10	70	7	77	11	88	8	96	15	111	22	133
18.	75	9	84	15	99	16	115	16	131	23	154	26	180
19.	77	9	86	7	93	10	103	14	117	24	141	39	180
20.	86	11	97	12	109	15	124	20	144	18	162	20	182

Таблица П4. Приросты елей, высаженных на опушке ельника (тень) осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	16	4	20	6	26	6	31	5	36	2	38	8	40
2.	16	3	19	5	25	5	30	5	35	7	42	6	48
3.	17	3	20	5	25	6	31	7	38	8	46	6	52
4.	17	4	21	6	27	6	33	7	40	9	49	8	57
5.	26	1	27	5	32	7	39	6	45	11	55	4	59
6.	27	5	32	6	38	5	43	5	48	6	54	7	61
7.	30	2	32	3	35	4	39	5	44	4	48	4	52
8.	34	3	38	2	40	4	44	5	49	4	53	4	57
9.	35	2	37	8	45	5	50	7	57	13	70	8	78
10.	42	3	45	2	47	4	49	6	55	5	60	4	64
11.	44	9	53	9	62	7	69	11	80	12	92	13	105
12.	46	1	47	1	48	2	50	1	51	7	58	5	63
13.	47	7	54	3	57	4	61	1	62	2	64	2	66
14.	49	4	53	5	58	1	59	1	60	4	64	1	65
15.	50	6	56	5	61	2	63	2	65	5	70	8	78
16.	59	3	62	5	67	2	69	4	73	6	79	6	85
17.	62	6	68	7	85	5	90	6	96	9	105	15	120
18.	63	3	66	9	75	4	79	6	87	10	97	11	108
19.	65	4	69	8	77	4	81	7	88	9	97	10	107
20.	67	3	70	5	75	5	80	3	83	7	90	9	99

Таблица П5. Приросты елей, высаженных на лугу (условия полного освещения) осенью 2018 г.

№ п/п	Высота (см) при посадке в 2018 г.	2019		2020		2021		2022		2023		2024	
		Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см	Прирост, см	Высота, см
1.	17	3	21	4	25	5	30	10	40	19	59	43	102
2.	20	0	20	0	21	1	22	9	31	15	46	39	85
3.	22	2	24	1	25	8	33	4	37	14	51	51	102
4.	22	1	23	5	28	7	35	20	55	33	88	54	142
5.	35	1	36	4	40	4	44	5	49	18	67	45	112
6.	37	0	37	2	39	5	44	10	54	15	69	35	104
7.	21	1	22	2	24	28	52	24	76	14	90	51	141
8.	26	6	32	7	39	13	52	10	62	20	82	52	134
9.	49	2	51	3	54	3	57	5	62	11	73	46	119
10.	43	5	48	4	52	8	60	7	67	10	77	46	123
11.	49	1	50	6	56	9	65	14	79	22	101	49	150
12.	50	2	52	6	58	9	67	14	81	22	103	49	152
13.	43	2	45	14	59	10	69	6	75	11	86	33	119
14.	45	3	48	14	62	10	72	6	78	11	89	33	121
15.	52	4	56	6	62	10	72	13	85	15	100	60	160
16.	45	10	55	10	65	10	75	4	79	11	90	57	147
17.	17	3	20	12	32	48	80	35	115	37	152	59	211
18.	42	5	47	11	58	33	91	26	117	37	154	64	218
19.	17	2	19	18	37	55	92	51	143	26	169	60	229
20.	50	1	51	20	71	30	101	35	136	24	160	94	254
21.	56	2	58	20	78	30	108	33	141	26	167	61	228



Рис. П1. Панорама посадок ели в восточной и центральной частях луга в сплошных зарослях борщевика Сосновского. 28.04.2024 г.



Рис. П2. Посадки ели в западной части луга среди сплошных зарослей борщевика Сосновского, которые к 02.07.2023 г. стали изреживаться. Высота ближайшего цветочного побега борщевика составляет 127 см, высота ели — 165 см.

Литература

- Агроклиматические ресурсы Шаховского района Московской области. М.: Гидрометеиздат, 1976. 33 с.
- Арепьева Л.А. Сообщества с *Heracleum sosnowskyi* Manden. в Курской области // Растительность России. 2022. № 43. С. 5–22. DOI: 10.31111/vegus/2022.43.5.
- Гельтман Д.В., Бузунова И.О., Конечная Г.Ю. Состав и эколого-фитоценологические особенности сообществ с участием инвазионного вида *Heracleum sosnowskyi* (Ariaceae) на Северо-Западе европейской России // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45. вып. 3. С. 68–75.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Влияние глифосатсодержащего гербицида на рост, развитие и функциональные показатели борщевика Сосновского // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 4. С. 36–42.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 3. С. 44–61.
- Егоров А.Б., Павлюченкова Л.Н. Проблемы борьбы с борщевиком Сосновского и пути их решения на землях разного назначения // Защита и карантин растений. 2021. № 3. С. 12–15.
- Егоров А.Б., Павлюченкова Л.Н., Хайруллина В.И. Гербициды для борьбы с борщевиком Сосновского в культурах ели европейской // Защита и карантин растений. 2012. № 11. С. 26–28.
- Кривошеина М.Г., Озерова Н.А., Петросян В.Г. Распространение семян борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в зимний период // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13. № 3. С. 22–31.
- Куклина А.Г., Озерова Н.А., Швецов А.Н., Шайкина М.В., Ёлкина Е.С. Тенденции расселения инвазионных видов растений на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» (Московская область) // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16. № 4. С. 74–85.
- Лунева Н.Н. Борщевик Сосновского в Российской Федерации // Защита и карантин растений. 2014. № 3. С. 12–18.
- Методические рекомендации по борьбе с неконтролируемым распространением борщевика Сосновского. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2008. 28 с.
- План организации лесного хозяйства Шаховского лесхоза Московского областного управления лесного хозяйства // . Архивный отдел м.о. Шаховская. Ф. 94. Оп. 1. Д. 9. 132 л., М., 1951.
- Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100) / ред.: Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Смольский Н.В., Чурилов А.К., Чекалинская И.И., Кудрявцева В.М. Новые перспективные для Белоруссии кормово-силосные растения. Минск: Наука и техника, 1970. 160 с.
- Федеральный закон от 31.07.2025 № 294-ФЗ «О внесении изменений в Земельный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты Российской Федерации».
- Шаповалов Д.А., Озерова Н.А., Кривошеина М.Г., Егоров А.Л., Широкова В.А., Хуторова А.О., Озерова

- А.А. Способ защиты земель от распространения борщевика Сосновского. Патент РФ № 2750754 С2, 02.07.2021.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // *IEEE Trans. Automat. Control*. 1974. Vol. 19. no. 6. P. 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // *J. Stat. Softw.* 2015. Vol. 67. no. 1. P. 1–48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01.
- Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J., Geange S.W., Poulsen J.R., Stevens M.H.H., White J.S.S. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution // *Trends Ecol. Evol.* 2009. Vol. 24. no. 3. P. 127–135. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Brisson J., Teasdale V., Boivin P., Lavoie C. Plant cover restoration to inhibit seedling emergence, growth or survival of an exotic invasive plant species // *Ecoscience*. 2020. Vol. 27. no. 3. P. 185–194. DOI: 10.1080/11956860.2020.1753313.
- Byun C., de Blois S., Brisson J. Management of invasive plants through ecological resistance // *Biol. Invasions*. 2018. Vol. 20. no. 1. P. 13–27. DOI: 10.1007/s10530-017-1529-7.
- de Chantal M., Leinonen K., Kuuluvainen T., Cescatti A. Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest // *For. Ecol. Manage.* 2003. Vol. 176. no. 1–3. P. 321–336. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00273-6.
- D'Antonio C., Meyerson L.A. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis // *Restoration Ecology*. 2002. Vol. 10. no. 4. P. 703–713. DOI: 10.1046/j.1526-100X.2002.01051.x.
- Gelman A., Hill J. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 625 p.
- Grime J.P. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester: Wiley, 2001. 417 p.
- Heiskanen J. Effects of pre- and post-planting shading on growth of container Norway spruce seedlings // *New Forests*. 2004. Vol. 27. no. 2. P. 101–114. DOI: 10.1023/A:1025089425761.
- Kuznetsova A., Brockhoff P.B., Christensen R.H.B. lmerTest package: tests in linear mixed effects models // *J. Stat. Softw.* 2017. Vol. 82. no. 13. P. 1–26. DOI: 10.18637/jss.v082.i13.
- Lenth R.V. emmeans: Estimated marginal means (R package version 1.8.9). 2023.
- Levine J.M., Adler P.B., Yelenik S.G. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7. no. 10. P. 975–989. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x.
- Ozerova N.A. Vectors of *Heracleum sosnowskyi* Manden. invasion on the territory of Moscow region: history and modernity // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2021. Vol. 867. P. 012074. DOI: 10.1088/1755-1315/867/1/012074
- Satterthwaite F.E. An approximate distribution of estimates of variance components // *Biometrics Bull.* 1946. Vol. 2. no. 6. P. 110–114. DOI: 10.2307/3002019.
- Schwarz G. Estimating the dimension of a model // *Ann. Stat.* 1978. Vol. 6. no. 2. P. 461–464. DOI: 10.1214/aos/1176344136.
- Schwinning S., Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 447–455. DOI: 10.1007/s004420050397.
- Tilman D. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982. 296 p.
- Valladares F., Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008. Vol. 39. P. 237–257. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506.
- Weiner J. Asymmetric competition in plant populations // *Trends Ecol. Evol.* 1990. Vol. 5. no. 11. P. 360–364. DOI: 10.1016/0169-5347(90)90095-U.
- Weidlich E.W.A., Flórido F.G., Sorrini T.B., Brancalion P.H.S. Controlling invasive plant species in ecological restoration: a global review // *J. Appl. Ecol.* 2020. Vol. 57. no. 9. P. 1806–1817. DOI: 10.1111/1365-2664.13656.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A., Smith G.M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer, 2009. 574 p.

GROWTH DYNAMICS OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) H. KARST., PINACEAE) IN STANDS OF SOSNOWSKY'S HOGWEED (*HERACLEUM SOSNOWSKYI* MANDEN., APIACEAE) IN THE MOSCOW REGION

© 2026 Ozerova N.A.^{1*}, Osipov F. A.², Petrosyan V. G.², Dergunova N.N.²
Krivosheina M.G.²

¹ S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology RAS, Moscow, 109012, Russia

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, 119071, Russia

e-mail: *ozerovalnad@yandex.ru

This study evaluated the potential use of Norway spruce (*Picea abies*) to limit the spread of the invasive species Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) in an old fallow meadow. The study was conducted from 2018 to 2024 on a 0.58 ha experimental site in the Moscow Region. Spruce saplings aged 5–10 years were planted both within hogweed stands and in control habitats differing in light conditions (birch stand, spruce stand, and open meadow). Throughout the study, plant survival was regularly assessed, and tree height and annual height increment were measured. The effects of initial sapling height and habitat conditions on spruce growth were analyzed using a generalized linear mixed-effects model (GLMM) with repeated measurements taken into account. Spruce growth was shown to depend significantly on both the initial size of planting material and light conditions. Under shading beneath the hogweed canopy, growth suppression and increased variation in annual increment were observed; however, some individuals retained the capacity for sustained development. These results support the potential use of woody vegetation as a biological control factor against invasive plant species through modification of the light regime and formation of a closed canopy.

Keywords: invasive species, biological control, plant competition, *Picea abies*, forest regeneration, shading, plant growth, GLMM, Moscow Region.