

РАЗНООБРАЗИЕ РАСТЕНИЙ В ЗАРОСЛЯХ ИНВАЗИВНОГО *SORBARIA SORBIFOLIA*: РАЗНЫЙ ЭФФЕКТ ДЛЯ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА И БАНКА СЕМЯН

© 2020 г. Д. В. Веселкин^а, Н. В. Золотарева^{а, *}, Ю. А. Липихина^а,
Е. Н. Подгаевская^а, О. А. Киселева^б

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бБотанический сад УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

*e-mail: nvp@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 12.05.2020 г.

После доработки 30.05.2020 г.

Принята к публикации 04.06.2020 г.

Оценивали разнообразие вегетирующих растений травяно-кустарничкового яруса и проростков из семян почвенного банка в зарослях инвазивного кустарника *Sorbaria sorbifolia* в урбанизированных лесах г. Екатеринбурга (Средний Урал, Россия). Геоботанические описания и определение проростков из почвенного банка семян выполнены в разных лесных сообществах: в зарослях инвазивного *S. sorbifolia*, в зарослях аборигенного *Rubus idaeus*, в лесных сообществах без *S. sorbifolia* и *R. idaeus*. Установлено, что в присутствии *S. sorbifolia* обилие вегетирующих растений травяно-кустарничкового яруса было ниже в 10–20 раз и более; таксономическое богатство травяно-кустарничкового яруса в описании (α -разнообразие) — ниже в 6–8 раз, общее число видов, зарегистрированных в группе сообществ (γ -разнообразие) — ниже в 3 раза. Исчезновение видов под *S. sorbifolia* было избирательным. Преимущественно исчезали относительно светолюбивые и относительно сухолюбивые виды, а более тенелюбивые и влаголюбивые виды были устойчивыми. Богатство таксонов и обилие проростков из почвенного банка семян в зависимости от обилия *S. sorbifolia* не изменялись. Около половины числа выявленных таксонов проростков из почвенного банка семян — это типичные лесные растения, другая половина специфична только для банка семян и в вегетирующем состоянии не зарегистрирована. Сделан вывод, что влияние *S. sorbifolia* на растительность подчиненных ярусов обусловлено в первую очередь прямым конкурентным и средообразующим воздействием, создаваемым живой фитомассой *S. sorbifolia*.

Ключевые слова: чужеродные растения, инвазивные растения, биоразнообразие, урбанизированные леса

DOI: 10.31857/S0367059720060098

Инвазии чужеродных организмов, или расселение растений и животных во вторичных ареалах, — характерная черта современного этапа развития биоты [1, 2]. В качестве последствий таких инвазий часто обсуждается снижение разнообразия аборигенных сообществ [3–8], вплоть до исчезновения отдельных видов [9].

Большинство исследований последствий инвазий чужеродных растений основаны на оценках состава вегетирующих растений [10], хотя они только часть общего разнообразия растительных сообществ. Хранилищем определенной доли разнообразия, отражающим прошлые экологические условия и прошлые этапы развития сообществ, являются банки семян [11]. Как правило, банки семян включают виды, которые обладают иными экологическими стратегиями по сравнению со стратегиями вегетирующих видов [12]. Се-

мена, составляющие банк семян, могут быть толерантными и избегать условий среды, неблагоприятных для взрослых особей [13]. Поэтому растения, развивающиеся из банков семян, могут быть пионерами восстановления растительности после нарушений [14, 15].

Особенности трансформации банков семян под влиянием инвазивных растений изучены, по-видимому, хуже, чем трансформация вегетирующих растений. Например, в метаанализах о влиянии инвазий чужеродных растений на сообщества вегетирующих растений указано 216 частных исследований [4], о влиянии на банки семян — 31 [16]. По-видимому, банки семян менее чувствительны к эффектам со стороны инвазивных растений по сравнению с вегетирующей растительностью [17]. В среднем инвазии чужеродных растений приводят к снижению разнообразия и

численности банков семян в аборигенных сообществах, но есть большая неопределенность, связанная с особенностями видов и местных условий [16]. Древесные инвазивные растения — деревья и кустарники — меньше преобразуют почвенный банк семян, чем травянистые чужеродные виды [18]. Для уменьшения неопределенности представлений о реакции растительных сообществ, включая банки семян, на внедрение чужеродных растений необходимы специальные сопоставления реакций банков семян и вегетирующих растений.

Цель настоящей работы — оценить разнообразие растений в зарослях инвазивного кустарника *Sorbaria sorbifolia* путем изучения, во-первых, вегетирующих растений травяно-кустарничкового яруса и, во-вторых, банка семян. Нас интересовало, одинаковы ли изменения состава этих частей растительных сообществ в зарослях *S. sorbifolia*. Проверяли следующие предположения, сделанные на основе анализа опубликованных данных: 1) разнообразие и вегетирующих растений, и банков семян в зарослях *S. sorbifolia* снижается; 2) разнообразие вегетирующих растений трансформируется сильнее, чем разнообразие почвенного банка семян.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район. Данные собраны в южно-таежной подзоне бореальной зоны Среднего Урала (Россия) на территории г. Екатеринбурга — крупного города с населением 1.5 млн человек. Климат умеренно континентальный, средняя температура +3°C, января —12.6°C, июля +19.0°C, годовая сумма осадков 537 мм. В окрестностях города преобладают сосновые травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса [19] на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Территория города сильно загрязнена из-за большого числа промышленных предприятий и высокой плотности автотранспортной сети.

Сообщества с *S. sorbifolia* описаны в лесопарках “Уктусский” и “Юго-Западный”. Преобладающая растительность на их территориях — это остатки условно-коренных относительно одно-возрастных лесов из *Pinus sylvestris*, возникших до начала городской застройки, с деревьями основного поколения 90–120 лет. Лесопарк “Уктусский” расположен на южной окраине города, в 7–11 км от центра и частично граничит с пригородными лесами. Лесопарк расположен в северной части Уктусских гор, которые сложены основными и ультраосновными породами, местами выходящими на дневную поверхность, рельеф изрезан, почвы песчано-глинистые оподзоленные [20]. Лесопарк “Юго-Западный” расположен в 5–7 км от центра города в окружении интенсивно застроенных участков. Леса попали в зону актив-

ного освоения 40–45 лет назад [21]. Рельеф — пологие склоны, почвы средне- и слабокаменистые типичные и оподзоленные буроземы, хорошо дренированные [22].

Для Уктусского лесопарка характерны сосновые леса с проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса 70–85% с высоким обилием типичных лесных и опушечно-лесных видов (*Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium myrtillus*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex digitata*, *Pteridium latiusculum*, *Rubus saxatilis*) и кустарниковым ярусом с покрытием 1–50% с индигенными *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Rubus idaeus* и адвентивными *Cotoneaster lucidus*, *Ribes alpinum* и др. В травяном ярусе сосновых лесов Юго-Западного лесопарка, проективное покрытие которого 40–90%, доминируют опушечно-лесные и рудерально-лесные нитрофилы *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*. Общая черта сообществ обоих лесопарков — выраженный ярус высоких кустарников и деревьев второй величины с присутствием большого числа адвентивных видов [23–25]. Моховой ярус выражен фрагментарно.

Инвазивный вид *Sorbaria sorbifolia*. На основе анализа онтогенеза вида [26], согласно классификации жизненных форм покрытосеменных растений [27], *S. sorbifolia* отнесен нами к геоксилным вегетативноподвижным кустарникам. Естественный ареал: Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Камчатка, Япония, Корея, Китай, Центральная Азия; растет по берегам, в лесах и на опушках [28]. Во вторичном ареале — инвазивный вид, колонофит, занесен в Черную книгу флоры Средней России [29], вид-трансформер в европейской части России [30]. Внедрение в естественные сообщества отмечено в Восточной Европе. Появление *S. sorbifolia* в лесопарках г. Екатеринбурга произошло в конце 1950-х гг. в результате искусственных посадок. Число зарегистрированных зарослей *S. sorbifolia* исчисляется десятками.

Сообщества. Заросли *S. sorbifolia* — это густые (18–30 шт/м²) скопления многолетних стволиков, которые образуются путем вегетативного латерального разрастания корневищ, соответствуя форме роста клональных растений “фаланга” [31]. Заросли неоднородны по горизонтальной структуре. Легко выделяются две зоны: центральная и периферийная (табл. 1). В сообществах центральной зоны (обозначение IV) кусты *S. sorbifolia* имеют больший возраст и стволы большего диаметра (5–25 мм) и высоты (1.5–2 м). На периферии зарослей (III) кусты *S. sorbifolia* более молодые, со стволиками меньшего диаметра (3–10 мм) и высоты (0.5–1 м). В качестве контрольных рассматривали два типа лесных сообществ — с доминированием *Rubus idaeus* (II) и лесные участки без *S. sorbifolia* и *R. idaeus* (I). Заросли *R. idaeus* изучали, приняв во внимание филогенетическую

Таблица 1. Число обследованных площадей и проективное покрытие ярусов растительности в сообществах разных групп

Группы сообществ	Число		Покровение яруса, % (размах на площадь)				
	описаний	площадей (проб) почвы на банк семян	древесного		кустарникового	травяно-кустарничкового	мохового
			I ярус	II ярус			
I – без <i>Sorbaria sorbifolia</i> и <i>Rubus idaeus</i>	13	3 (9)	40–90	3–70	1–60	40–95	1–88
II – с доминированием <i>R. idaeus</i>	12	3 (9)	30–60	5–55	35–90	9–95	1–70
III – периферия зарослей <i>S. sorbifolia</i>	13	–	30–80	10–80	70–100	1–50	1–80
IV – центр зарослей <i>S. sorbifolia</i>	12	3 (9)	30–70	3–65	90–100	0–5	0–40

близость (сем. Rosaceae), одну и ту же жизненную форму (геоксильный вегетативноподвижный кустарник [по: 32]) и сходную ценотическую роль двух кустарников. Все сообщества – I, II, III и IV – относятся к сосновым лесам.

Геоботанические описания. В июне–июле 2019 г. выполнили 50 описаний сообществ вегетирующих растений на площадках размером 10 × 10 м: регистрировали видовой состав и проективное покрытие (в %) растений травяно-кустарничкового яруса, рассчитывали значения индексов Шеннона и Бергера-Паркера. Характеристика видового богатства – плотность видов, т.е. число видов на 100 м². Анализировали соотношение разных групп видов:

1. По жизненной форме: кустарнички и полукустарнички; травы (двудольные и однодольные травянистые растения с широкими листьями); граминоиды (злаки, осоки, ожики); отдельной жизненной формой считали споровые (папортники, плауны, хвощи).

2. По ценотической приуроченности: лесные, опушечные, прочие [по: 33].

3. По отношению к свету две группы выделены по верхней границе диапазона баллов шкалы освещенности [34]: 3–6 баллов – теневыносливые сциогелиофиты; 7–9 баллов – тенелюбивые сциофиты.

4. По отношению к влажности: гигромезофиты (сюда включили гигрофиты, мезогигрофиты и гигромезофиты); мезофиты; ксеромезофиты.

Названия растений даны по [35].

Банк семян. О составе и обилии банков семян судили по составу и обилию проростков после экспонирования почв в вегетационных сосудах. Почву из верхних 10 см профиля отобрали на двух участках Уктусского и на одном участке Юго-Западного лесопарков в середине июля 2019 г. в трех группах сообществ (I, II и IV) на каждом участке.

В каждом сообществе отбирали 3 независимые пробы (повторности). Таким образом, всего было 27 проб: 3 участка × 3 сообщества × 3 повторности. Каждую пробу экспонировали отдельно в пластиковом вегетационном сосуде размером 20 × 15 × 10 см. Объем почвы в сосуде 2 дм³. Почву просеивали через сито 0.5–0.8 см и экспонировали в теплице с поликарбонатным покрытием, умеренно поливая. Учеты проростков выполнены в 5 туров: 18 августа, 19 сентября, 18 октября, 20 ноября, 20 декабря. В каждый тур все доступные для идентификации проростки или особи других онтогенетических состояний выпалывали, гербаризировали и определяли. Часть особей определены до рода или семейства. При анализе их учитывали как отдельный таксон.

Статистический анализ. Для сравнения средних значений признаков использовали однофакторный ANOVA с оценкой попарных различий с помощью критерия Тьюки. При анализе сообществ вегетирующих растений единицей наблюдения считали значение признака в описании, при анализе результатов учета проростков из почвенного банка семян – значение признака в одном вегетационном сосуде или значение для трех вегетационных сосудов с почвой из одного сообщества, что оговаривается отдельно. Признаки, выраженные в долях, перед проведением ANOVA подвергали арксинус-трансформации. Стандартизацию переменных для нивелирования разности средних значений видового богатства и обилия, полученных разными способами, выполнили по формуле

$$x_{st} = (x - x_{avg})/\sigma,$$

где x и x_{st} – исходное и стандартизированное значения признака; x_{avg} и σ – среднее арифметическое значение и стандартное отклонение признака у вегетирующих растений и проростков из банков семян. При анализе β -разнообразия рассчитывали

Таблица 2. α -Разнообразие и групповой состав травяно-кустарничкового яруса в сообществах без *Sorbaria sorbifolia* и *Rubus idaeus* (I), с доминированием *Rubus idaeus* (II), на периферии (III) и в центре (IV) зарослей *Sorbaria sorbifolia*

Характеристика	Группы сообществ ($m \pm SE$)				Значимость различий	
	I	II	III	IV	F	P
Общее проективное покрытие, %	75.8 $\pm$ 4.0 ^c	51.6 $\pm$ 8.0 ^b	15.4 $\pm$ 4.8 ^a	0.8 $\pm$ 0.4 ^a	45.83	<0.0001
Число видов на 100 м ²	41.2 $\pm$ 1.95 ^c	38.3 $\pm$ 2.1 ^c	21.9 $\pm$ 1.8 ^b	5.3 $\pm$ 1.9 ^a	73.73	<0.0001
Индекс Шеннона	1.86 $\pm$ 0.10 ^b	1.91 $\pm$ 0.10 ^b	1.75 $\pm$ 0.15 ^b	1.12 $\pm$ 0.28 ^a	4.81	0.0057
Индекс Бергера-Паркера	0.39 $\pm$ 0.04	0.36 $\pm$ 0.03	0.37 $\pm$ 0.06	0.55 $\pm$ 0.10	1.89	0.1460
Доля видов:						
по жизненной форме:						
кустарнички и полукустарнички	0.11 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.02	0.12 $\pm$ 0.05	0.69	0.5605
травы	0.67 $\pm$ 0.01 ^b	0.67 $\pm$ 0.02 ^b	0.56 $\pm$ 0.08 ^b	0.35 $\pm$ 0.09 ^a	11.09	<0.0001
граминоиды	0.16 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.01	0.23 $\pm$ 0.01	0.32 $\pm$ 0.11	1.46	0.2383
споровые	0.06 $\pm$ 0.01	0.06 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.02	0.21 $\pm$ 0.11	0.76	0.5230
по ценотической приуроченности:						
лесные	0.27 $\pm$ 0.02	0.27 $\pm$ 0.02	0.32 $\pm$ 0.02	0.45 $\pm$ 0.12	1.27	0.2959
опушечные	0.67 $\pm$ 0.02	0.64 $\pm$ 0.03	0.59 $\pm$ 0.03	0.47 $\pm$ 0.13	1.35	0.2717
прочие	0.06 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.02	0.08 $\pm$ 0.05	0.45	0.7218
по отношению к свету:						
сциофиты	0.57 $\pm$ 0.03	0.60 $\pm$ 0.02	0.69 $\pm$ 0.03	0.70 $\pm$ 0.11	1.63	0.1975
сциогелиофиты	0.25 $\pm$ 0.02 ^b	0.23 $\pm$ 0.02 ^b	0.18 $\pm$ 0.03 ^b	0.08 $\pm$ 0.04 ^a	9.57	<0.0001
по отношению к влажности:						
гигромезофиты	0.06 $\pm$ 0.01	0.05 $\pm$ 0.01	0.05 $\pm$ 0.02	0.08 $\pm$ 0.06	0.39	0.7608
мезофиты	0.85 $\pm$ 0.01	0.87 $\pm$ 0.01	0.87 $\pm$ 0.02	0.89 $\pm$ 0.05	2.22	0.0999
ксеромезофиты	0.09 $\pm$ 0.01 ^b	0.06 $\pm$ 0.01 ^b	0.08 $\pm$ 0.01 ^b	0.03 $\pm$ 0.02 ^a	6.59	0.0009

Примечание. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки значения.

коэффициенты сходства Брея-Кертиса (обозначение BC) и Чекановского-Сьеренсена с помощью программы EstimateS WiN 910 (12.3.97.96, 4D SAS, 2013). С помощью этой же программы строили кривые разрежения. Расчеты ANOVA выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007). При усреднении значений через символ $\pm$ при анализе α - и β -разнообразия приведена стандартная ошибка (SE), при анализе γ -разнообразия – стандартное отклонение (SD).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сообщества вегетирующих растений. В ряду сообществ I – II – III – IV покрытие крон кустарников закономерно увеличивалось (см. табл. 1; $F_{(3; 46)} = 81.64$; $P < 0.0001$), при этом в центре зарослей *S. sorbifolia* (IV) по сравнению с сообществами I сомкнутость крон деревьев первого яруса была ниже (см. табл. 1; $F_{(3; 46)} = 2.87$; $P = 0.0467$). И в центре зарослей *S. sorbifolia* (IV), и в зарослях *R. idaeus* (II) по сравнению с сообществами I была

понижена сомкнутость крон деревьев второго яруса (см. табл. 1; $F_{(3; 46)} = 7.15$; $P = 0.0005$). Среднее покрытие мохового яруса между группами сообществ не различалось ($F_{(3; 46)} = 1.82$; $P = 0.1562$), что связано, по-видимому, с фрагментарной выраженностью этого яруса в урбанизированных лесах.

Наиболее контрастно в связи с доминированием *S. sorbifolia* различалось состояние травяно-кустарничкового яруса: его среднее проективное покрытие в центре зарослей (IV) было почти на два порядка величин ниже, чем в сообществах без *S. sorbifolia* и *R. idaeus* (табл. 2). Дальнейшие оценки приведены для травяно-кустарничкового яруса.

α -Разнообразие. Видовое богатство травяно-кустарничкового яруса последовательно снижалось в ряду сообществ I и II–III–IV (см. табл. 2). В центре зарослей *S. sorbifolia* число видов травяно-кустарничкового яруса было меньше в 4 раза, чем на периферии, в 6 раз – чем в зарослях *R. idaeus* и почти в 8 раз – чем в сообществах без *S. sorbifolia* и *R. idaeus*. Изменения в структуре

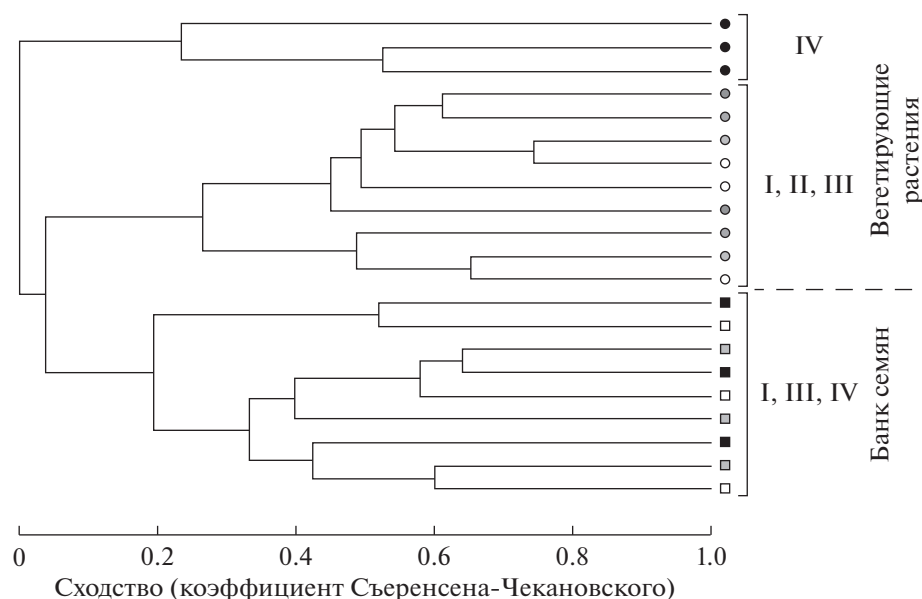


Рис. 1. Сходство состава вегетирующих растений (круги) и банка семян (квадраты) в лесных сообществах без *Sorbaria sorbifolia* и *Rubus idaeus* (белые фигуры, I), в сообществах с доминированием *Rubus idaeus* (светло-серые фигуры, II), на периферии (темно-серые фигуры, III) и в центре (черные фигуры, IV) зарослей *Sorbaria sorbifolia*. Способ построения — среднее присоединение. Для диаграммы использованы сведения о составе вегетирующих растений только с тех пробных площадей, в которых отбирали почву для анализа банков семян. Единица наблюдения при анализе банка семян — виды, обнаруженные за 5 туров учета в 3 сосудах с одной пробной площади.

травяно-кустарничкового яруса при доминировании *S. sorbifolia* видны также по снижению значений индекса Шеннона. При этом изменения уровня доминирования в травяно-кустарничковом ярусе в ряду сообществ I—II—III—IV не произошло.

Некоторые группы видов под пологом *S. sorbifolia* были менее устойчивы, т.е. состав видов изменялся избирательно. Из видов разных жизненных форм сильнее всего снижались богатство трав и доли сциогелиофитов (*Carex montana*, *Galium boreale* и др.) и ксеромезофитов (*Pteridium latiusculum*, *Saussurea controversa* и др.); соотношение видов с разной ценотической приуроченностью не изменялось.

β-Разнообразие. Избирательное изменение состава травяно-кустарничкового яруса в присутствии *S. sorbifolia* видно при анализе значений коэффициентов сходства Брея-Кертиса. Сообщества IV обладают наименьшим сходством как между собой ($BC = 0.13 \pm 0.03$; $n = 36$), так и с сообществами других групп (BC от 0.08 ± 0.01 до 0.18 ± 0.02 ; $n = 108–117$). Относительно гомогенную группу представляют сообщества I и II: среднее сходство (BC) внутри них и между ними составляет от 0.34 ± 0.01 до 0.38 ± 0.02 ($n = 66–156$). Сообщества на периферии зарослей *S. sorbifolia* (III) относительно гомогенны внутри себя ($BC = 0.35 \pm 0.02$; $n = 78$), но их сходство с другими сообществами невысокое (BC от 0.18 ± 0.02 до 0.28 ± 0.01 ; $n = 117–169$).

Особенности состава вегетирующих растений в присутствии *S. sorbifolia* показаны на рис. 1, где сообщества IV объединены в отдельный кластер. При этом невысокие значения сходства на диаграмме в целом и на этом кластере, в частности, указывают на значительный компонент случайности при формировании видового состава сообществ.

γ-Разнообразие. Из 143 зарегистрированных вегетирующих видов травяно-кустарничкового яруса в сообществах I отмечено 113 видов, II — 108, III — 88, IV — 35 (рис. 2а), т.е. γ-разнообразие травяно-кустарничкового яруса в присутствии *S. sorbifolia* в 3 раза ниже, чем на участках без *S. sorbifolia* и *R. idaeus*. В последних наибольшую активность имеют лесные и опушечно-лесные виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Pteridium latiusculum*, *Carex digitata*, *Rubus saxatilis*, *Glechoma hederacea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*. В зарослях *R. idaeus* высоко активны также нитрофильные *Aegopodium podagraria* и *Urtica dioica*. В центре зарослей *S. sorbifolia* 2/3 видов — это обычные виды окружающих лесных сообществ. Ни одного уникального таксона, который был бы зарегистрирован только в сообществах IV, не обнаружено.

При анализе полных видовых списков сообществ I—IV хорошо видно неоднородное исчезновение видов при усилении ценотической роли кустарников. В ряду сообществ I—II—III—IV соотношение числа видов гелиосциофитов и

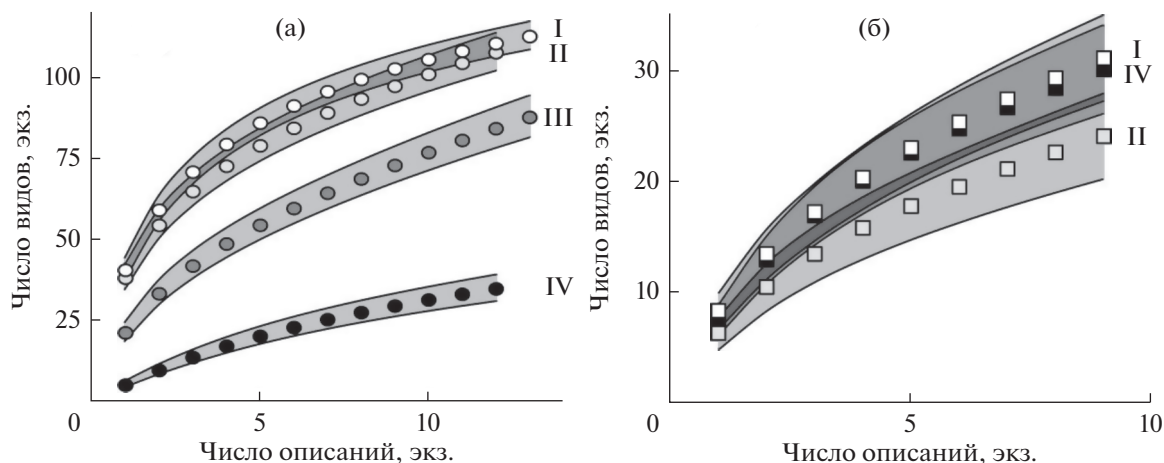


Рис. 2. Кривые разрежения числа обнаруженных вегетирующих видов с ростом числа описаний (а, круги) и числа видов проростков из почвенного банка семян с ростом числа обследованных сосудов (б, квадраты) в лесных сообществах без *Sorbaria sorbifolia* и *Rubus idaeus* (белые фигуры, I), в сообществах с доминированием *Rubus idaeus* (светло-серые фигуры, II), на периферии (темно-серые фигуры, III) и в центре (черные фигуры, IV) зарослей *Sorbaria sorbifolia*. Полосы погрешности — SD.

сциофитов постепенно смещается к выраженному преобладанию тенелюбивых сциофитов: 46, 51, 53 и 80% соответственно.

Банк семян. α -Разнообразие. Видовое богатство проростков из почвенного банка семян характеризовали, подсчитывая число таксонов, установленное за 5 туров наблюдения: 1) в одном сосуде; 2) в трех сосудах (повторности почвы из одного сообщества на одной пробной площади). В первом случае число таксонов в разных сообществах было следующим: I — 8.3 ± 0.8 ; II — 6.3 ± 1.0 ; IV — 7.6 ± 1.0 видов/сосуд. При подсчете числа таксонов в трех сосудах оценки видового богатства были выше: I — 15.7 ± 2.9 ; II — 13.0 ± 2.0 ; IV — 13.0 ± 1.0 видов/3 сосуда. Но в обоих случаях различия между сообществами I, II и IV незначимы: первый способ подсчета — $F_{(2; 24)} = 1.09$ ($P = 0.3537$); второй способ — $F_{(2; 6)} = 0.65$ ($P = 0.5550$). Также не удалось установить изменения числа проростков в связи с ценотической обстановкой, в которой отбирали почву: I — 34 ± 7 ; II — 29 ± 5 ; IV — 25 ± 5 проростков/сосуд ($F_{(2; 24)} = 0.72$; $P = 0.4953$).

β -Разнообразие. В составе проростков из банка семян во всех сообществах не обнаружено каких-либо заметных особенностей. Внутри групп и между группами сообществ средние значения коэффициента сходства Брея-Кертиса варьировали в диапазоне 0.19–0.27 и группы сообществ не различались между собой. Данные рис. 1 демонстрируют, что состав проростков из почвенного банка качественно отличается от состава вегетирующих растений, но заметной кластеризации разных совокупностей проростков не наблюдается.

γ -Разнообразие. Из 49 зарегистрированных в составе банка семян видов в сообществах I отме-

чен 31 вид, II — 24, IV — 30. С учетом диапазонов варьирования этих оценок (рис. 2б) различия между разными сообществами отсутствуют. В целом в составе видов, проросших из банка семян, преобладают многолетники. Наиболее обычными среди видов, представленных и среди вегетирующих растений, и среди проростков из банка семян, были *Betula* spp., *Carex pediformis* var. *macro-ura*, *C. montana*, *Epilobium angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Glechoma hederacea*, *Luzula pilosa*, *Ranunculus monophyllus*, *Sambucus sibirica*, *Urtica dioica*, *Veronica chamaedrys*, *Viola nemoralis*. В банке семян *S. sorbifolia* отмечен только под кронами *S. sorbifolia*, а *Rubus idaeus* встречен во всех группах сообществ — и на лесных участках без *S. sorbifolia* и *R. idaeus*, и под кронами *R. idaeus*, и под кронами *S. sorbifolia*. Почти половина таксонов, проросших из банка семян (21 вид из 49), не были зарегистрированы в составе вегетирующих растений. Наиболее обычными среди таксонов, специфичных только для банка семян, были *Cirsium arvense*, *Epilobium* sp., *Melilotus* sp., *Plantago major*, *Poa pratensis*, *Sonchus arvensis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Абсолютные оценки α - и γ -разнообразия вегетирующих растений и проростков из банка семян не сопоставимы между собой из-за методических особенностей их получения: например, площади обследования при полевых описаниях (100 м²) и при проращивании семян из банка почвы (площадь поверхности почвы в трех сосудах — 0.09 м²) различаются на 3 порядка. Это одна из причин меньшей выявленности состава проростков из банка семян по сравнению с вегетирующими рас-

тениями. На основе экстраполяции кривых разрежения общее ожидаемое число вегетирующих видов в травяно-кустарничковом ярусе может быть оценено в 160–180 видов, а в банке семян — около 100 видов, т.е. общее гамма-разнообразие травяно-кустарничкового яруса выявлено, по-видимому, на 80–90%, а банка семян — на 50% или менее. Ограничения выявляемости видов в банке семян, вероятно, связаны также с небольшим периодом экспозиции почвы. Однако то обстоятельство, что среди проростков зарегистрированы виды, отсутствующие среди вегетирующих растений, свидетельствует о том, что нами выявлены виды не только из активного, но и из покоящегося банка семян, отражающего давние этапы развития сообществ. Это подтверждается тем, что в банке семян представлены типичные луговые, а также раннесукцессионные рудеральные и сорные виды.

В любом случае сравнение абсолютных оценок разнообразия вегетирующих растений и проростков из банка семян не оправдано. Имеет смысл сравнивать только динамику разнообразия в ряду изученных сообществ. Поэтому сопоставление для α -разнообразия выполнено на стандартизированных данных (рис. 3). Хорошо видна качественная однонаправленность снижения видового богатства под кронами *S. sorbifolia* как для вегетирующих растений, так и для банка семян, а также статистически значимый характер динамики богатства между сообществами I–II и IV в первом случае и отсутствие значимости такой динамики во втором.

Результаты анализа разнообразия на α -, β - и γ -уровнях хорошо согласуются между собой: α - и γ -разнообразие вегетирующих растений заметно снижается в зарослях *S. sorbifolia*, при этом β -разнообразие — среднее несходство описаний между собой — под кронами *S. sorbifolia*, по-видимому, выше, чем в окружающих лесах. Изменения характеристик α -, β - и γ -разнообразия проростков в связи с обилием *S. sorbifolia* не наблюдаются или не доказаны. Таким образом, наша первая рабочая гипотеза справедлива частично, а вторая — полностью: разнообразие вегетирующих растений в присутствии *S. sorbifolia* трансформируется сильно, но про разнообразие почвенного банка семян нельзя утверждать что-то определенное. Это заключение хорошо соответствует массиву опубликованных сведений: 1) разнообразие аборигенных сообществ в присутствии чужеродных растений снижается [3–6, 8, 9], в том числе в присутствии *S. sorbifolia* [7]; 2) чувствительность банков семян к эффектам со стороны инвазивных растений ниже, чем у вегетирующей растительности [17]; 3) чужеродные деревья и кустарники меньше преобразуют почвенный банк семян, чем травы [18].

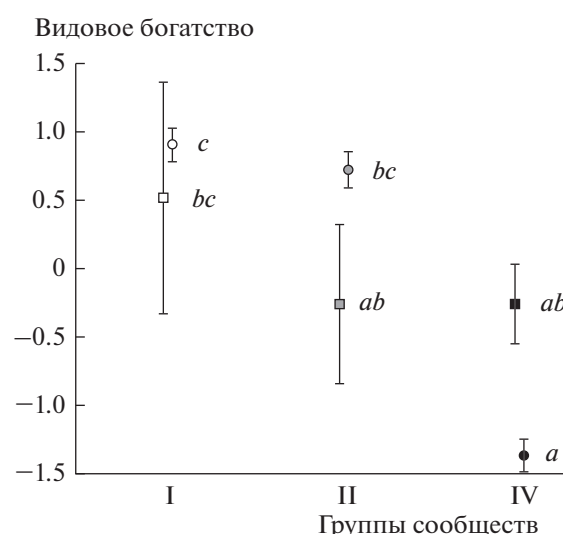


Рис. 3. Стандартизированное видовое богатство вегетирующих видов (круги) и проростков из почвенного банка семян (квадраты) в лесных сообществах без *Sorbaria sorbifolia* и *Rubus idaeus* (белые фигуры, I), в сообществах с доминированием *Rubus idaeus* (светло-серые фигуры, II) и в центре зарослей *Sorbaria sorbifolia* (черные фигуры, IV). Полосы погрешности — SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки значения. Для сопоставимости сообщества III опущены.

В отличие от других активных на Среднем Урале чужеродных растений, например *Acer negundo*, *Heracleum sosnowskyi* или *Impatiens glandulifera*, природно-климатическая обстановка и видовые композиции сообществ в г. Екатеринбурге и естественном ареале *S. sorbifolia* сходны, так как естественный ареал *S. sorbifolia* локализован в той же природной зоне и его граница проходит в 1–1.5 тыс. км восточнее города. Поэтому можно ожидать, что *S. sorbifolia* может легко и успешно интегрироваться в местные сообщества. В некотором отношении это, по-видимому, справедливо: во вторичном ареале *S. sorbifolia* эффективно опыляется насекомыми [36], а его семена поедают птицы [37]. Об отсутствии однозначно негативного воздействия *S. sorbifolia* на аборигенные сообщества свидетельствует стабильность характеристик разнообразия почвенного банка семян вне зависимости от его доминирования. Например, под североамериканским *Acer negundo* в г. Екатеринбурге снижается разнообразие и вегетирующих растений [8], и проростков из банка семян [38].

От большинства чужеродных растений региона *S. sorbifolia* отличается клональным ростом в форме фаланги и отсутствующим или слабым семенным возобновлением. Распространено предположение, что во вторичном ареале вероятность размножения *S. sorbifolia* семенами мала [29]. Однако самосев у *S. sorbifolia* во вторичном ареале

возможен [28]; по нашим данным, в почве под взрослыми растениями есть жизнеспособные семена. Несмотря на это, многолетнее удержание занятых участков — по экспертным оценкам до 50–60 лет — происходит с помощью вегетативного возобновления системы многолетних побегов. Это признак позднесукцессионного вида с конкурентной стратегией и чертами стресс-толерантности, так как *S. sorbifolia* относительно теневынослив. Сравнение степени редукции числа видов под *S. sorbifolia* и *A. negundo* [8] подтверждает еще одну глобальную закономерность — о наиболее радикальном снижении разнообразия аборигенных сообществ под влиянием инвазивных видов с клональной формой роста [4].

Густые сомкнутые заросли *S. sorbifolia* с высотой листового слоя до 1.5–2 м не имеют аналогов в лесных сообществах региона. Многолетние заросли с близкой густотой и морфологией побегов, но не в лесах под пологом деревьев, а на открытых участках, могут формировать *R. idaeus* (обычно на гарях или вырубках) и *Filipendula ulmaria* (в условиях переувлажнения). Возможно, чтобы надежнее оценить специфичность влияния *S. sorbifolia*, оправдано использование в качестве контрольных вариантов не только типичных лесных сообществ, но и сравнимых по густоте заросли аборигенных *R. idaeus* и *F. ulmaria*.

Густой полог листьев и побегов *S. sorbifolia* может перехватывать ресурсы, прежде всего свет: с одной стороны, есть оценки, что освещенность под пологом *S. sorbifolia* и *R. idaeus* сопоставима и трансформация светового режима не объясняет изменения видового состава травянистых растений в их зарослях [7]; с другой стороны, затенение — ключевой фактор организации растительных сообществ, который часто обсуждается как механизм влияния инвазивных растений [39, 40]. По нашим данным, затенение нельзя исключать как фактор трансформации напочвенного покрова под пологом *S. sorbifolia*, так как, во-первых, *S. sorbifolia* формирует под пологом сосны более плотные заросли, чем любой аборигенный вид подлеска, и, во-вторых, под *S. sorbifolia* в первую очередь исчезают относительно светолюбивые сциогелиофиты и сухолюбивые ксеромезофиты, а более тенелюбивые и влаголюбивые виды устойчивы. Еще один часто дискутируемый механизм влияния инвазивных растений на местные виды — аллелопатия [41, 42], или влияние с помощью вторичных метаболитов на почвенные организмы [43, 44]. Надземные органы *S. sorbifolia* содержат большое количество биологически активных веществ, в том числе и токсичные химические соединения [45, 46], поэтому их аллелопатические воздействия на аборигенные сообщества не исключены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши результаты свидетельствуют о том, что в присутствии *S. sorbifolia* состав и обилие вегетирующих растений лесных сообществ изменяются сильно, а состав почвенного банка семян не претерпевает заметных изменений. Это закономерно, учитывая изолированность банков семян от актуальных экологических воздействий и их предназначенность для длительного сохранения и переживания неблагоприятных воздействий. Влияние *S. sorbifolia* на растительность подчиненных ярусов обусловлено, по-видимому, прямым конкурентным и средопреобразующим воздействием, создаваемым живой фитомассой *S. sorbifolia*. В практическом отношении это означает, что способность к восстановлению растительного покрова из семенного банка после сильных нарушений на участках, занятых и не занятых *S. sorbifolia*, качественно не отличается. Возможно также, что инвазивный потенциал *S. sorbifolia* недооценен. Комплекс черт позднесукцессионного вида позволяет *S. sorbifolia* вегетативно внедряться в малонарушенные и, возможно, ненарушенные лесные сообщества, что отличает его от большинства других чужеродных видов и позволяет однозначно считать трансформером, влияющим как на режим абиотических факторов в занятых им местообитаниях, так и на состояние сообществ аборигенных растений.

Полевой этап исследований выполнен в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ AAAA-A19-119031890084-6), эксперимент по проращиванию банков семян — в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН, анализ данных — в рамках проекта РФФИ № 20-54-00024.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J. et al. Quantifying threats to imperiled species in the United States // *Bioscience*. 1998. V. 48. № 8. P. 607–615.
2. Kleunen van M., Dawson W., Essl F. et al. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. 2015. V. 525. P. 100–103. <https://doi.org/10.1038/nature14910>
3. Vilà M., Espinar J.L., Hejda M. et al. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecol. Lett.* 2011. V. 14. № 7. P. 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
4. Vilà M., Rohr R.P., Espinar J.L. et al. Explaining the variation in impacts of non-native plants on local-scale species richness: the role of phylogenetic relatedness // *Global Ecol. Biogeogr.* 2015. V. 24. № 2. P. 139–146. <https://doi.org/10.1111/geb.12249>

5. Maron J.L., Marler M. Effects of native species diversity and resource additions on invader impact // *Am. Nat.* 2008. V. 172. № 1. P. 18–33.
<https://doi.org/10.1086/588303>
6. Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *J. Ecol.* 2009. V. 97. № 3. P. 393–403.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
7. Lanta V., Hyvönen T., Norrdahl K. Non-native and native shrubs have differing impacts on species diversity and composition of associated plant communities // *Plant. Ecol.* 2013. V. 214. № 12. P. 1517–1528.
<https://doi.org/10.1007/s11258-013-0272-0>
8. Veselkin D.V., Dubrovina D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // *Rus. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 5. P. 413–421.
<https://doi.org/10.1134/S1067413619050114>
9. Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. Alien versus native species as drivers of recent extinctions // *Front. Ecol. Environ.* 2019. V. 17. № 4. P. 203–207.
<https://doi.org/10.1002/fee.2020>
10. Levine J.M., Vilà M., D'Antonio C.M. et al. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2003. V. 270. P. 775–781.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
11. Thompson J. Plant evolution in the Mediterranean. Oxford: Oxford Univ. Press, 2005. 293 p.
12. Pickett S.T.A., McDonnell M.J. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest // *Ecology of soil seed banks* / Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. Eds. San Diego, CA: Academic Press Inc. 1989. P. 123–147.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-440405-2.50013-0>
13. Fenner M., Thompson K. The ecology of seeds. Ed. 2. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2005. 260 p.
14. Vilà M., Gimeno I. Does invasion by an alien plant species affect the soil seed bank? // *J. Veg. Sci.* 2007. V. 18. № 3. P. 423–430.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02554.x>
15. Gioria M., Pyšek P., Moravcová L. Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics // *Preslia*. 2012. V. 84. № 2. P. 327–350.
16. Gioria M., Jarošík V., Pyšek P. Impact of invasions by alien plants on soil seed bank communities: emerging patterns // *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2014. V. 16. № 3. P. 132–142.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.03.003>
17. Gooden B., French K. Impacts of alien grass invasion in coastal seed banks vary amongst native growth forms and dispersal strategies // *Biol. Conserv.* 2014. V. 171. P. 114–126.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.01.005>
18. Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. № 501.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
19. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: “Гощицкий”, 2013. 610 с.
20. Сторожева М.М. Флора и растительность Уктусских гор (Средний Урал). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 67 с.
21. Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л. и др. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // *Лесоведение*. 2015. № 5. С. 346–355. [Shavnin S.A., Veselkin D.V., Vorobeichik E.L. et al. Factors of pine-stand transformation in the city of Yekaterinburg // *Contemp. Probl. Ecol.* 2016. № 7. P. 844–852. doi 10.1134/S199542551607009X]
22. Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю. Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированных лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // *Агрохимия*. 2013. № 11. С. 63–71.
23. Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // *Изв. Оренбургского гос. аграр. ун-та*. 2012. № 5(37). С. 218–221.
24. Веселкин Д.В., Коржиневская А.А., Подгаевская Е.Н. Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбург // *Вестник Томского гос. ун-та. Биология*. 2018. № 42. С. 102–118. [Veselkin D.V., Korzhinevskaya A.A., Podgayevskaya E.N. The species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* // *Tomsk State University J. of Biology*. 2018. V. 42. P. 102–118. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/5> <https://doi.org/10.17223/19988591/42/5>
25. Веселкин Д.В., Коржиневская А.А. Пространственные факторы адвентизации подлеска в лесопарках крупного города // *Изв. РАН. Сер. географич.* 2018. № 4. С. 54–64.
<https://doi.org/10.1134/S2587556618040167>
26. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977, 160 с.
27. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // *Полевая геоботаника*. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
28. Фирсов Г.А., Ткаченко К.Г. О качестве семян *Sorbaria sorbifolia* и *Sorbaria krilowii* (Rosaceae), интродуцированных на северо-западе России // *Бюл. Ботанического сада-института*. 2016. № 16. С. 22–28.
29. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
30. Панасенко Н.Н. Растения-“трансформеры”: признаки и особенности выделения // *Вестник Удмуртского ун-та*. 2013. Сер. 6. Вып. 2. С. 17–22.
31. Ye X.H., Yu F.H., Dong M. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies // *Ann Bot.* 2006. V. 98. № 1. P. 187–191.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl086>
32. Давлетишина Г.Т., Уланова Н.Г. Малина обыкновенная // *Биологическая флора Московской обла-*

- сти. М.: Изд-во МГУ, Изд-во “Аргус”, 1996. Вып. 12. С. 89–112.
33. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области. Екатеринбург—Миасс: “Геотур”, 2005. 537 с.
 34. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
 35. The World Checklist of Vascular Plants (WCVP) [Электронный ресурс]. URL: <https://wcvp.science.kew.org/> (дата обращения: 26.05.2020).
 36. Gosling D.C.L. Ecology of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Huron Mountains in Northern Michigan // Great Lakes Entomol. 1986. V. 19. № 3. P. 153–162.
 37. Москвичёв А.Н., Бородин О.В., Коренов М.В., Корольков М.А. Птицы города Ульяновска: видовой состав, распространение, лимитирующие факторы и меры охраны. Ульяновск: Изд-во “Корпорация технологий продвижения”, 2011. 280 с.
 38. Веселкин Д.В., Киселева О.А., Екшибаров Е.Д. и др. Богатство и численность проростков из почвенного банка семян в куртинах инвазивного вида *Acer negundo* L. // Рос. журн. биол. инвазий. 2018. № 1. С. 18–25. [Veselkin D.V., Kiseleva O.A., Ekshibarov E.D. et al. Abundance and diversity of seedlings of the soil seed bank in the monospecific stands of the invasive species *Acer negundo* L. // Rus. J. Biol. Invasions. 2018. V. 9. № 2. P. 108–113. doi 10.1134/S2075111718020133]
 39. Reinhart K.O., Gurnee J., Tirado R., Callaway R.M. Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success // Ecol. Appl. 2006. V. 16. № 5. P. 1821–1831. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1821:itqei\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1821:itqei]2.0.co;2)
 40. Bravo-Monasterio P., Pauchard A., Fajardo A. *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community // Biol. Invasions. 2016. V. 18. P. 1883–1894. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1131-4>
 41. Dorning M., Cipollini D. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects // Plant Ecol. 2006. V. 184. № 2. P. 287–296.
 42. Kumar A.S., Bais H.P. Allelopathy and exotic plant invasion // Plant communication from an ecological perspective. Signaling and communication in plants / Eds. Baluška F., Ninkovic V. Berlin, Heidelberg: Springer. 2010, P. 61–74.
 43. Callaway R.M., Thelen G.C., Rodriguez A., Holben W.E. Soil biota and exotic plant invasion // Nature. 2004. V. 427. P. 731–733.
 44. Stinson K.A., Campbell S.A., Powell J.R. et al. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms // PLoS Biol. 2006. V. 4. № 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040140>
 45. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae — Malvaceae, Euphorbiaceae — Haloragaceae / Отв. ред. Буданцев А.Л. СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 513 с.
 46. Qu G.W., Wu C.J., Gong S.Z. et al. Leucine-derived cyanoglucosides from the aerial parts of *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun // Fitoterapia. 2016. V. 111. P. 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2016.03.015>