

Инвазивные виды растений как причина торможения восстановительных сукцессий

А. П. ГУСЕВ

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины
246019, Гомель, ул. Советская, 104
E-mail: gusev@gsu.by

Статья поступила 09.09.2018

После доработки 11.10.2018

Принята к печати 12.10.2018

АННОТАЦИЯ

Изучены особенности сообществ чужеродных видов-трансформеров, способных тормозить восстановительные сукцессии. Процесс задержки сукцессии рассмотрен на примере *Solidago canadensis* L. и *Acer negundo* L. Типичными местообитаниями сообществ чужеродных видов-трансформеров являются залежи и пустыри с неэкстремальными по влажности, рН и азотному богатству эдафотопами. Подавляющее большинство выявленных фитоценозов с доминированием чужеродных трансформеров приурочено к староосвоенным антропогенным ландшафтам.

Ключевые слова: инвазивные виды, вид-трансформер, сукцессия, задержка, ландшафт, Беларусь.

Одно из слабо изученных экологических последствий инвазий – нарушение чужеродными видами сукцессионных процессов. В этом аспекте проблема инвазивных видов недооценивается. Последствиями нарушения сукцессионных процессов могут являться: задержка сукцессии на тех или иных стадиях, вплоть до ее полной блокировки, и снижение вариабельности временных состояний экосистем – “сукцессионного разнообразия”. Эти изменения, в свою очередь, отражаются на биоразнообразии (снижение сукцессионной вариабельности обуславливает потерю местообитаний и экологических ниш, что, соответственно, влияет на видовое разнообразие). Вероятно образование новых сообществ и экосистем, в том числе с непредсказуемыми свойствами [Жерихин, 2003; Шварц, 2004].

© Гусев А. П., 2019

Торможение сукцессий растительности вызывают виды-трансформеры, к которым принято относить инвазивные виды, изменяющие характер, состояние и структуру экосистем на значительной площади [Виноградова и др., 2009; Richardson, Pyšek, 2012]. Так, например, интродукция кустарника *Myrica faya* Ait. на Гавайские острова привела к блокировке восстановления сезонно-влажных и дождевых лесов, поврежденных при извержениях вулканов [Vitousek, Walker, 1989]. На бывших сельскохозяйственных землях северо-востока США естественная сукцессия ингибирована чужеродной лианой *Celastrus orbiculatus* [Fike, Niering, 1999]. Механизмы блокировки сукцессий трансформерами различны: конкуренция за ресурсы, изменение экотопа (почвы, микроклимата), аллелопатическое воздействие, особенности режима нарушений

[Fike, Niering, 1999; Шварц, 2004; Панасенко и др., 2012; Панасенко, 2013; Davies, Nafus, 2013; Еременко, 2014].

Цель исследований – изучение особенностей сообществ инвазивных видов растений, способных тормозить восстановительные сукцессии, в условиях ландшафтов зоны широколиственных лесов (на примере юго-востока Беларуси).

В ходе исследования проведены: картографирование и геоботаническое описание сообществ чужеродных видов-трансформеров; анализ внедрения чужеродных видов-трансформеров в восстановительные сукцессии на основе повторных наблюдений на ключевых участках; выяснение ландшафтно-экологических факторов, которые способствуют инвазии чужеродных видов растений и формированию их сообществ.

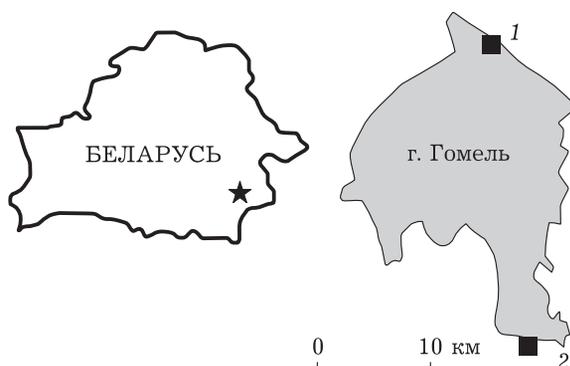
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований находится на юго-востоке Беларуси в пределах природной зоны широколиственно-лесных ландшафтов (зональные экосистемы – неморальные широколиственные леса). Для данной территории характерен умеренно континентальный климат (средняя температура января –4,5 °С, средняя температура июля – +19,8 °С, среднегодовая температура – +7,4 °С, годовая сумма температур выше 10° – 2500–2800, годовое количество осадков – 600–650 мм).

Для выявления местонахождения и картографирования популяций инвазивных видов использован маршрутный метод, которым охвачена территория г. Гомель и Гомельского административного района.

Для изучения сообществ инвазивных видов применяли метод геоботанической съемки на пробных площадках (размер площадок 5 × 5 и 10 × 10 м). Проективное покрытие определяли по 5-балльной шкале: (+) – меньше 1 %; 1 – 1–5 %; 2 – 6–15; 3 – 16–25; 4 – 26–50; 5 – более 50 %. Геоботанические описания сводили в фитоценологические таблицы и для каждого вида устанавливали класс постоянства: I – менее 20 %; II – 21–40; III – 41–60; IV – 61–80; V – 81–100 % [Миркин, Наумова, 1998]. Всего выполнено 154 описания.

Внедрение чужеродных видов в восстановительную сукцессию изучали с помощью по-



Район исследований и расположение ключевых участков (1 – пашня, выведенная из оборота; 2 – строительная площадка)

вторных геоботанических съемок на ключевых участках в 2003–2018 гг. (по пять пробных площадок размером 5 × 5 м на каждом участке). Размещение ключевых участков на территории района исследований показано на рисунке.

Названия растений даются по С. К. Черепанову [1995].

Для изучения экологических условий использовали индикационные шкалы Х. Элленберга [Ellenberg, 1974]. Балльные оценки рассчитывали для каждого описания. Для статистического анализа применяли программу STATISTICA 6.0.

Современное землепользование определялось с помощью публичной земельно-информационной карты Беларуси и уточнялось по материалам Google Earth, землепользование середины XIX в. – по военно-топографической карте Российской Империи (3 версты в 1 дюйме, съемка 1846–1863 гг.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Маршрутные исследования выявили на территории района исследований 12 чужеродных видов, относящихся в тех или иных регионах к трансформерам: *Acer negundo* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Helianthus subcanescens* (A. Gray) E. Watson, *Solidago canadensis* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. В условиях ландшафтов юго-востока Беларуси образуют длительно

существующие фитоценозы с площадью более 0,1 га *Solidago canadensis*, *Acer negundo*, *Helianthus subcanescens*, *Impatiens glandulifera*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Heraclеum sosnowskyi* (к сообществам чужеродных видов-трансформеров отнесены фитоценозы, в которых проективное покрытие указанных видов более 50 %).

Общая площадь изученных сообществ с доминированием чужеродных видов-трансформеров составила 16 га, из которых 63,9 % – это фитоценозы с доминированием *Solidago canadensis*, 30,1 % – *Acer negundo*. Сообщества остальных четырех видов – 6 % площади.

При помощи геоботанической съемки установлено, что сообщества *Solidago canadensis*, *Acer negundo*, *Helianthus subcanescens*, *Impatiens glandulifera*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Heraclеum sosnowskyi* существуют на одном и том же месте 10 лет и более [Gusev, 2015, 2017; Гусев, 2016]. Общие их характеристики приведены в табл. 1. Можно выделить следующие особенности фитоценозов с доминированием чужеродных видов-трансформеров: низкое видовое богатство (отсутствуют случаи, когда вторжение вида-трансформера приводило к увеличению видового богатства; часто наблюдается его снижение после вторжения); отсутствие или низкая численность подроста древесных и кустарниковых видов (в случае *Acer negundo* – почти полное отсутствие других деревьев); чужеродные виды доминируют в проективном покрытии (иногда к доминанту примешиваются другие чужеродные виды); высокая синантропизация (доля синантропных видов, как правило, превышает 50 %).

Рассмотрим на примере двух ключевых участков, на которых проводились повторные геоботанические съемки, как происходит внедрение чужеродных видов-трансформеров в сукцессионный процесс (табл. 2, 3).

В табл. 2 представлены результаты изучения восстановительной сукцессии на пашне, выведенной из хозяйственного оборота в 2004 г. (ключевой участок расположен вблизи микрорайона “Новая Жизнь” г. Гомель). К 2008 г. восстановительная сукцессия здесь дошла до луговой стадии – доминировал *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth с участием *Achillea millefolium* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Tanacetum vulgare* L., *Artemisia vulgaris* L. (см. табл. 2). В пределах пробных площадок отмечался обильный подрост деревьев и кустарников (*Betula pendula* Roth, *Acer negundo*, *Salix caprea* L.). Чужеродный травянистый многолетник *Solidago canadensis* единично появился здесь в 2005 г., а к 2016 г. его проективное покрытие возросло до 94,0 %. По мере увеличения проективного покрытия *Solidago canadensis* произошло обеднение видового состава – в 2,8 раза, сократилась численность подроста древесных видов – в 5 раз. Время существования фитоценоза с доминированием данного вида-трансформера по имеющимся наблюдениям превышает 10 лет [Gusev, 2015, 2017]. Таким образом, травостой данного *Solidago canadensis* тормозит развитие сукцессионного процесса, подавляя естественное возобновление местных деревьев и кустарников.

В табл. 3 приведены результаты наблюдения за восстановительной сукцессией на строительной площадке (ключевой участок распо-

Т а б л и ц а 1

Общая характеристика сообществ с доминированием чужеродных видов-трансформеров, нарушающих восстановительные сукцессии

| Показатель | Вид-трансформер | | | | | |
|--|---------------------|------------------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| | <i>Acer negundo</i> | <i>Parthenocissus quinquefolia</i> | <i>Heraclеum sosnowskyi</i> | <i>Solidago canadensis</i> | <i>Helianthus subcanescens</i> | <i>Impatiens glandulifera</i> |
| Видовое богатство, видов на 100 м ² | 4–10 | 9–14 | 8–13 | 3–12 | 6–10 | 8–11 |
| Численность подроста деревьев, шт./га | 1000–3000 | 400–1000 | 500–1500 | 0–1000 | 0–200 | 0–1000 |
| Доля чужеродных видов в проективном покрытии, % | До 100 | 60–90 | 70–90 | 40–95 | До 90 | До 80 |
| Доля синантропных видов, % от общего числа видов | 50–70 | 60–80 | 70–80 | 50–80 | 70–90 | 40–60 |
| Зафиксированная продолжительность существования, лет | Более 40 | Более 10 | Более 10 | Более 15 | Более 15 | Более 15 |

Внедрение *Solidago canadensis* L. в сукцессию на бывших пахотных землях
(проективное покрытие доминантов указано арабскими цифрами)

| Вид | Год наблюдения | | | |
|---|------------------|------------------|------------------|----------------|
| | 2008 | 2013 | 2015 | 2016 |
| <i>Solidago canadensis</i> L. | III | V ²⁻⁵ | V ⁵ | V ⁵ |
| <i>Acer negundo</i> L. | II | IV | V | II |
| <i>Achillea millefolium</i> L. | V ¹⁻² | I | II | – |
| <i>Agrimonia eupatoria</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. | – | I | I | – |
| <i>Arctium lappa</i> L. | – | I | I | – |
| <i>Artemisia absinthium</i> L. | II | – | – | – |
| <i>A. vulgaris</i> L. | V ¹⁻² | V ¹⁻² | I | I |
| <i>Betula pendula</i> Roth | V ¹⁻² | III | – | – |
| <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth | V ⁴⁻⁵ | IV | V ¹⁻² | III |
| <i>Carduus acanthoides</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub | I | – | – | – |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. | I | IV | II | I |
| <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronqist | – | I | – | – |
| <i>Convolvulus arvensis</i> L. | II | – | I | – |
| <i>Crepis tectorum</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Dactylis glomerata</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & A. Gray | – | I | I | – |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski | III | V ¹⁻² | – | – |
| <i>Equisetum arvense</i> L. | II | – | I | – |
| <i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love | – | I | – | – |
| <i>Festuca pratensis</i> Huds. | I | I | – | – |
| <i>Galium aparine</i> L. | – | – | I | I |
| <i>Hypericum perforatum</i> L. | III | – | – | – |
| <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl. | V ¹⁻² | V ¹⁻² | III | III |
| <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke | – | – | – | I |
| <i>Oenothera biennis</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Pastinaca sylvestris</i> Mill. | I | – | – | – |
| <i>Poa pratensis</i> L. | II | – | – | – |
| <i>Rumex crispus</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Salix caprea</i> L. | I | I | – | – |
| <i>Sonchus arvensis</i> L. | I | – | – | – |
| <i>Tanacetum vulgare</i> L. | V ¹⁻² | IV | I | I |
| <i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg. | II | – | – | – |
| <i>Urtica dioica</i> L. | II | IV | II | IV |
| <i>Veronica longifolia</i> L. | – | I | – | – |
| <i>Vicia cracca</i> L. | – | I | – | – |
| Всего видов | 28 | 20 | 15 | 10 |

ложен на южной окраине г. Гомель, период наблюдений 2003–2018 гг.). Начальная стадия сукцессии (2003 г.) была представлена сообществом с преобладанием видов класса Chenopodietea – *Chenopodium album* L., *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke, *Atriplex patula* L., *Setaria pumila* (Poir.) Schult., *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv., *Conyza canadensis* (L.) Cronqist и другие (73,3 % от всех видов). С 2006 г. формируется сообщество с домини-

рованием *Elytrigia repens* (L.) Nevski. В 2007 г. впервые на ключевом участке появляется подрост североамериканского древесного вида – *Acer negundo* (см. табл. 3).

В период 2007–2016 гг. происходит смена доминантов – в травяном покрове господствует *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., а подрост *Acer negundo* распространяется по всему ключевому участку и затеняет кронами более 50 % его площади. В 2018 г. разросшийся

Внедрение *Acer negundo* L. в сукцессию на строительной площадке (проективное покрытие доминантов указано арабскими цифрами)

| Вид | Год наблюдения | | | | | |
|---|------------------|------------------|------------------|------------------|----------------|------------------|
| | 2007 | 2009 | 2012 | 2014 | 2016 | 2018 |
| <i>Acer negundo</i> L. | I | IV | V ¹⁻³ | V ⁴⁻⁵ | V ⁵ | V ⁵ |
| <i>Achillea millefolium</i> L. | II | V ¹⁻² | V ¹⁻² | V ¹⁻² | II | II |
| <i>Agrostis tenuis</i> Sibth. | IV | I | V ¹⁻³ | IV | IV | II |
| <i>Arctium lappa</i> L. | III | – | I | – | – | – |
| <i>Artemisia campestris</i> L. | – | I | – | – | – | – |
| <i>A. vulgaris</i> L. | V ¹⁻² | V ¹⁻³ | V ¹⁻² | IV | II | I |
| <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth | II | V ¹⁻³ | V ⁴⁻⁵ | V ⁵ | V ⁵ | V ⁴⁻⁵ |
| <i>Centaurea jacea</i> L. | – | I | I | I | – | – |
| <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Vorosch.) Klask. | – | I | I | I | I | – |
| <i>Cichorium intybus</i> L. | III | III | II | III | II | I |
| <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. | I | I | I | I | I | I |
| <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronqist | I | I | I | I | – | – |
| <i>Dactylis glomerata</i> L. | I | I | – | II | I | – |
| <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski | V ⁴⁻⁵ | V ²⁻³ | V ¹⁻² | IV | II | II |
| <i>Frangula alnus</i> Mill. | – | II | I | II | I | I |
| <i>Hypericum perforatum</i> L. | I | I | – | I | – | – |
| <i>Juncus effusus</i> L. | I | I | I | I | I | – |
| <i>Lactuca serriola</i> L. | I | I | I | I | – | – |
| <i>Linaria vulgaris</i> Mill. | – | II | III | – | – | – |
| <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke | – | I | – | III | I | I |
| <i>Oenothera biennis</i> L. | IV | V ¹⁻² | III | II | – | – |
| <i>Plantago major</i> L. | I | I | – | I | I | – |
| <i>Poa pratensis</i> L. | V ¹⁻² | II | III | III | II | I |
| <i>Rumex crispus</i> L. | I | I | – | I | I | – |
| <i>Salix caprea</i> L. | II | II | – | – | – | – |
| <i>Solidago virgaurea</i> L. | – | II | II | I | I | I |
| <i>Sonchus arvensis</i> L. | – | I | – | – | – | – |
| <i>Stenactis annua</i> (L.) Cass. | IV | III | I | III | III | I |
| <i>Tanacetum vulgare</i> L. | I | II | IV | III | III | III |
| <i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg. | V ¹⁻² | IV | II | I | I | I |
| <i>Trifolium pratense</i> L. | III | I | – | I | – | – |
| <i>Veronica chamaedrys</i> L. | – | – | – | I | I | I |
| <i>Vicia cracca</i> L. | I | I | – | I | I | – |
| <i>Xanthoxalis fontana</i> (Bunge) Holub | I | I | I | I | I | I |
| Всего видов | 25 | 32 | 23 | 29 | 23 | 17 |

Acer negundo затеняет около 80 % площади ключевого участка и вытесняет часть травянистых видов. В данном случае имеет место спонтанное формирование зарослей клена ясенелистного, которые будут занимать данный участок в течение нескольких десятилетий, нарушая тем самым сукцессионный процесс и восстановление зональной растительности.

Для насаждений *Acer negundo* характерна высокая затененность и, как правило, низкое проективное покрытие травяного яруса, в котором присутствуют *Chelidonium majus* L., *Geum urbanum* L., *Urtica dioica* L., *Anthriscus*

sylvestris (L.) Hoffm. Подрост представлен преимущественно самим *Acer negundo* (90 %), т. е. смены этого клена на местные виды деревьев не произойдет.

Важной задачей является выяснение факторов, которые способствуют инвазии чужеродных видов-трансформеров и формированию их сообществ, нарушающих восстановление зональных экосистем. Эти факторы можно рассматривать как иерархический набор фильтров, которые преодолевают чужеродные виды. Главный региональный фактор – климат. Инвазия чужеродных видов, пре-

одолевших этот фильтр, будет определяться ландшафтными (рельеф, землепользование) и локальными (свойства почв, режим нарушений, биотические взаимодействия) факторами [Alpert et al., 2000].

В каких же условиях можно ожидать образование сообществ чужеродных трансформеров, тормозящих сукцессионные процессы? Из табл. 4 видно, что наблюдаемые фитоценозы с доминированием инвазивных видов, как правило, формируются в нарушенных человеком местообитаниях, среди которых преобладают залежи и пустыри. Причем сообщества *Solidago canadensis* приурочены преимущественно к залежам, всех других видов – к пустырям. С помощью индикационных шкал Х. Элленберга определены диапазоны влажности, кислотно-щелочных условий, азотно-

го богатства и освещенности, в которых имеет место образование изучаемых фитоценозов.

Видно, что наиболее широкий диапазон эдафических условий характерен для сообществ *Solidago canadensis*. Так, по влажности почв эти сообщества встречаются от сухих до влажных, по pH – от умеренно кислых до слабощелочных, по азотному богатству – от бедных до богатых. По фактору освещенности диапазон достаточно узкий – сообщества *Solidago canadensis* приурочены к хорошо освещенным экотопам. Наименьшая освещенность, как уже отмечалось выше, характерна для сообществ *Acer negundo*.

Фитоценозы с доминированием чужеродных трансформеров избегают сильно влажных ($F > 7$) и сильно сухих ($F < 3$) почв. На них угнетающе действуют низкий pH ($R <$

Т а б л и ц а 4

Ландшафтно-экологические условия сообществ чужеродных видов-трансформеров, задерживающих восстановительные сукцессии

| Показатель | Все виды-трансформеры | Из них | | |
|---|-----------------------|----------------------------|---------------------|--|
| | | <i>Solidago canadensis</i> | <i>Acer negundo</i> | <i>Heracleum sosnowskyi</i> , <i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Parthenocissus quinquefolia</i> , <i>Helianthus subcanescens</i> |
| Местообитания, % от общей площади | | | | |
| Залежи | 49,0 | 63,1 | 27,1 | 8,3 |
| Пустыри | 37,7 | 17,3 | 72,9 | 79,2 |
| Трассы трубопроводов | 1,6 | 2,4 | – | – |
| Карьеры | 11,0 | 17,1 | – | – |
| Свалки | 0,6 | – | – | 10,4 |
| Овраги | 0,1 | – | – | 2,1 |
| Экологические условия по индикационным шкалам Х. Элленберга, балл | | | | |
| Влажность эдафотопы (шкала F) | 5,19* | 5,03 | 5,51 | 5,49 |
| | 3,03–6,86** | 3,03–6,86 | 5,00–6,25 | 4,67–6,33 |
| Кислотно-щелочные условия (шкала R) | 6,81 | 6,72 | 7,03 | 6,92 |
| | 3,50–8,00 | 3,50–8,00 | 6,00–7,50 | 5,67–7,67 |
| Азотное богатство (шкала N) | 6,52 | 6,18 | 7,35 | 7,02 |
| | 3,09–7,89 | 3,09–7,89 | 6,40–7,83 | 5,89–7,86 |
| Освещенность (шкала F) | 7,20 | 7,41 | 6,45 | 7,09 |
| | 5,33–8,27 | 6,50–8,27 | 5,33–7,22 | 6,13–7,71 |
| Современный окружающий ландшафт, % от общей площади | | | | |
| Городской и техногенный | 43,2 | 45,2 | 43,8 | 18,8 |
| Сельскохозяйственный | 46,7 | 51,2 | 35,7 | 76,0 |
| Лесной | 10,1 | 3,5 | 25,0 | 5,2 |
| Ландшафт в середине XIX в., % от общей площади | | | | |
| Сельскохозяйственный | 73,5 | 80,6 | 68,8 | 21,9 |
| Лесной | 20,2 | 9,6 | 31,2 | 78,1 |
| Болотный | 6,3 | 9,8 | 0,0 | 0,0 |

* Среднее значение.

** Минимальное и максимальное значение.

< 3,5) и высокая бедность почв ($N < 3$). Такие экотопы обладают наибольшей устойчивостью к вторжению рассматриваемых видов. И, напротив, экотопы со “средними” характеристиками наименее устойчивы (более инвазивны по [Alpert et al., 2000]).

Для изучения влияния землепользования все ландшафты, окружающие сообщества трансформеров, разделялись на три категории: 1) городские и техногенные (городская, селитебная, промышленная застройка); 2) сельскохозяйственные (обрабатываемые земли, сенокосы, пастбища); 3) лесные. Только 10,1 % всех сообществ трансформеров находится в окружении лесного ландшафта (см. табл. 4). В основном такие фитоценозы окружены антропогенными ландшафтами – городскими, техногенными и сельскохозяйственными. Наиболее явно эта тенденция наблюдается в случае сообществ *Solidago canadensis* (только 3,5 % этих сообществ окружено лесным ландшафтом).

На основе военно-топографической карты середины XIX в. определены три категории ландшафтов для того периода: сельскохозяйственный, лесной и болотный. Выяснено, что подавляющая часть (73,5 %) сообществ трансформеров приурочена к староосвоенным ландшафтам, которые находились в сельскохозяйственном использовании более 150 лет. Только 26,5 % из них образовалось в ландшафтах, антропогенно преобразованных в более позднее время (см. табл. 4). Можно предположить, что продолжительность предшествующего хозяйственного освоения территории влияет как на пространственное распределение популяций чужеродных видов, так и на формирование фитоценозов с их доминированием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наиболее распространенными чужеродными видами-трансформерами, сообщества которых блокируют восстановительные сукцессии, являются североамериканские *Solidago canadensis* и *Acer negundo*. Эти виды, внедряясь на начальных стадиях сукцессии, подавляют естественное возобновление местных деревьев и кустарников, нарушая тем самым сукцессионный процесс и восстановление зональной растительности.

Фитоценозы с доминированием инвазивных видов формируются в нарушенных человеком

местообитаниях, среди которых преобладают залежи и пустыри. По шкалам Х. Элленберга сообщества видов-трансформеров встречаются в диапазоне почв: по влажности – от сухих до влажных, по рН – от умеренно кислых до слабощелочных, по азотному богатству – от бедных до богатых. По фактору освещенности большинство их (кроме *Acer negundo*) сконцентрировано в хорошо освещенных экотопах. Распространение фитоценозов с доминированием чужеродных трансформеров лимитируется сильно влажными и сильно сухими условиями, высокой кислотностью и бедностью почв.

Фактором, благоприятствующим формированию сообществ инвазивных видов, способных тормозить сукцессии, является современное ландшафтное окружение, представленное антропогенными ландшафтами (около 90 % сообществ). Подавляющая часть (73,5 %) такого рода фитоценозов приурочена к староосвоенным ландшафтам, которые находились в сельскохозяйственном использовании с середины XIX в. и ранее.

Исходя из этого, наибольший риск задержки восстановительных сукцессий чужеродными видами растений характерен для залежей и пустырей с неэкстремальным эдафотопом, окруженных антропогенно преобразованным староосвоенным ландшафтом.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Белорусского фонда фундаментальных исследований (проект № Б16Р-198).

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Гусев А. П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Рос. журн. прикл. экологии. 2016. № 3. С. 10–14.
- Еременко Ю. А. Аллелопатическая активность инвазивных древесных видов // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. № 2. С. 33–39.
- Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 412 с.
- Панасенко Н. Н. Растения-“трансформеры”: признаки и особенности выделения // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 17–22.
- Панасенко Н. Н., Харин А. В., Ивенкова И. М., Елисенко И. П. Растения-трансформеры и их сообщества на территории Брянской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 1092–1095.

- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 112 с.
- Alpert P., Bone E., Holzapel C. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants // *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2000. Vol. 3. P. 52–66.
- Ellenberg H. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Gottingen: Goltze, 1974. 97 S.
- Davies K., Nafus A. Exotic annual grass alters fuel amounts, continuity and moisture content // *Int. Journ. of Wildland Fire*. 2013. Vol. 22. P. 353–358.
- Fike J., Niering W. A. Four decades of old field vegetation development and the role of *Celastrus orbiculatus* in the Northeastern United States // *J. Vegetation Sci.* 1999. Vol. 10, N 4. P. 483–492.
- Gusev A. P. The Impact of invasive canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) on regenerative succession in old fields (the Southeast of Belarus) // *Rus. Journ. Biol. Invasions*. 2015. Vol. 6, N 2. P. 74–77.
- Gusev A. P. Inhibition of restorative succession by invasive plant species: Examples from Southeastern Belarus // *Rus. Journ. Ecol.* 2017. Vol. 48, N 4. P. 321–325.
- Richardson D. M., Pyšek P. Naturalization of introduced plants: Ecological drivers of biogeographical patterns // *New Phytologist*. 2012. Vol. 196. P. 383–396.
- Vitousek P., Walker L. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: Plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects // *Ecol. Monographs*. 1989. Vol. 59. P. 247–265.

Invasive plant species as a cause of delay of restorative succession

A. P. GUSEV

*F. Skorina Gomel State University
246019, Gomel, Sovetskaya str., 104
E-mail: gusev@gsu.by*

The features of communities of alien species-transformers, capable of blocking regenerative successions, are studied. The process of delay of succession is considered in the example of *Solidago canadensis* L. and *Acer negundo* L. Typical habitats of communities of alien transformer species are deposits and wastelands with non-extremal moisture, pH and nitrogen richness edaphotopes. The overwhelming majority of the identified phytocenoses with the dominance of alien transformers are confined to the old anthropogenic landscapes.

Key words: invasive species, transformer, succession, delay, landscape, Belarus.