

ОСВЕЩЁННОСТЬ, ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ, ПРОЕКТИВНОЕ ПОКРЫТИЕ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО И МОХОВОГО ЯРУСОВ В ЗАРОСЛЯХ *SORBARIA SORBIFOLIA* (L.) A. BRAUN (ROSACEAE)

©2025 Липихина Ю.А., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Веселкин Д.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, 8 Марта 202, 620144,
e-mail: lipikhina_ya@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.01.2025. После доработки 02.05.2025. Принята к публикации 15.05.2025

Способность образовывать сильно сомкнутые заросли – характерная особенность многих чужеродных растений, обуславливающая их потенциал становиться трансформерами. Исследовано влияние инвазионного кустарника *Sorbaria sorbifolia* на изменение освещённости, влажности почвы, проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохового ярусов в направлении от края зарослей рябинника к их центру. От края к центру зарослей на порядок увеличивался суммарный объём побегов *S. sorbifolia* на единицу площади. Различия освещённости под пологом *S. sorbifolia* между краевыми ($30\text{--}69 \times 10^2$ лк) и центральными ($2.5\text{--}10 \times 10^2$ лк) участками зарослей также были значительными и достигали порядка величин. Проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов от периферии к центру зарослей значимо уменьшалось, а на большинстве площадок в центре зарослей травянистые растения и эпигейные мхи полностью отсутствовали. Таким образом, формирование густого полога *S. sorbifolia* запускало последовательность реакций, начинающихся со снижения освещённости и ведущих к снижению проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Это подтверждает статус *Sorbaria sorbifolia* как трансформера и хорошо соответствует данным о сильном влиянии клональных инвазионных растений на естественную растительность.

Ключевые слова: инвазионные растения, клональные растения, затенение, средопреобразующее воздействие, микроклимат.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-2-097-106

Введение

Способность образовывать сильно сомкнутые заросли или сообщества – характерная особенность многих чужеродных растений, обуславливающая их потенциал становиться трансформерами [Dickson et al., 2012; Vilà et al., 2015]. Это показано для *Acer negundo* L. [Porté et al., 2011; Veselkin et al., 2021], *Berberis thunbergii* DC. [Ehrenfeld, 1999], *Cornus sericea* L. [Charles-Dominique et al., 2010], *Elaeagnus umbellata* Thunb. [Brantley, Young, 2010], *Heracleum sosnowskyi* Manden. [Dalke et al., 2015], *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. [Deering, Vankat, 1999], *Parthenocissus inserta* (A.Kern.) Fritsch и *Vinca minor* L. [Panasenko, Anishchenko, 2018]. Особенно выражена способность к формированию сомкнутых сообществ с высоким уровнем доминирования у растений с клональным ростом. При этом под кронами инвазионных растений с кло-

нальным ростом разнообразие аборигенных сообществ снижается больше, чем под кронами инвазионных растений других форм роста [Liu et al., 2006; Vilà et al., 2015].

Sorbaria sorbifolia (L.) A. Braun – кустарник с высокой побегообразующей активностью [Аксенов, Аксенова, 2000], удобный объект для изучения экологических особенностей клональных чужеродных растений. В разных сводках *S. sorbifolia* указывается или как трансформер [Панасенко, 2013], или как чужеродный вид без статуса трансформера [Виноградова и др., 2010; Третьякова, 2016]. По нашим оценкам [Veselkin et al., 2020, 2022], в лесопарках Екатеринбурга *S. sorbifolia* проявляет свойства вида-трансформера, под его густыми кронами создаётся сильное затенение [Veselkin et al., 2022], что приводит к избирательному изменению состава аборигенных сообществ. Из видов разных жиз-

ненных форм в зарослях рябинника сильнее всего снижались богатство трав и доли сцио-гелиофитов (*Carex montana*, *Galium boreale* и др.) и ксеромезофитов (*Pteridium latiusculum*, *Saussurea controversa* и др.); соотношение видов с разной ценотической приуроченностью не изменялось [Veselkin et al., 2020]. Также под кронами рябинника существенно сокращалось γ -разнообразие травяно-кустарничкового яруса: в периферийных частях зарослей *S. sorbifolia* этот показатель в 1.2 раза ниже, а в центральной части – в 3.2 раза ниже, чем в окружающих лесных фитоценозах [Veselkin et al., 2020]. В центре зарослей *S. sorbifolia* 2/3 видов травяно-кустарничкового яруса – это обычные виды окружающих лесных сообществ, среди которых наибольшее постоянство имеют *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*. Эти же виды, а также ряд других отмечены с высоким постоянством как в периферийных частях зарослей *S. sorbifolia*, так и в ценофлоре окружающих лесных сообществ: *Calamagrostis arundinacea*, *Carex digitata*, *C. montana*, *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Geranium sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Orthilia secunda*, *Pteridium latiusculum* и др. Кроме того, в центральных и периферийных частях зарослей *S. sorbifolia* различается степень трансформации состава аборигенных сообществ: в центре зарослей видовое богатство сообществ было почти в 8 раз меньше, а на периферии – в 2 раза меньше, чем в окружающих лесных фитоценозах [Veselkin et al., 2020]. Следовательно, степень трансформации местных растительных сообществ обусловлена или непосредственно силой средообразующего воздействия клонально растущего *S. sorbifolia* (предполагая, что в центре зарослей выше фитомасса *S. sorbifolia* и скоррелированная с фитомассой степень перехвата ресурсов), или/и длительностью воздействия *S. sorbifolia* (предполагая, что в центре зарослей эффекты от его присутствия начали проявляться раньше и длиться дольше, чем на периферии зарослей). Таким образом, отдельные наблюдения и закономерности хорошо согласуются между собой и позволяют предположить, что трансформация светового режима, т.е. силь-

ное затенение в зарослях *S. sorbifolia*, – это вероятный механизм, с помощью которого реализуется средообразующее воздействие *S. sorbifolia*. В настоящей работе мы исследуем взаимосвязь между структурой зарослей *S. sorbifolia* и трансформацией абиотических параметров и компонентов живого напочвенного покрова. Цель работы – анализ изменения освещённости под пологом *Sorbaria sorbifolia*, влажности почвы, проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохового ярусов, во-первых, по мере продвижения от края зарослей *S. sorbifolia* к их центру, во-вторых, в зависимости от объёма побегов *S. sorbifolia* на единицу площади заросли. Таким образом, мы исследуем единый градиент возрастания средообразующего воздействия *S. sorbifolia*, характеризуя его двумя разными параметрами.

Материал и методика

Район. Данные собраны в южно-таёжной подзоне бореальной зоны Среднего Урала (Россия) на территории г. Екатеринбург – крупного города с населением 1.5 млн человек. Климат умеренно континентальный, средняя температура +3.0 °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 [Куликов и др., 2013] на дерново-подзолистых почвах и бурозёмах. Исследования проведены в лесопарках «Уктусский» и «Юго-Западный». Преобладающая растительность на их территориях – остатки условно-коренных относительно одновозрастных лесов из *Pinus sylvestris* L., возникших до начала городской застройки, с деревьями основного поколения 90–120 лет.

Для лесопарка «Уктусский» 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 кустарничковым ярусом с покрытием 1–50% с аборигенными *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Rubus idaeus* и чужеродными *Cotoneaster lucidus*, *Ribes alpinum*

и др. В травяном ярусе сосновых лесов лесопарка «Юго-Западный», проективное покрытие которого 40–90%, доминируют опушечно-лесные *Calamagrostis arundinacea*, *Carex montana* и рудерально-лесные нитрофилы *Glechoma hederacea*, *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*. Общая черта сообществ обоих лесопарков – выраженный ярус высоких кустарников и деревьев второй величины с присутствием большого числа чужеродных видов [Золотарева и др., 2012; Веселкин и др., 2018; Веселкин, Коржиневская, 2018].

Рябинник рябинолистный – инвазионный вегетативно-подвижный кустарник [Серебряков, 1964; Мазуренко, Хохряков, 1977] из семейства Rosaceae, известен как лекарственное растение, активно применяется в китайской и японской медицине [Kim, Zee, 2000]. В надземной части и корнях *Sorbaria sorbifolia* обнаружены катехины, метилированные и ацетилированные производные флавонов, флавонолов, флаванолов и фенолкарбоновых кислот, которые проявляют иммуномодулирующую, гепатопротекторную и противоопухолевую активность [Карпова, Полякова, 2009]. Рябинник обладает фитонцидной активностью [Кочергина, Дарковская, 2009].

Природный ареал рябинника рябинолистного охватывает Сибирь, Дальний Восток, Камчатку, Японию, Корею, Китай и Центральную Азию [Флора СССР, 1939; Флора Сибири, 1988]. Растёт вдоль болот, рек, в лесах. Во вторичном ареале считается инвазионным видом [Виноградова и др., 2010; Jurševska, 2007; Dobravolskaitė, Gudžinskas, 2011; Лукаткин, Хапугин, 2018] или трансформером [Панасенко, 2013]. На Среднем Урале отнесён к видам, расселяющимся в нарушенных местообитаниях, которые в дальнейшем смогут внедриться в естественные сообщества [Третьякова, 2016]. Граница естественного ареала *S. sorbifolia* проходит в 1–1.5 тыс. км восточнее Екатеринбурга.

В Екатеринбурге рябинник массово используется в озеленении с конца 50-х гг. [Федосеева, Благодаткова, 2011]. В настоящее время в лесопарках Екатеринбурга, как правило, под пологом сосновых лесов обнаружены десятки отдельных зарослей (локали-

тетов) протяжённостью в десятки – первые сотни метров.

Измерения. Исследования проведены в июле 2022 г. Исследованы три отдельные, т.е. пространственно разобщённые, заросли *S. sorbifolia*: две – в лесопарке «Уктусский» (обозначение – 1, 2), одна – в лесопарке «Юго-Западный» (обозначение – 3). Координаты зарослей: 1 – 56.77100 с.ш., 60.65396 в.д.; 2 – 56.77562 с.ш., 60.65515 в.д.; 3 – 56.79314 с.ш., 60.55080 в.д. Расстояние от края зарослей до их центра составляло 9, 17 и 14 м соответственно. От края каждой заросли к её центру закладывали трансекты из учётных площадок 50×50 см (0.25 м²). В большинстве случаев, но не всегда, учётные площадки вплотную примыкали друг к другу, т.е. одна сторона была общей для двух соседних площадок. Всего было 64 площадки: в 1-й заросли – 21, во 2-й – 20, в 3-й – 23.

На каждой площадке подсчитывали число побегов *S. sorbifolia*. У каждого побега с точностью до 1 см определяли длину центральной оси: длину вегетативных побегов измеряли от основания до терминальной почки, длину генеративных – от основания до верхушки соцветия наиболее развитого генеративного побега. С помощью штангенциркуля TESA CAL IP 67 измеряли диаметр побега на уровне подстилки. Объём каждого побега определяли по формуле объёма конуса:

$$V = \frac{r^2 \times h \times \pi}{3},$$

где V – объём побега (см³), r – радиус побега (см), h – высота побега (см). Суммированием объёма всех побегов на площадке получали суммарный объём.

На каждой площадке с помощью люксметра ТКА-ПКМ 43 (Научно-техническое предприятие «ТКА», Россия) была измерена освещённость (L) под пологом листьев *S. sorbifolia* на высоте 40 см. На каждой площадке сделано три измерения (с 10:00 до 13:00). Одновременно с измерением освещённости на каждой площадке проводилось измерение влажности верхних 5 см почвы (три измерения) с помощью прибора HH2 Moisturemeter (DeltaT Devices, Великобритания). Всего, таким образом, было 192 измерения освещённости и 192 измерения влажности. На каждой

площадке оценено проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов в процентах.

Анализ данных. Использовали подход общих линейных моделей (GLM), когда изменчивость абиотических параметров и признаков живого напочвенного покрова анализировали в зависимости от континуального (расстояние от края заросли или объём побегов *S. sorbifolia* на единицу площади заросли) и дискретного (три разных заросли / трансекты *S. sorbifolia*) предикторов с оценкой взаимодействия между ними. Величину суммы объёма побегов *S. sorbifolia* на площадке 0.25 м² использовали после проведения сглаживания, в ходе которого усредняли оценки объёма побегов на трёх соседних площадках. На основании предварительного определения соответствия варьирования величин нормальному распределению (тест Shapiro-Wilk) принимали решение о логарифмировании (натуральный логарифм, $\ln$). Для расчётов использовали программу JMP [Jones, Sall, 2011]. Значение величин в тексте указано в формате средней арифметической $\pm$ ошибка средней арифметической.

Названия растений даны по WCVP (<https://wcvp.science.kew.org/>).

Результаты

Освещённость, влажность почвы, проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов в связи с расстоянием от края до центра зарослей *Sorbaria sorbifolia*. По направлению от краёв к центру зарослей *S. sorbifolia* освещённость под пологом *S. sorbifolia* значимо уменьшалась

(табл. 1; рис. 1, а). В разных зарослях средняя освещённость под пологом рябинника была неодинаковой. На краевых участках трансект значения L были порядка 30–69×10² лк, в средних частях зарослей – 5–35×10² лк, а в центральных зонах – 2.5–10×10² лк. Таким образом, различия в освещённости на уровне почвы между крайними и центральными участками зарослей достигали порядка величин. Влажность почвы в связи с расстоянием от края до центра зарослей *S. sorbifolia* не изменялась, варьируя в диапазоне от 2 до 8% (рис. 1, в).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса от периферии к центру зарослей значимо уменьшалось (рис. 1, д). Этот эффект, с одной стороны, был общим для всех зарослей, но, с другой стороны, в разных зарослях он был выражен по-разному. Общий феномен – почти полное или полное отсутствие растений травяно-кустарничкового яруса в центре зарослей, где их проективное покрытие 0–2%, в то время как на краевых участках трансект проективное покрытие было 2–48%. Между разными зарослями проективное покрытие мохового яруса варьировало больше, чем на порядок, – от 0–1% на одной из трансект до 20–30% на другой (рис. 1, ж). Общий статистически значимый эффект заключался в снижении покрытия мхов от края к центру зарослей.

Объём побегов *Sorbaria sorbifolia* в связи с расстоянием от края до центра зарослей. Сглаженная сумма объёма побегов рябинника на площадку от края к центру зарослей значимо увеличивалась (см. табл. 1; рис. 2). Средняя сумма объёма побегов на краевых пло-

Таблица 1. Результаты GLM, оценивающие значимость расстояния от края до центра зарослей *Sorbaria sorbifolia* как фактора изменчивости абиотических параметров и характеристик состояния живого напочвенного покрова

Абиотические параметры и характеристики состояния живого напочвенного покрова	Расстояние ($dF=1$)		Трансекта ($dF=2$)		Расстояние $\times$ трансекта ($dF=2$)		R^2
	F	P	F	P	F	P	
Суммарный объём побегов <i>S. sorbifolia</i>	256.23	<0.0001	46.76	<0.0001	25.94	<0.0001	0.82
Освещённость под пологом	103.80	<0.0001	4.69	0.0129	8.85	0.0004	0.76
Влажность почвы	0.16	0.6892	35.98	<0.0001	0.07	0.9331	0.60
Проективное покрытие:							
- травяно-кустарничкового яруса	99.46	<0.0001	38.48	<0.0001	22.01	<0.0001	0.72
- мохового яруса	11.71	0.0011	16.04	<0.0001	9.99	0.0002	0.70

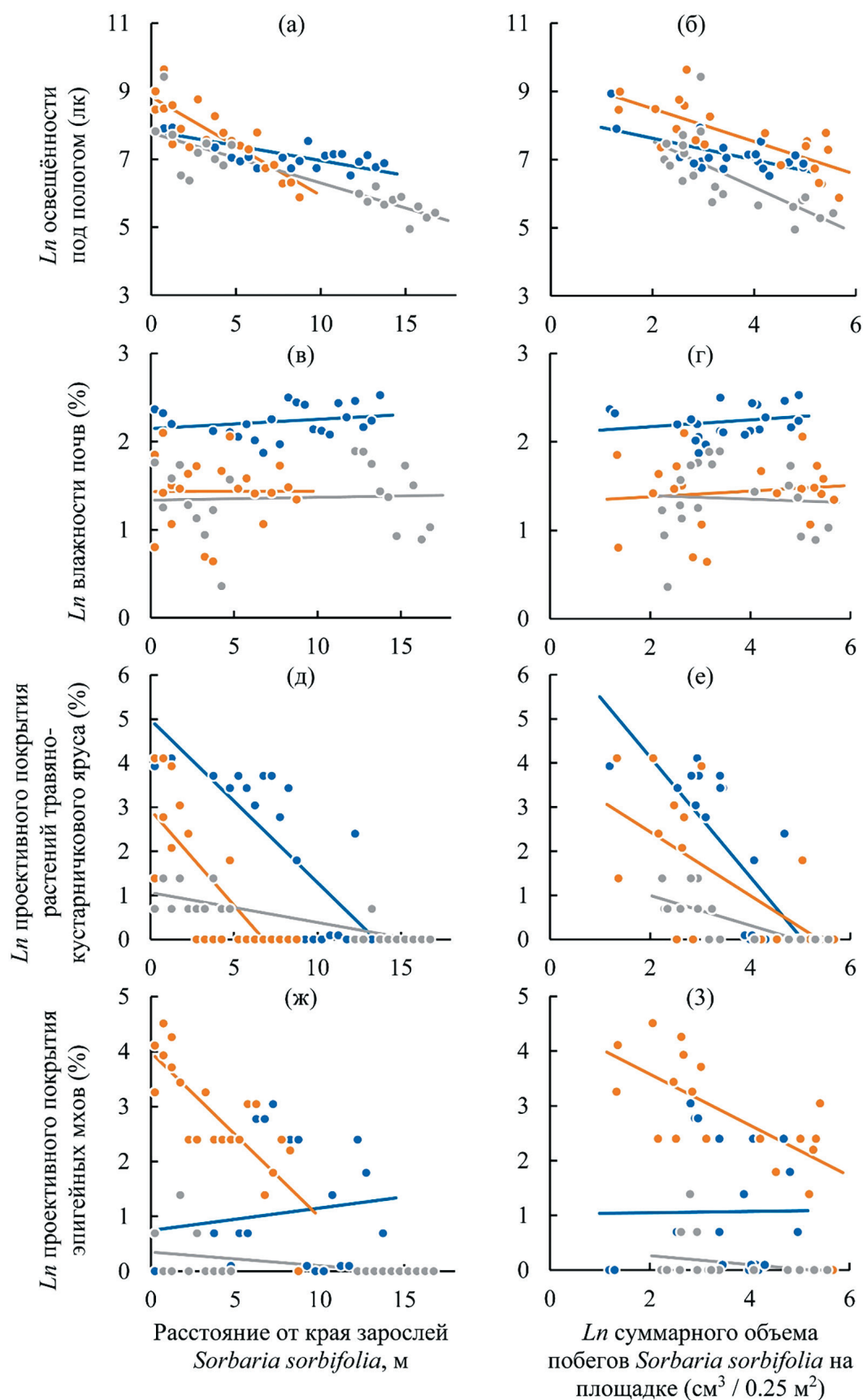


Рис. 1. Освещённость под пологом листьев *Sorbaria sorbifolia* (а, б), влажность почвы (в, г), проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (д, е), проективное покрытие эпигейных мхов (ж, з) в зависимости от расстояния до центра зарослей *Sorbaria sorbifolia* (а, в, д, ж) и в зависимости от сглаженной суммы объёма побегов *Sorbaria sorbifolia* на площадке (б, г, е, з). Цветом обозначены трансекты в разных зарослях: оранжевая трансекта – в 1-й заросли, серая – во 2-й, синяя – в 3-й.

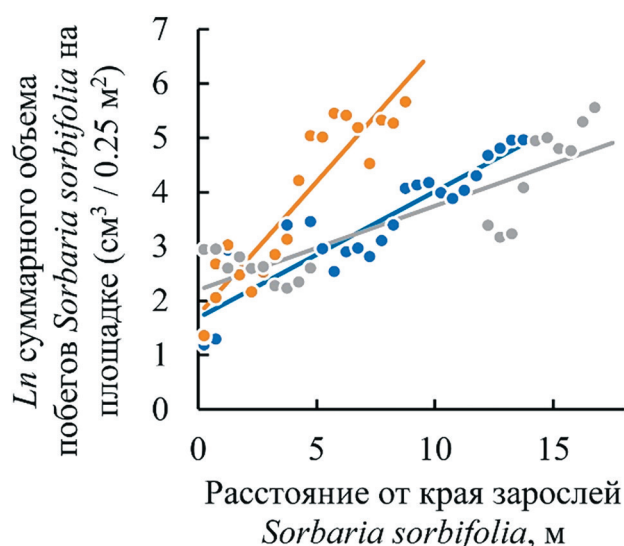


Рис. 2. Сглаженная сумма объёма побегов *Sorbaria sorbifolia* на площадку в зависимости от приближения к центру зарослей. Цветом обозначены трансекты в разных зарослях: оранжевая трансекта – в 1-й заросли, серая – во 2-й, синяя – в 3-й.

щадках трёх трансект была $14 \pm 2 \text{ см}^3 / 0.25 \text{ м}^2$, а на центральных – $159 \pm 16 \text{ см}^3 / 0.25 \text{ м}^2$. То есть на крайних участках исследуемого градиента средообразующего воздействия различия суммы объёма побегов *S. sorbifolia* достигали порядка величин. Общее качество GLM-модели, связывающей объём побегов рябинника с расстоянием от края до центра зарослей, было очень хорошим, что подтверждается высоким значением коэффициента детерминации (в двухфакторном GLM с оценкой взаимодействия между факторами $R^2 = 0.82$).

Освещённость, влажность почвы, проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов в связи с объёмом побегов *Sorbaria sorbifolia*. Изменчивость абиотических параметров и характеристик живого напочвенного покрова в связи с объёмом побегов *S. sorbifolia* близко, хотя и не полностью, повторяла изменчивость этих признаков в связи с расстоянием от края до центра зарослей *S. sorbifolia*. При увеличении средообразующего воздействия *S. sorbifolia* освещённость под пологом листьев ожидаемо снижалась (рис. 1, б; табл. 2), но влажность почвы не изменялась (рис. 1, г). Из параметров живого напочвенного покрова с объёмом побегов рябинника оказалось связано только проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (рис. 1, е), в то время как связь проективного покрытия мохового яруса с объёмом побегов *S. sorbifolia* подтвердить не удалось.

Важно отметить, что общее качество GLM-моделей, связывающих значения абиотических параметров и признаков состояния живого напочвенного покрова с объёмом побегов *S. sorbifolia*, было хуже, чем качество аналогичных моделей, в которых предиктором было расстояние от края до центра зарослей *S. sorbifolia*. Это видно при сравнении величин коэффициентов детерминации, приведённых в таблицах 1 и 2. При использовании в качестве предиктора объёма побегов *S. sorbifolia* для абиотических параметров $R^2 = 0.60–0.62$, для характеристик живого напочвенного покрова $R^2 = 0.64–0.66$. При использовании в качестве предиктора расстояния от края до центра зарослей аналогичные диапазоны составляли $R^2 = 0.60–0.76$ и $R^2 = 0.70–0.72$ соответственно.

Обсуждение

Для характеристики степени средообразующего воздействия *Sorbaria sorbifolia* мы использовали два параметра – расстоя-

Таблица 2. Результаты GLM, оценивающие значимость объёма побегов *S. sorbifolia* на единицу площади заросли как фактора изменчивости абиотических параметров и характеристик состояния живого напочвенного покрова

Абиотические параметры и характеристики состояния живого напочвенного покрова	Объём побегов ($dF=1$)		Трансекта ($dF=2$)		Объём побегов × трансекта ($dF=2$)		R^2
	F	P	F	P	F	P	
Освещённость под пологом	50.68	<0.0001	20.13	<0.0001	1.93	0.1547	0.62
Влажность почвы	0.20	0.6590	43.65	<0.0001	0.23	0.7986	0.60
Проективное покрытие:							
- травяно-кустарничкового яруса	58.20	<0.0001	13.33	<0.0001	6.67	0.0025	0.64
- мохового яруса	3.54	0.0648	52.11	<0.0001	2.87	0.0650	0.66

ние от края зарослей и сумму объёма побегов *S. sorbifolia* на единицу площади (второй параметр – косвенная характеристика фитомассы). Эти параметры тесно связаны между собой и их, разумеется, нельзя рассматривать как независимые. Оба параметра описывают степень воздействия *S. sorbifolia* «здесь и сейчас», т.е. в данном месте и в настоящее время. Вместе с тем оба параметра также косвенно характеризуют длительность средопреобразующего воздействия *S. sorbifolia*. Например, если учётная площадка находится в средней или центральной части заросли рябинника, то на этой площадке не только с большой вероятностью больший объём побегов *S. sorbifolia*, но также продолжительнее средопреобразующее воздействие рябинника. Возраст отдельных побегов *S. sorbifolia* в центральных частях зарослей может достигать 20–25 лет [Lipikhina et al., 2022]. Соответственно, как минимум, столько же, а возможно, дольше длится на таких участках средопреобразующее воздействие *S. sorbifolia*.

Однако, на наш взгляд, между параметрами «расстояние от края зарослей» и «сумма объёма побегов *S. sorbifolia* на единицу площади» есть и очевидные различия. Величина суммы объёма побегов подвержена случайным флуктуациям. Характерный диапазон длины побегов рябинника в центральных частях зарослей 0.8–1.0 м, а максимальная длина до 2.0–2.5 м [Lipikhina et al., 2022]. При средней плотности размещения побегов в центральных частях зарослей 5–6 побегов / 0.25 м², некоторые площадки на наших трансектах не содержали ни одного побега. Это обуславливало большую неоднородность оценок сумм объёма побегов *S. sorbifolia* и использование при расчётах сглаженных значений сумм объёма побегов. Использование сглаженных значений объясняется также тем, что условия на площадке 0.5×0.5 м зависят, очевидно, не только от числа и морфологических особенностей побегов на данной площадке, но также от числа и морфологических особенностей побегов на соседних площадках. Достоинство использования в качестве объясняющего предиктора суммы объёма побегов состоит в том, что его можно считать непосредственной действующей причиной

изменения таких условий, как, например, освещённость. Расстояние же от края заросли – только косвенная характеристика средообразующего воздействия *S. sorbifolia*.

В рассматриваемом градиенте нами не было выявлено изменение влажности почвы, в то время как исследования, проведённые в Финляндии, показали, что влажность почвы в зарослях *S. sorbifolia* выше, чем в контрольных сообществах [Lanta et al., 2015]. В целом сведения об изменении этого параметра под влиянием инвазионных видов противоречивы: так, в зарослях *Melaleuca quinquenervia* влажность почвы ниже, чем на контрольных участках [Martin et al., 2009], так же как и в случае *Prunus laurocerasus* [Rusterholz et al., 2018], а в присутствии *Rhamnus cathartica* – выше [Heneghan et al., 2006].

Установленные изменения абиотических параметров и компонентов живого напочвенного покрова в зависимости от обоих предикторов («расстояние от края зарослей» и «сумма объёма побегов *S. sorbifolia* на единицу площади») близки. Это подтверждает, что признаки «расстояние от края зарослей» и «сумма объёма побегов *S. sorbifolia* на единицу площади» описывают одно и то же явление – средопреобразующее воздействие *S. sorbifolia*, которое становится наиболее сильным и продолжительным в центре зарослей. Зависимость средопреобразующего воздействия от возраста зарослей показана и для других инвазионных кустарников: так, в наиболее старых участках зарослей *Cytisus scoparius* по сравнению с молодыми значительно снижалось видовое богатство и плотность семян в семенном дожде, а также видовое богатство сообщества [Wearne, Morgan, 2004], сокращение видового богатства отмечено и в наиболее длительно существующих зарослях *Lonicera maackii* [Collier et al., 2002].

В случае *S. sorbifolia* средопреобразующее воздействие сильнее всего проявляется в трансформации светового режима. Примерно такой же по силе эффект установлен для травяно-кустарничкового яруса. Состояние мохового яруса зависит от особенностей структуры зарослей рябинника меньше, чем состояние травяно-кустарничкового яруса.

Эти результаты подтверждают и детализируют представление, что затенение – ведущий механизм, с помощью которого рябинник рябинолистный влияет на аборигенные сообщества [Veselkin et al., 2022]. Ведущая роль затенения в снижении проективного покрытия и видового богатства растительности в зарослях инвазионного кустарника показана также для *Cytisus scoparius*, под кронами которого освещённость сокращается на 95% [Wearne, Morgan, 2004]. В зарослях *S. sorbifolia*, особенно в их центре, мощные побеги рябинника создают значительное длительное затенение, что, по-видимому, прямо влияет на состояние растений живого напочвенного покрова и, возможно, на величину потока семян, поступающих под полог листьев и пополняющих почвенный банк семян [Veselkin et al., 2020]. В связи с этим заключением важно обратить внимание на актуальность специального изучения причин, которые способствуют формированию рябинником густого полога листьев. Наиболее вероятна такая причина – отсутствие или низкий пресс патогенов и фитофагов подобно тому, как это показано для других чужеродных растений во вторичных ареалах [Keane, Crawley, 2002; Liebhold et al., 2017]. Подобные механизмы для *Sorbaria sorbifolia*, к сожалению, не исследованы.

Заключение

Структура зарослей *Sorbaria sorbifolia* хорошо объясняет закономерности трансформации освещённости и компонентов живого напочвенного покрова под его пологом. По мере удаления от края зарослей *S. sorbifolia* к их центру увеличивается объём побегов *S. sorbifolia* на единицу площади заросли, т.е. фактически фитомасса инвазионного кустарника. Это запускает последовательность реакций, начинающихся со снижения освещённости и ведущих к снижению проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Это подтверждает статус *Sorbaria sorbifolia* как трансформера и хорошо соответствует данным о сильном влиянии клональных инвазионных растений на естественную растительность.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках темы госзадания ИЭРиЖ УрО РАН № 122021000092-9.

Вклад авторов

Идея – Золотарева Н.В., Веселкин Д.В. Разработка структуры исследования – Золотарева Н.В., Веселкин Д.В. Выбор участков – Золотарева Н.В. Полевые регистрации – Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Липихина Ю.А. Обработка полевых данных – Липихина Ю.А., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Анализ данных – Липихина Ю.А., Веселкин Д.В. Первичный текст – Липихина Ю.А. Все авторы ознакомились с рукописью и согласны с её содержанием.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Аксенов Е.С., Аксенова Н.А. Декоративные растения. Т. 1: Деревья и кустарники // Энциклопедия природы России. 2-е изд. М.: АБФ/ABF, 2000. 560 с.
- Веселкин Д.В., Коржиневская А.А. Пространственные факторы адвентизации подлеска в лесопарках крупного города // Известия РАН. Серия: Географическая. 2018. № 4. С. 54–64. DOI: 10.1134/S2587556618040167
- Веселкин Д.В., Коржиневская А.А., Подгаевская Е.Н. Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга // 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. Vol. 42. P. 102–118. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/5> <https://doi.org/10.17223/19988591/42/5>]
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города //

- Известия Оренбургского гос. аграр. ун-та. 2012. № 5 (37). С. 218–221.
- Карпова Е.А., Полякова Т.А. Содержание фенольных соединений и потенциал биологической активности сибирских и дальневосточных видов рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) // Растительный мир Азиатской России. 2009. № 2 (4). С. 79–88.
- Кочергина М. В., Дарковская А. С. Фитонцидная активность интродуцентов в условиях Ботанического сада Воронежского государственного университета // Бюл. Бот. сада СГУ. 2009. № 8. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/fitontsidnaya-aktivnost-introdutsentov-v-usloviyah-botanicheskogo-sada-voronezhskogo-gosudarstvennogo-universiteta> (дата обращения: 15.11.2024).
- Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гошицкий, 2013. 610 с.
- Лукаткин А.С., Хапугин А.А. Инвазионные виды растений во флоре Саранска // сб. материалов XX Международного научно-практического форума «Проблемы озеленения крупных городов». 2018. С. 67–70.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977, 160 с.
- Панасенко Н.Н. Растения – «трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского ун-та. 2013. Сер. 6, вып. 2. С. 17–22.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Третьякова А.С. Закономерности формирования и экологическая структура флоры урбанизированных территорий Среднего Урала (Свердловская область): дис. докт. биол. наук. Екатеринбург, 2016. 384 с.
- Федосеева Г.П., Благодаткова Т.С., Оконешникова Т.Ф. Оптимизация системы озеленения города Екатеринбурга // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. 2011. Т. 4, № 2. С. 94–108.
- Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. 539 с.
- Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.
- Brantley S.T., Young D.R. Linking light attenuation, sunflecks, and canopy architecture in mesic shrub thickets // Plant Ecol. 2010. Vol. 206, № 2. P. 225–236. <http://www.jstor.org/stable/40540355>
- Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // Ann. Bot. 2010. Vol. 105, № 2. P. 205–220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp273>
- Collier M.H., Vankat J.L., Hughes M.R. Diminished Plant Richness and Abundance Below *Lonicera maackii*, an Invasive Shrub // The American Midland Naturalist. 2002. Vol. 147, № 1. P. 60–71. DOI:10.1674/0003-0031(2002)147[0060:dpraab]2.0.co
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhoshy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // Plos One. 2015. Vol. 10, № 11. P. 1–17. e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
- Deering R.H., Vankat J.L. Forest colonization and developmental growth of the invasive shrub *Lonicera maackii* // Am. Midl. Nat. 1999. Vol. 141, № 1. P. 43–50. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\[1999\]141\[0043:FCAD-GO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031[1999]141[0043:FCAD-GO]2.0.CO;2)
- Dickson T.L., Hopwood J.L., Wilsey B.J. Do priority effects benefit invasive plants more than native plants? An experiment with six grassland species // Biol. Invasions. 2012. Vol. 14. P. 2617–2624. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0257-2>
- Dobravolskaitė R., Gudžinskas Z. Alien plant invasion to forests in the vicinity of communal gardens // Bot. Lith. 2011. Vol. 17, № 2–3. P. 73–84.
- Ehrenfeld J.G. Structure and dynamics of populations of Japanese barberry *Berberis thunbergii* (DC.) in deciduous forests of New Jersey // Biol. Invasions. 1999. Vol. 1. P. 203–213. <https://doi.org/10.1023/A:1010066810897>
- Heneghan L., Fatemi F., Umek L. et al. The invasive shrub European buckthorn (*Rhamnus cathartica* L.) alters soil properties in Midwestern U.S. woodlands // Applied Soil Ecology. 2006. Vol. 32. P. 142–148. DOI: 10.1016/j.apsoil.2005.03.009
- Jones B., Sall J. Jmp statistical discovery software // WIREs Computational Statistics. 2011. Vol. 3, № 3. P. 188–194. <https://doi.org/10.1002/wics.162>
- Jurševska G. Invasive tree taxa in major dendrological plantations in Jelgava district // Acta Biol. Univ. Daugavpiliensis. 2007. Vol. 7, № 2. P. 149–158.
- Keane R.M. & Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends Ecol. Evol. 2002. Vol. 17. P. 164–170. DOI: 10.1016/S0169-5347[02]02499-0
- Kim D.K., Zee O.P. A new cyanogenic glycoside from *Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila* // Chem. Pharm. Bull. 2000. Vol. 48, № 11. P. 1766–1767. DOI: 10.1248/cpb.48.1766
- Lanta V., Hyvönen T., Norrdahl K. Leaf Litter Decomposition of Nonnative Shrub Species in Nonnative and Native Shrub Environments: A Field Experiment with Three *Rosaceae* Shrubs // Invasive Plant Science and Management. 2015. Vol. 8, № 1. P. 81–89. DOI: 10.1614/IPSM-D-14-00011.1
- Liebold A.M., Brockerhoff E.G., Kimberley M. Predicting invasions from finite species pools // J Appl Ecol. 2017. DOI:10.1111/1365-2664.12895
- Lipikhina Yu.A., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Veselkin D.V. The Thicket Structure Explains *Sorbaria sorbifolia*'s Ability to be a Transformer in the Secondary Range // Russian Journal of Ecology. 2022. Vol. 53, № 6. P. 456–463. DOI: 10.1134/S106741362206008X
- Liu J., Dong M., Miao S.-L. et al. Invasive alien plants in China: role of clonality and geographical origin // Biological Invasions. 2006. Vol. 8, № 7. P. 1461–1470. DOI: 10.1007/s10530-005-5838-x
- Martin M.R., Tipping P.W., Sickman J.O. Invasion by an exotic tree alters above and belowground ecosystem components // Biol. Invasions. 2009. Vol. 11. P. 1883–1894. DOI: 10.1007/s10530-008-9366-3
- Panasenko N.N., Anishchenko L.N. Influence of invasive plants *Parthenocissus vitacea* and *Vinca minor* on

- biodiversity indices of forest communities // *Contemp. Probl. Ecol.* 2018. Vol. 11, № 6. P. 614–623. <https://doi.org/10.1134/S1995425518060070>
- Porté A.J., Lamarque L.J., Lortie C.J. et al. Invasive *Acer negundo* outperforms native species in non-limiting resource environments due to its higher phenotypic plasticity // *BMC Ecol.* 2011. Vol. 11, № 28. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-28>
- Rusterholz H.-P., Schneuwly J., Baur B. Invasion of the alien shrub *Prunus laurocerasus* in suburban deciduous forests: Effects on native vegetation and soil properties // *Acta Oecologica.* 2018. Vol. 92. P. 44–51. DOI: 10.1016/j.actao.2018.08.004
- The World Checklist of Vascular Plants (WCVP) [Электронный ресурс]. URL: <https://wcvp.science.kew.org/> (дата обращения: 05.03.2025).
- Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Pustovalova L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. affects ground vegetation taxonomic richness // *Sci. Rep.* 2021. Vol. 11. 20758. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00258-x>
- Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Rafikova O.S. et al. Shading and light interception in thickets of invasive *Acer negundo* and *Sorbaria sorbifolia* // *Russ. J. Biol. Invasions.* 2022. Vol. 13, № 1. P. 22–31. <https://doi.org/10.1134/S2075111722010155>
- Veselkin D.V., Zolotareva N.V., Lipikhina Yu.A. et al. Diversity of Plants in Thickets of Invasive *Sorbaria sorbifolia*: Differences in the Effect on Aboveground Vegetation and Seed Bank // *Russ. J. Ecol.* 2020. Vol. 51. P. 518–527. <https://doi.org/10.1134/S1067413620060090>
- 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. Vol. 24. № 2. P. 139–146. <https://doi.org/10.1111/geb.12249>
- Wearne L.J., Morgan J.W. Community-level changes in subalpine vegetation following invasion by the non-native shrub *Cytisus scoparius* // *J Veg Sci.* 2004. Vol. 15. P. 595–604. DOI:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02301.x

ILLUMINATION, SOIL MOISTURE, PROJECTIVE COVER OF GRASS-DWARF SHRUB AND MOSS LAYERS IN *SORBARIA SORBIFOLIA* (L.) A. BRAUN (ROSACEAE) THICKETS

Lipikhina Yu.A., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Veselkin D.V.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, March 8, 202, 620144
e-mail: lipikhina_ya@ipae.uran.ru

The ability to form tightly closed thickets or communities is a characteristic feature of many alien plants, which determines their potential to become transformers. The aim of the work was to analyze changes in illumination under the canopy of *Sorbaria sorbifolia*, soil moisture, and the projective cover of the grass-dwarf shrub and moss layers with increasing distance from the edge of *S. sorbifolia* thickets to their center. From the edge of *S. sorbifolia* thickets to their center, the total volume of *S. sorbifolia* shoots per unit of area increased by an order of magnitude. Differences in illumination under the leaf canopy between the marginal ($30\text{--}69 \times 10^2$ lx) and central ($2.5\text{--}10 \times 10^2$ lx) areas of the thickets were also significant and reached an order of magnitude. The projective cover of the grass-dwarf shrub and moss layers significantly decreased from the periphery to the center of the thickets, and the grasses and epigeic mosses were completely absent in most areas in the center of the thickets. Thus, the formation of a dense canopy of *S. sorbifolia* triggered a sequence of reactions, starting with a decrease in illumination and leading to a decrease in the projective cover of the grass-dwarf shrub and moss layers. This confirms the status of *Sorbaria sorbifolia* as a transformer and is in a good agreement with the data on the strong influence of clonal invasive plants on natural vegetation.

Keywords: invasive plants, clonal plants, shading, environment-transforming effects, microclimate.