

Экофизиология дыхания растений *Heracleum sosnowskyi* в условиях севера

© 2020. И. В. Далькэ, к. б. н., врио зав. лабораторией,
Р. В. Малышев, к. б. н., н. с.,
С. П. Маслова, д. б. н., в. н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: dalke@ib.komisc.ru

Изучали скорость дыхания проростков, всходов и почек возобновления борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), произрастающего в условиях среднетаёжной подзоны Республики Коми. Дыхательная способность (интенсивность дыхания при 20 °С) проростков, извлечённых из-под снега в марте, была низкой, около 0,7 мг CO₂/(г сухой массы · ч). В апреле-мае всходы, формирующие первый настоящий лист, характеризовались более высокой дыхательной способностью, около 2 мг CO₂/(г сухой массы · ч). Сравнительный анализ температурной зависимости скорости дыхания выявил сдвиг температурного оптимума роста растений на ранних стадиях развития в соответствии с изменениями термических условий среды. Экспоненциальный рост скорости дыхания всходов был при более высоких температурах (20–35 °С), чем у проростков под снегом (5–20 °С). Фазовый переход вода-лёд в тканях проростков отмечен при снижении температуры до -8 °С, что говорит об их устойчивости к низким температурам ранней весной. Почки возобновления растений *H. sosnowskyi*, сформированные к осени на стеблекорне, характеризовались высокой дыхательной способностью, до 5 мг CO₂/(г сухой массы · ч). Анализ температурной зависимости скорости дыхания выявил сравнительно высокую эффективность дыхания терминальных почек, около 2 мг CO₂/(г сухой массы · ч), при низких и умеренных температурах (5–15 °С). Это может быть обусловлено поддержанием морфогенетических процессов в тканях почек в осенне-зимний период при промерзании почвы до -2 °С. Метаболическая активность молодых тканей растений *H. sosnowskyi* соответствует температурному режиму почвы и воздуха, что обеспечивает растениям адаптацию к низким температурам в зимний период и высокие темпы роста ранней весной.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi* Manden., дыхание, метаболизм, молодые ткани растений, функциональная адаптация.

Ecophysiology of *Heracleum sosnowskyi* plant respiration in the north

© 2020. I. V. Dalke ORCID: 0000-0001-5711-9916[†]
R. V. Malyshev ORCID: 0000-0001-6716-6118[†]
S. P. Maslova ORCID: 0000-0002-5269-5129[†]

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: dalke@ib.komisc.ru

Giant hogweeds are included in the invasive species blacklist and significantly affect the structure and diversity of plant and soil communities. The aim of the study was revealing the giant hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) plants adaptive capacity by investigation of seedlings and buds respiration rate. All measurements were performed in typical *H. sosnowskyi* population in the middle taiga subzone (Northeast Russia, 61°38'46"N, 50°45'33"E).

Plant seedlings begin to appear under the snow cover, in March (in the condition of study area), when the average air temperature is still negative (a multi-year average -7 °C). The seedlings (with radicles) respiration rate at 20 °C collected under the snow cover in March was near 0.7 mg CO₂/(g dry weight · h). The seedlings with the first true leaf had a significantly higher respiration rate (about 2 mg CO₂/(g dry weight · h) at 20 °C). We determined the shift in the temperature optimum for plant growth at the early stages of development in accordance with changes of environmental temperature conditions. The seedlings with first true leaf had respiration rate exponential phase at higher temperature (range 20–35 °C) than that of seedlings collected under snow (5–20 °C). The water-ice phase transition in the seedlings tissues was observed at the temperature minus 8 °C. Thus, seedlings are resistant to low temperatures in early spring. The buds of *H. sosnowskyi* plant formed by autumn on caudex, had a high rate of respiration of about 5 mg CO₂/(g dry weight · h). Analysis of the rate respiration – temperature dependence revealed a high efficiency of buds

respiration at low and moderate temperatures (5–15 °C). It may be associated with the morphogenetic processes in the bud tissues in the autumn-winter period when the soil freezes to minus 2 °C. It was shown that the young *H. sosnowskyi* tissues metabolism activity was in accordance with the soil and air temperature regime. This accordance allows the plants to adapt to the low temperatures in winter and provides a high growth rate in early spring.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi* Manden., respiration, metabolism, young plant tissue, functional adaptation.

Антропогенная трансформация территорий оказывает сильное влияние на биоразнообразие природной флоры и способствует вселению чужеродных видов [1, 2]. Инвазионный потенциал таких видов в значительной степени определяется их физиолого-биохимическими свойствами. Естественный ареал *Heracleum sosnowskyi* Manden., многолетнего монокарпического растения сем. Зонтичные, охватывает Восточную часть Большого Кавказа, Восточного и Юго-Восточного Закавказья, северо-востока Турции [2, 3]. Гигантский борщевик широко культивировали как высокопродуктивное силосное растение на северо-западе Европейской России [4]. В настоящее время в условиях подзоны средней тайги Республики Коми заросли *H. sosnowskyi* встречаются повсеместно вдоль дорог, на заброшенных землях сельскохозяйственного назначения [5]. Растение включено в список агрессивных инвазионных видов, существенно влияющих на структуру и разнообразие растительных и почвенных сообществ [6]. Успех вторжения *H. sosnowskyi* обусловлен способностью формировать моновидовые заросли, быстрым возобновлением роста после скашивания и эффективным размножением [2, 7, 8].

Мы предположили, что важную роль в натурализации *H. sosnowskyi* сыграло соответствие метаболических свойств вида климату среднетаёжной зоны. Чтобы разобраться в этом вопросе, были предприняты исследования дыхания растений. Дыхание является ключевым показателем метаболической активности растений, тесно связано с ростом, вносит существенный вклад в углеродный баланс и биоэнергетику, отражает адаптивный потенциал растений [9–11]. Изучение дыхательного метаболизма *H. sosnowskyi* на ранних стадиях развития растений (всходы, проростки, почки возобновления) является важным с позиций формирования инвазионного синдрома вида, обеспечивающего его расселение и эффективное использование ресурсов среды.

Целью исследований было изучение дыхания проростков, всходов и почек возобновления растений *H. sosnowskyi* в связи с оценкой адаптивного потенциала вида в условиях инвазионного ареала.

Материалы и методы

Объектом исследования был борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) – многолетнее монокарпическое растение, гемикриптофит из сем. Зонтичные. В 2016 и 2017 гг. изучали растения, формирующие моновидовые заросли вблизи г. Сыктывкара (61°38'46" с. ш., 50°45'33" в. д.) Вегетационный сезон 2016 г. характеризовался холодным мартом и тёплым апрелем, в летний период температура воздуха составляла в среднем 15–20 °C (табл. 1). Осенний период отличался сравнительно тёплыми погодными условиями, среднемесячная температура октября была около 2 °C. Погодные условия 2017 г. были схожими, за исключением весеннего периода, который отличался тёплым мартом с температурой около -1 °C.

Изучали скорость дыхания молодых тканей растений *H. sosnowskyi*: проростков, всходов и почек возобновления (рис. 1). Проростки с корешком отбирали из-под снега в конце марта – начале апреля при высоте снежного покрова около 70 см. Всходы с первым настоящим листом отбирали после схода снега, в третьей декаде апреля – начале мая. Терминальные почки возобновления *H. sosnowskyi*, которые закладываются на стеблекорнях, изучали в октябре. Температурную зависимость скорости дыхания растений определяли с помощью газометрической системы Li-7000 (LI-COR, Inc., США) с термостатируемой камерой в диапазоне от -8 до +45 °C. Использовали 4–7 проб проростков, 4–8 проб всходов и 4–16 проб почек растений *H. sosnowskyi* для каждой температуры. Для охлаждения проб ниже 0 °C использовали льдосолевою смесь. Изменение скорости дыхания оценивали по температурному коэффициенту (Q_{10}), рассчитанному согласно правилу Вант-Гоффа:

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{\frac{10}{(T_2 - T_1)}}$$

где K_1 и K_2 – скорости дыхания при температурах T_1 и T_2 соответственно.

Статистический анализ проводили с помощью Statistica 10 (StatSoft Inc., США). На

рисунках представлены среднеарифметические значения с ошибкой среднего значения.

Результаты и обсуждение

Проростки растений *H. sosnowskyi* появляются под снегом в марте – начале апреля при отрицательной среднесуточной температуре воздуха (табл. 1). Начальные этапы роста проростков связаны с формированием корешка, гипокотыля и семядолей. Проростки небольшие, их длина составляет 3–3,5 см [4]. Всходы появляются в конце апреля – начале мая, разворачивается первый настоящий лист, отмечено ветвление главного корня (рис. 1, см. цв. вкладку). В третьей декаде апреля в моновидовых зарослях *H. sosnowskyi* насчитывалось около 500 шт/м² проростков [7], что характерно для зарослей гигантского борщевика в условиях Европейской части России и Западной Европы [2, 7, 12].

Растения *H. sosnowskyi* характеризуются хорошей зимостойкостью, проростки способны выдерживать понижение температуры воздуха весной до -5 °С [13]. Согласно нашим данным, дыхание проростков в диапазоне температуры -5–+5 °С очень низкое, не более 0,25 мг СО₂ / (г сухой массы · ч). Скорость дыхания возрастала экспоненциально с повышением температуры от 5 до 20 °С, а дыхательная способность (ДС) при 20 °С составляла 0,7 мг СО₂ / (г сухой массы · ч) (рис. 2). Величина температурного коэффициента дыхания Q₁₀ в диапазоне температуры 0–10 °С была близка к единице, при повышении температуры до 20 °С значение коэффициента возрастало в 3,8 раза (табл. 2). Температуры выше 25 °С заметно снижали скорость темного дыхания проростков.

Следует отметить, что проростки *H. sosnowskyi* ранней весной значительно оводнены,

содержание воды в них составляло 87±2%. Судя по данным, полученным с помощью калориметрии, фазовый переход вода-лёд в тканях проростков происходил при снижении температуры до -8,2±0,4 °С [14]. Эти результаты свидетельствуют об устойчивости проростков *H. sosnowskyi* к низким температурам в ранневесенний период в условиях севера.

Как и следовало ожидать, всходы отличались от проростков более высокой дыхательной активностью. При низких положительных температурах (ниже +10 °С) дыхание всходов на порядок превышало дыхание проростков и составляло около 2 мг СО₂ / (г сухой массы · ч). Всходы поддерживали этот уровень дыхания при повышении температуры вплоть до 20 °С, ДС всходов была в 2–3 раза выше, чем у проростков. Экспоненциальный рост дыхания наблюдали в диапазоне температуры 20–35 °С. Максимум скорости выделения СО₂, около 8 мг / (г · ч), отмечали при 35 °С. Анализ температурной зависимости скорости дыхания всходов выявил сдвиг оптимума роста в сторону более высоких температур по сравнению с проростками. Величина температурного коэффициента дыхания Q₁₀ в диапазоне температуры 5–15 °С была меньше единицы и возрастала втрое при температурах 20–30 и 25–35 °С (табл. 2). Температуры выше 35 °С приводили к снижению скорости темного дыхания всходов.

В условиях среднетаёжной зоны отмечено сокращение длительности органогенеза растений *H. sosnowskyi* по сравнению с более южными регионами: развитие репродуктивных структур происходит в один вегетационный период года цветения. Закладка зимующих почек осуществляется в августе, а заложение генеративных органов происходит в конце мая [4]. Терминальная и латераль-

Таблица 1 / Table 1
Среднемесячная температура воздуха (°С) в окрестностях г. Сыктывкара
Average monthly air temperature (°C) near Syktyvkar

| Месяц Month | Год / Year | | Среднемультилетнее значение* The multi-year average* |
|----------------------|------------|------|---|
| | 2016 | 2017 | |
| Март / March | -4,7 | -1,2 | -7,0 |
| Апрель / April | 4,9 | 1,1 | 0,9 |
| Май / May | 11,6 | 5,0 | 7,4 |
| Июнь / June | 14,6 | 12,4 | 13,9 |
| Июль / July | 19,8 | 18,3 | 16,7 |
| Август / August | 18,1 | 16,0 | 13,8 |
| Сентябрь / September | 9,0 | 7,5 | 7,8 |
| Октябрь / October | 1,8 | 2,3 | 0,6 |

Примечание / Note: по данным Кому ЦГМС / according to the data <http://meteork.ru/climate/sykt.shtml>, * – www.rp5.ru



Рис. 1. Проростки *Heracleum sosnowskyi* с корешком (А, март), всходы с первым настоящим листом (В, апрель-май), стеблекорень (С, октябрь), отделённая терминальная почка (D, октябрь): 1 – терминальная почка, 2 – латеральная почка

Fig. 1. The seedlings of *Heracleum sosnowskyi* with radicles (A, March), seedlings with the first true leaf (B, April-May), caudex with roots (C, October), and terminal buds (D, October): 1 – terminal bud, 2 – lateral buds

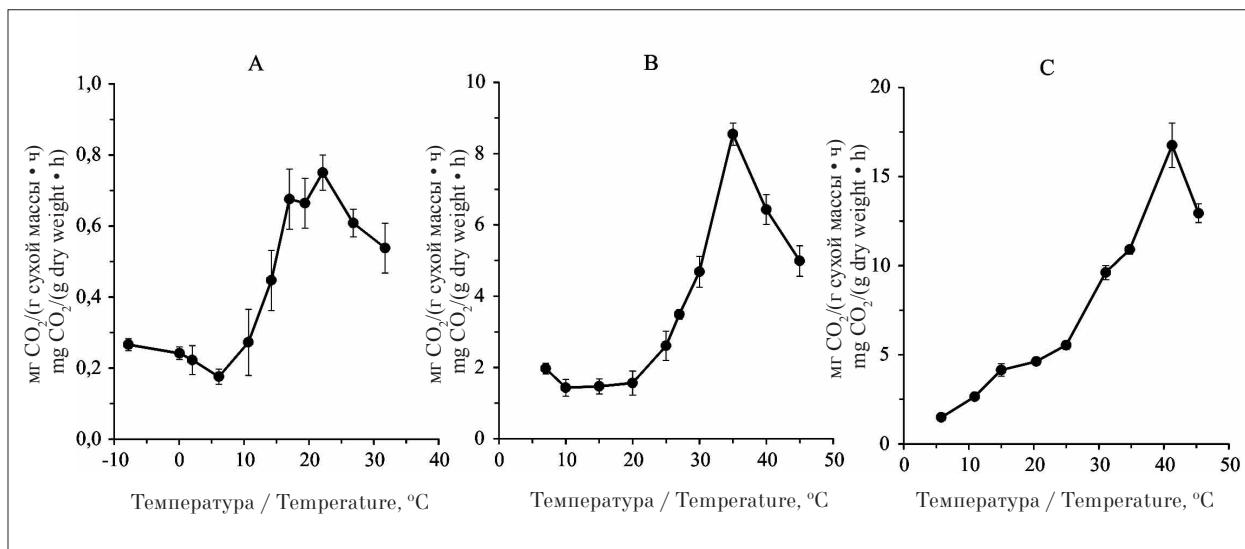


Рис. 2. Температурная зависимость скорости дыхания проростков (А, март), всходов (В, апрель-май) и терминальной почки (С, октябрь) *Heracleum sosnowskyi*
Fig. 2. Temperature dependence of respiration rate of seedlings with radicles (A, March), seedlings with the first true leaf (B, April-May), and tissues of the terminal bud (C, October) of *Heracleum sosnowskyi*

Таблица 2 / Table 2

Величина температурного коэффициента Q_{10} дыхания проростков и терминальных почек растений *H. sosnowskyi* / The temperature coefficient of respiration (Q_{10}) of seedlings and buds of *H. sosnowskyi* plants

| Температурный коэффициент Temperature coefficient | Проростки с корешками Seedlings with radicles | Всходы с первым настоящим листом Seedlings with the first true leaf | Почки Buds |
|--|--|--|---------------|
| Q_{0-10} | 1,0 | – | – |
| Q_{5-15} | 3,8 | 0,6 | 2,7 |
| Q_{10-20} | 2,9 | 1,1 | 1,6 |
| Q_{15-25} | 0,9 | 1,8 | 1,3 |
| Q_{20-30} | 0,7 | 3,0 | 2,3 |
| Q_{25-35} | – | 3,3 | 1,9 |
| Q_{30-40} | – | 1,4 | 1,8 |
| Q_{35-45} | – | 0,6 | 1,4 |

Примечание: прочерк обозначает, что определений не было; образцы тканей проростков и всходов отобраны с конца апреля по начало мая, почек – в октябре.

Note: the dash indicates that there was no measurement; samples of seedling tissues were selected in April, buds in October.

ные почки (рис. 1, см. цв. вкладку) обеспечивают быстрое возобновление роста и формирование монокарпических побегов растений *H. sosnowskyi*.

Дыхание терминальной почки возрастало от 2 до 15 мг CO_2 /(г сухой массы · ч) с повышением температуры от 5 до 40 °С. Заметное снижение скорости выделения CO_2 зарегистрировали при дальнейшем повышении температуры до 45 °С (рис. 2). Сравнительно высокая эффективность дыхания отмечена при низких и умеренных температурах, 5–15 °С, величина Q_{10} в этом

интервале составляла 2,7 (табл. 2). Дыхательная способность терминальной почки осенью, во время подготовки растений к перезимовке, была около 5 мг CO_2 /(г сухой массы · ч). Это вдвое выше ДС листьев дикорастущих видов в период их активного роста в условиях севера [11, 15, 16].

Полученные результаты свидетельствуют о высокой интенсивности метаболизма и адаптированности почек возобновления *H. sosnowskyi* к низким температурам в зимний период в условиях среднетаёжной подзоны. В осенне-зимний период промерзание почвы

начинается с ноября, а минимальная температура на глубине узла кущения в декабре-январе составляет -1 – (-2) °С [17]. Эффективный метаболизм почек возобновления при низких температурах необходим для поддержания морфогенетических процессов, связанных с делением и дифференциацией клеток и тканей в осенне-зимний период. Наши наблюдения показали, что почки возобновления *H. sosnowskyi* не имеют глубокого покоя и при благоприятных условиях могут отрастать [18]. В условиях аномальной зимы, при повышении температуры воздуха в декабре до $+2,5$ °С, было отмечено возобновление ростовых процессов растений *H. sosnowskyi* [19].

Заключение

Таким образом, установлены закономерности влияния температуры на дыхание у проростков, всходов и почек возобновления растений *H. sosnowskyi*. В апреле проростки под снегом дышат слабо при низких положительных и околонулевых температурах. Это адаптивная реакция, позволяющая им экономно расходовать питательные вещества семени. Интенсивный рост проростков после схода снега и формирование всходов сопровождается существенным повышением уровня метаболической активности. Экспоненциальный рост скорости дыхания всходов отмечен при более высоких температурах (20 – 35 °С), чем у проростков под снегом (5 – 20 °С). Это свидетельствует о пластичности и запасе прочности метаболизма *H. sosnowskyi* на ранних стадиях развития растений. Выявлена высокая, около 5 мг CO_2 / (г сухой массы · ч), дыхательная способность терминальной почки в осенний период. Эти результаты говорят об эффективном метаболизме осенних почек возобновления, у которых отсутствует глубокий покой. В этот период осуществляются морфогенетические процессы, связанные с делением и дифференциацией клеток и тканей, происходит адаптация меристематических тканей к температурному режиму при перезимовке. В совокупности полученные данные свидетельствуют об адаптированности дыхательного метаболизма проростков, всходов и почек *H. sosnowskyi* к климатическим условиям таёжной зоны. Характер температурной зависимости дыхания отражает жизненную стратегию растений. Изучение дыхательной активности позволяет полнее оценить инвазивный потенциал чужеродных растений.

Авторы благодарят профессора, д. б. н. Т. К. Головки за рекомендации при подготовке статьи. Работа выполнена в рамках НИР «Фототрофные организмы как компонент живой природы и индикатор климатических изменений» (18-4-4-20) и «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилодрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (AAAA-A17-117033010038-7).

Литература

1. Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2001. V. 84. No. 1. P. 1–20.
2. Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / Eds. P. Pyšek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. CAB International, Wallingford, UK, 2007. P. 324.
3. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
4. Скупченко Л.А. Семеноведение борщевика на Севере. Л.: Наука. 1989. 119 с.
5. Chadin I., Dalke I., Zakhzhiziy I., Malyshev R., Madi E., Kuzivanova O., Kirillov D., Elsakov V. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. V. 77. P. 71–80.
6. Товстик Е.В., Широких И.Г., Соловьёва Е.С., Широких А.А., Ашихмина Т.Я., Савиных В.П. Изменение почвенной актинобиоты под влиянием инвазии борщевика Сосновского // Теоретическая и прикладная экология. 2018. № 4. С. 114–118.
7. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhzhiziy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. No. 10 (11). P. e0142833.
8. Веселкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А., Микрюкова М.А., Большаков В.Н., Бетехтина А.А. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады Академии наук. 2017. Т. 473. № 1. С. 114–117.
9. Кридл Р.С., Брайденбах Р.В., Фонтана А.Дж., Генри Дж.-М., Смит Б.Н., Хансен Л.Д. Реакция дыхания растений на климат определяет их географическое распространение // Физиология растений. 1996. Т. 43. С. 813–821.
10. Семихатова О.А. Оценка адаптационной способности растения на основании исследований темнового дыхания // Физиология растений. 1998. Т. 43. № 3. С. 142–148.
11. Головки Т.Г., Далькэ И.В., Табаленкова Г.Н., Гармаш Е.В. Дыхание растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 8. С. 1216–1226.

12. Gudžinskas Z., Žalneravičius E. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania // *Annales Botanici Fennici*. 2018. V. 55. No. 4–6. P. 309–321.

13. Черняк Д.М. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) и борщевик Меллендорфа (*Heracleum moellendorffii* Hance) на юге Приморского края (биологические особенности, перспективы использования и биологическая активность) // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2013. 27 с.

14. Malyshev R.V. Freezing point of water, water content and proportion of freezing water in *Heracleum sosnowskyi* seedlings with radicles // *Zenodo*. 2019. doi: 10.5281/zenodo.2636095

15. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.

16. Далькэ И.В., Головки Т.К. Фотосинтез и дыхание растений бореальной зоны // *Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*. 2011. № 7–8 (165–166). С. 5–9.

17. Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Малышев Р.В., Головки Т.К. Сезонные изменения роста и метаболической активности подземных побегов тысячелистника обыкновенного // *Физиология растений*. 2013. Т. 60. № 6. С. 865–873.

18. Dalke I., Malyshev R., Maslova S. Growth of *Heracleum sosnowskyi* Manden. plant in indoor conditions after end of vegetation period (Version 0.1) // *Zenodo*. 2018. doi: 10.5281/zenodo.1244757

19. Александрова М.И. Некоторые виды борщевика в среднетаёжной зоне Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киров, 1971. 26 с.

References

1. Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2001. V. 84. No. 1. P. 1–20. doi: 10.1016/S0167-8809(00)00178-X

2. Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) / Eds. P. Pyšek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn. CAB International, Wallingford, UK, 2007. P. 324. doi: 10.1079/9781845932060.0000

3. Satsyperova I.F. Hogweeds of flora of the USSR – new fodder plants. Leningrad: Nauka, 1984. 223 p. (in Russian).

4. Skupchenko L.A. Hogweed seed science in the North. Leningrad: Nauka, 1989. 119 p. (in Russian).

5. Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I., Malyshev R., Madi E., Kuzivanova O., Kirillov D., Elsakov V. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // *PhytoKeys*. 2017. V. 77. P. 71–80. doi: 10.3897/phytokeys.77.11186

6. Tovstik E.V., Shirokikh I.G., Soloveva E.S., Shirokikh A.A., Ashikhmina T.Ya., Savinykh V.P. The change in soil actinobiote under the influence of *Heracleum*

sosnowskyi invasion // *Theoretical and Applied Ecology*. 2018. No. 4. P. 114–118 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-4-114-118

7. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // *PLOS ONE*. 2015. No. 10 (11). P. e0142833. doi: 10.1371/journal.pone.0142833

8. Veselkin D.V., Ivanova L.A., Ivanov L.A., Mikryukova M.A., Bolshakov V.N., Betekhtina A.A. Rapid use of resources as a basis of the *Heracleum sosnowskyi* invasive syndrome // *Doklady Akademii nauk*. 2017. V. 473. No. 1. P. 53–56 (in Russian). doi: 10.1134/S0012496617020041

9. Criddle R.S., Breidenbach R.W., Fontana A.J., Henry J.M., Smith B.N., Hansen L.D. Plant respiration responses to climate determine geographic distribution // *Russian Journal of Plant Physiology*. 1996. V. 43. No. 6. P. 698–704.

10. Semikhatova O.A. Evaluation of plant adaptation potential by assessing dark respiration // *Russian Journal of Plant Physiology*. 1998. V. 45. No. 1. P. 122–128 (in Russian).

11. Golovko T.K., Dalke I.V., Tabalenkova G.N., Garmash E.V. Respiration of the Subpolar Ural plants // *Botanicheskiy Zhurnal*. 2009. V. 94. No. 8. P. 1216–1226 (in Russian).

12. Gudžinskas Z., Žalneravičius E. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania // *Annales Botanici Fennici*. 2018. V. 55. No. 4–6. P. 309–321. doi: 10.5735/085.055.0412

13. Chernyak D.M. The Hogweed of Sosnowski (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) and the Hogweed of Mellendorf (*Heracleum moellendorffii* Hance) in the south of Primorsky Krai (biological traits, use prospects and biological activity) // *Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Vladivostok*, 2013. 27 p. (in Russian).

14. Malyshev R.V. Freezing point of water, water content and proportion of freezing water in *Heracleum sosnowskyi* seedlings with radicles // *Zenodo*. 2019. doi: 10.5281/zenodo.2636095

15. Golovko T.K. Respiration of plants (physiological aspects). Sankt-Peterburg: Nauka, 1999. 204 p. (in Russian).

16. Dalke I.V., Golovko T.K. Photosynthesis and respiration of the boreal zone plants // *Vestnik Insituta Biologii Komi NC UrO RAN*. 2011. No. 7–8 (165–166). P. 5–9 (in Russian).

17. Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Golovko T.K. Seasonal changes in growth and metabolic activity of underground shoots of yarrow // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2013. V. 60. No. 6. P. 821–829 (in Russian). doi: 10.1134/S1021443713060071

18. Dalke I., Malyshev R., Maslova S. Growth of *Heracleum sosnowskyi* Manden. plant in indoor conditions after end of vegetation period (Version 0.1) // *Zenodo*. 2018. doi: 10.5281/zenodo.1244757

19. Aleksandrova M.I. Some species of hogweed in the middle taiga zone of the Komi ASSR. *Avtoref. diss. ... kand. s-kh. nauk. Kirov*, 1971. 26 p. (in Russian).