

М.А. МАРТЫНОВА

Научно-исследовательский институт аграрных проблем Хакасии,
655132, с. Зеленое, ул. Садовая, 5, Усть-Абаканский р-н, Республика Хакасия, Россия,
artemisiadracun61@mail.ru

ИНВАЗИЯ ВЯЗА ПРИЗЕМИСТОГО В ПОСТАГРОГЕННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ ЮГА СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Представлены результаты исследования инвазии вяза приземистого (*Ulmus pumila* L.) в растительный покров залежных земель, обустроенных вязовыми полезащитными лесными полосами. Выявлено, что благодаря обильному плодоношению в молодом возрасте и при наличии здорового состояния особей вяз приземистый мог бы стать трансформером. Но этого не происходит, поскольку ряд биотических и абиотических факторов отрицательно влияет на жизненное состояние древесных растений и на их способность к плодоношению: наличие выпаса животных, сильная степень деградированности почвы, климатические условия (недостаточное увлажнение, морозное выветривание и иссушение почвы), мощный травянистый покров. В ходе исследования установлено, что на средне деградированных почвах вяз приземистый распространился на всех межполосных полях системы полезащитных лесных полос, в первом ярусе фитоценозов древесные растения хорошо переносили зимний период, во втором надземная масса вяза приземистого погибала полностью и за счет почек возобновления вновь отрастала. По истечении семи лет наблюдалась тенденция уменьшения численности подроста в 19,9 раза. Сомкнутость крон древесно-кустарникового полога составляла 0,1–0,7. На слабо деградированных почвах при наличии выпаса вяз приземистый занимал 33 % от исследуемой площади, спустя 8 лет — 73 %. Растения первого яруса были малочисленны и ослаблены. Максимальную сомкнутость крон 0,5–1,0 наблюдали вблизи полезащитных лесных полос. Интенсивное распространение вяза приземистого сдерживали выпас и толстый слой ветоши, достигающий 4,2–7,5 ц/га воздушно-сухого вещества. Установлено, что на сильно деградированных почвах густота особей оказывала влияние на жизненное состояние подроста. В фитоценозах, где имелся редкий подрост, жизненное состояние оценивалось как здоровое, ослабленное или усыхающее, а где подрост был густым — как усыхающее. Выявление закономерностей формирования и развития фаций с участием вяза приземистого поможет спрогнозировать дальнейший ход развития сукцессионных процессов и ландшафтной динамики юга Средней Сибири.

Ключевые слова: инвайдер, залежь, жизненное состояние, сукцессия, естественное возобновление, полезащитные лесные полосы.

М.А. MARTYNOVA

Research Institute of Agricultural Problems of Khakassia,
655132, vil. Zelenoe, ul. Sadovaya, 5, Ust-Abakanskii district, Republic of Khakassia, Russia,
artemisiadracun61@mail.ru

THE INVASION OF SQUAT ELM INTO POSTAGROGENIC PHYTOCENOSES SOUTH OF MIDDLE SIBERIA

Presented are the results from studying the invasion of squat elm (*Ulmus pumila* L.) into vegetation cover of fallow lands provided with elm shelterbelts. It was found that because of abundant fruiting at a young age and in the presence of a healthy state of individuals, *Ulmus pumila* L. could become a transformer. But this does not happen because a number of biotic and abiotic factors negatively affect the vital state of woody plants and their ability to bear fruit: the existence of animal grazing, a strong degree of soil degradation, climatic conditions (insufficient moisture, frost weathering and drying of the soil), and strong grass cover. As part of the research it was established that on moderately degraded soils, the *Ulmus pumila* L. spread to all interstrip fields of the system of shelterbelts; in the first layer of phytocenoses, woody plants withstood the winter period quite well. Within seven years, a tendency for a decrease of the number of undergrowth by a factor of 19.9 was observed. The crown density of the tree and shrub canopy was 0.1–0.7. On slightly degraded soils in the presence of grazing, *Ulmus pumila* L. occupied 33 % of the study area, and 73 % within eight years. Plants of the first layer were few and weakened. The maximum crown density of 0.5–1.0 was observed near field-protective forest belts. The intensive distribution of *Ulmus pumila* L. was restrained by grazing and a thick layer of dead litter, reaching 4.2–7.5 q/ha of air-dry matter. It was established that on heavily degraded

soils, the density of individuals influenced the vital state of undergrowth. In phytocenoses with a sparse undergrowth, the state of life was assessed as “healthy”, “weakened” or “drying out”, and where the undergrowth was thick, as “drying out”. Identification of patterns of formation and development of facies with the participation of *Ulmus pumila* L. will help to predict a further course of development of successional processes and landscape dynamics in the south of Middle Siberia.

Keywords: invader, deposit, life condition, succession, natural renewal, field-protective forest belts.

ВВЕДЕНИЕ

Сегодня экзотические инвазивные чужеродные виды, привлекаемые для нужд сельского хозяйства, считаются одной из самых серьезных угроз биоразнообразию [1]. Так, после введения в культуру бобовика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) для кормовых целей, он стал одним из опаснейших инвазивных видов в Восточной Европе [2] и в России (в Архангельской, Новгородской и др. областях) [3]. Негативные экологические последствия инвазии — это нарушение чужеродными видами сукцессионных процессов: задержка на тех или иных стадиях, блокировка последовательных закономерных смен биологических сообществ, непрогнозируемая траектория, снижение вариабельности состояний экосистемы (биологического разнообразия) [4].

На юге Средней Сибири вяз приземистый (*Ulmus pumila* L.) первоначально использовался в полезащитном лесоразведении и в озеленении населенных пунктов и городов [5]. Его естественный ареал включает Южное Забайкалье и значительную часть юга Дальнего Востока, Монголию, Китай, Корею, Японию. Вяз приземистый произрастает по долинам рек в составе пойменных лесов, образует редколесья на степных каменистых склонах гор, хорошо растет на песках, относительно устойчив на засоленных почвах [6]. С.А. Холбоева отмечает в своих работах, что в естественных условиях произрастания обилие вяза чаще всего низкое, высокая сомкнутость крон наблюдается в пойменных ценозах [7].

Этот древесный вид является инвазивным в постагрогенных фитоценозах степных агроландшафтов юга Средней Сибири [8, 9]. В «Черной книге флоры Сибири» вязу приземистому присвоен второй статус агрессивности, так как он активно расселяется, натурализуется в нарушенных полустепенных и естественных местообитаниях [10]. Высокая — до 80 % — всхожесть (а в Западном Забайкалье самосев ильма массово и практически сразу, в течение 1–3 лет, появляется на пашне после вывода ее из севооборота и консервации [7]) в сочетании с широкой экологической амплитудой вида и устойчивостью к засушливым условиям приводит к успешному разрастанию вяза приземистого на залежах [11].

Существуют теоретические предположения и отдельные исследования, которые показывают, что инвазивные виды, по сравнению с естественными местообитаниями, более обильны в тех регионах, где они являются заносными [12]. Объяснением такого феномена служит гипотеза С. Элтона, который утверждает, что заносные виды в новых местах лишены своих естественных врагов (травоядных животных, патогенных организмов), которые контролируют рост их популяции, и получают конкурентное преимущество [13]. Доказано, что инвазиям способствует нарушение растительного покрова, низкая скорость восстановления аборигенной растительности при ее нарушениях, и если восстановительные сукцессии не работают, как, например, на заброшенных полях в Калифорнии, то начинается активный инвазивный процесс [14].

Вопросы, связанные с инвазивностью отдельных видов, имеют большой научный, практический интерес, и они недостаточно хорошо изучены [15]. Поэтому актуально исследовать особенности естественного возобновления вяза приземистого в постагрогенных фитоценозах на юге Средней Сибири, его жизнеспособность в новых, не характерных для него условиях обитания.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужили антропогенно-модифицированные фации степного южносибирского геома Минусинской котловины. Проводились лесоводственная, морфометрическая характеристики древесно-кустарниковой и травянистой растительности в 2011–2021 гг. на пахотных землях, обустроенных в советское время системами вязовых полезащитных лесных полос (ПЗЛП) и впоследствии по разным причинам выведенных из хозяйственного оборота. На таких землях, как правило, наблюдалось активное естественное возобновление вяза приземистого.

Природные условия на изучаемых объектах характеризуются холодной зимой и жарким летом, резкими колебаниями температуры и осадков, быстрым переходом от зимы к лету. Среднегодовая

температура воздуха составляет 0,4 °С, продолжительность безморозного периода — 100–115 дней, сумма активных температур выше 10 °С — 1800 °С [16]. Приход суммарной радиации в геосистемы степной части Минусинской котловины равен 4200–4400 МДж/м² в год. Степное днище котловины относится к области недостаточного увлажнения, где индекс сухости составляет 2,1–2,4, а количество выпадающих осадков равно 300–350 мм [17].

Неблагоприятными условиями для развития растений является недостаточное и неустойчивое увлажнение. Снега в степной зоне выпадает очень мало, порой он покрывает почву не полностью, поэтому происходит интенсивное промерзание грунтов и морозное выветривание, иссушение почвы. Сильные ветры, почти непрерывно дующие весной и осенью, снижают относительную влажность и также иссушают почвенный покров. К неблагоприятным факторам для произрастания растений следует отнести и маломощные почвы [18].

Обследование проводили в трех объектах. Первый из них находился на залежах с холмисто-увалистым рельефом, почвы — чернозем южный малогумусный маломощный суглинистый, средне деградированный; второй — на равнине, почвы — чернозем южный малогумусный среднетощный суглинистый, слабо деградированный; третий объект — на равнине, почвы — каштановые суглинистые и глинистые с содержанием гальки, сильно деградированные.

В ходе исследования заложены профили шириной 2 м на межполосных полях параллельно ПЗЛП через каждые 20 м по методике, изложенной А.И. Жуковой [19]. Был описан растительный покров, проведен сплошной учет численности особей древесно-кустарниковой растительности на учетных площадках размером 2 × 2 м, измерена высота, диаметр кроны, диаметр на уровне груди (диаметр в комлевой части ствола оценен для кустарниковой формы) вяза приземистого. Число учетных площадок равнялось 10–15 шт. На тех участках, где имелась полная сомкнутость крон сеянцев в возрасте до 3 лет, по методике А.В. Побединского учеты проведены на 15 временных пробных площадках размером 1 × 1 м [20]. Данные в материалах представлены от заветренной стороны западной ПЗЛП к наветренной стороне следующей восточной ПЗЛП.

Жизненное состояние было зафиксировано для 100 экземпляров по методике В.А. Алексеева [21]. Определены следующие показатели: густота облиственности кроны (опадение или недоразвитость листьев); процентное соотношение мертвых (или) усыхающих и живых ветвей в верхней половине кроны; повреждение (объедание, скручивание, ожог, хлороз, некроз) листьев.

Индекс жизненного состояния древесных растений рассчитывали по их числу по следующей формуле:

$$L_n = \frac{100n_1 + 70n_2 + 40n_3 + 5n_4}{N},$$

где L_n — относительное жизненное состояние насаждения, рассчитанное по числу особей; n_1 — число здоровых, n_2 — ослабленных, n_3 — сильно ослабленных, n_4 — отмирающих особей на пробной площади, N — общее число особей (включая сухостой) на пробной площади. При показателе L_n , равном 80–100 %, жизненное состояние оценивали как «здоровое», при 50–79 % насаждение считали ослабленным, при 20–49 % — сильно ослабленным, при 19 % и ниже — полностью разрушенным, усыхающим. Оценка густоты подроста проведена в соответствии с существующими правилами [22].

На первом и втором объектах четырехрядные полезащитные лесные полосы созданы из одной главной породы — вяза приземистого — с шириной междурядий, равной 4 м; в ряду — 1–1,5 м. На третьем объекте ПЗЛП однорядные. Во время обследования возраст древесных растений во всех ПЗЛП превышал 25 лет, и к этому времени они не плодоносили или очень слабо плодоносили в опушечных рядах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 представлены особенности распределения вяза приземистого на залежных землях первого изученного объекта, где отсутствовал выпас животных. В семи обследованных межполосных полях системы ПЗЛП произрастал вяз приземистый, который доминировал во всех фитоценозах. Характер распространения естественного возобновления зависел от удаленности от ПЗЛП. Первоначально оно было приурочено к материнским деревьям — источникам семян, поэтому густота стояния и высота особей рядом с ними выше, чем у удаленных от ПЗЛП.

Вторичная сукцессия постагrogenных фитоценозов была представлена двухъярусной древесно-кустарниковой растительностью. Жизненная форма древесно-кустарниковой растительности первого

Характеристика растительного покрова в системе полевых защитных лесных полос (ПЗЛП) на залежных землях в окрестностях г. Пригорска (Республика Хакасия) в 2011–2018 гг.

Расстояние от ПЗЛП, м	Год	Субдоминанты растительного сообщества	Численность подроста, тыс. шт/га			ОПП травостоя, %
			всего	в том числе с высотой ствола, см		
				<50	>50	
0–20	2011	Представители родов полыни (<i>Artemisia</i> L.) и ковыля (<i>Stipa</i> L.)	769,0	768,0 ± 5,0	1,0	80
	2018	Мятлик луговой (<i>Poa pratensis</i> subsp.), узколистный (<i>P. angustifolia</i> (L.) Arcang.)	4,3	1,1 ± 0,01	3,2 ± 0,1	10
21–40	2011	Пырейник даурский (<i>Elymus dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.)	122,5	120 ± 2,0	2,5	50
	2018	Чертополох курчавый (<i>Carduus crispus</i> L.)	30,5	0,5 ± 0,01	30,0 ± 0,6	10
41–60	2011	Пырейник даурский	76,0	76,0 ± 1,1	0	40
	2018	Пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski), чертополох курчавый	6,3	0	6,3 ± 0,2	10
61–80	2011	Донник ароматный (<i>Melilotus suaveolens</i> Ledeb.)	86,0	84,0 ± 1,9	2,0	40
	2018	Пырей ползучий, змеевка растопыренная (<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng)	7,0	0	7,0 ± 0,2	10
81–100	2011	Донник ароматный, ковыль сибирский (<i>Stipa sibirica</i> (L.) Lam.)	15,0	5,0 ± 0,2	10,0	40
	2018	Мятлик узколистный (<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>angustifolia</i>), змеевка растопыренная	13,0	2,0	11,0 ± 0,3	10
101–120	2011	Ковыль сибирский	9,0	4,0 ± 0,1	5,0	40
	2018	Чертополох курчавый, овсяница валлиская (<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin)	8,5	0	8,5 ± 0,2	10
121–140	2011	Ковыль сибирский	38,0	26,0 ± 0,3	12,0	30
	2018	Мятлик узколистный	13,5	0	13,5 ± 0,06	10
Среднее	2011	Ковыль сибирский	159,3	154,7	4,6	44
	2018	Мятлик узколистный	8,0	0,5	7,5	10

яруса — дерево, второго — кустарник. В 2011 г. высота первого яруса достигала 150–250 см, второго — 30–50 см. Степень инвазии вяза приземистого зависела от степени закустаренности территории (сомкнутости крон растений, численности особей). Сомкнутость крон на расстоянии до 80 м от ПЗЛП равнялась 0,4–0,7 (это средние закустаренные территории) с удалением от нее — 0,1–0,2 (это слабо закустаренные территории). Эти же показатели в 2018 г.: высота первого яруса достигала 240 ± 10,4 см, второго — 112–130 см. Сомкнутость крон первого яруса была низкой и равнялась 0,2. Так как наблюдение проводили 30 мая, то растения не успели хорошо развить свои побеги после гибели надземной части в зимний период. Сомкнутость живой части крон нижнего яруса составляла 0,3, а мертвой — 0,3–0,7. Отличительная особенность вяза приземистого — то, что даже при полной гибели надземной части в зимний период происходит отрастание побегов возобновления, находящихся в базальной части корневой системы на глубине до 10 см или в базальной части надземных побегов.

Сукцессионные процессы в антропогенно-модифицированной фации проходили в сторону естественного самоизреживания древесно-кустарниковой растительности. Общая численность на объекте уменьшилась в 19,9 раза. С заветренной части материнской полосы, где наблюдалась максимальная численность подроста, произошло наиболее интенсивное самоизреживание в 240–698 раз, наименьшее — в центральных частях межполосного поля (в 2,5–84 раза). Наблюдался естественный процесс перехода подроста из категории мелкого в категорию среднего. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя повсеместно уменьшилось более чем в 4 раза, к причинам этой тенденции можно отнести конкурентные отношения между представителями травянистых, древесных и моховидных растений. В конкурентной борьбе с травянистыми растениями за свет, влагу, почву доминирующее положение занимал вяз приземистый. В 2018 г. отмечали тонкий слой ветоши, не способный удержать влагу в почве, в живом напочвенном покрове был выражен моховой ярус, представленный бриумом дернистым (*Bryum caespiticum*). ОПП мха составляло 60 %, из них 35 % на момент обследования находилось в анабиозе и имело бурый цвет.

Вяз приземистый занимал всю площадь межполосных полей в системе ПЗЛП с неравномерным распределением по сомкнутости крон (средняя или сильная закустаренность), густоте. В нижнем ярусе древесно-кустарниковой растительности наблюдали массовое отмирание в зимний период и такое же отрастание побегов весной. Отмирание было обусловлено морозным выветриванием и иссушением почвы из-за отсутствия или наличия маломощного снегового покрова и иссушающего действия ветров в зимний период.

В табл. 2 представлены особенности распределения вяза приземистого на залежных землях второго объекта исследования, где осуществлялся выпас животных.

В 2011 и 2019 гг. в постагрогенных фитоценозах древесные растения с высотой ствола 200–400 см были малочисленными и ослабленными, так как наблюдалось до 20 % усыхания ветвей в кроне. В 2019 г. сомкнутость крон на расстоянии до 80 м от ПЗЛП равнялась 0,5–1,0, с удалением от нее она уменьшалась, в центре межполосного поля подрост вяза приземистого отсутствовал или был единичным. В 2011 г. доминирующим видом в травянистом покрове являлся пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) (корневищная стадия демутиации). Кроме пырейно-вязовых или пырейных фитоценозов, местами встречались колосняковые, кострцовые, а по центру поля — полынные, коноплевые фитоценозы. В 2019 г. доминирующим видом в травянистом покрове стал мятлик луговой (*Poa pratensis* L. subsp. *angustifolia* L.) (рыхлокустовая стадия демутиации), пятнами, спорадически встречались кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub), овсяница валисская (*Festuca valesiaca* Gaudin), пырей ползучий. Общее проективное покрытие травостоя в 2011 г. составляло 30–35 %, в 2019 г. — 80–100 %.

За 8 лет среднеарифметические значения прироста по высоте, диаметру кроны, численности особей не только не увеличились, но даже немного уменьшились. Площадь, занятая вязом приземистым, возросла с 33 до 73 % благодаря тому, что в центре межполосного поля появились единичные экземпляры небольшого по высоте вяза приземистого. На 30 % исследуемой территории имелся сформированный кустарниковый ярус. При благоприятных условиях вяз приземистый за 8 лет мог занять всю площадь межполосных полей, но этого не произошло. Очевидно, выпас и хорошо развитый травянистый покров (4,3–4,4 ц/га воздушно-сухого вещества), толстый слой ветоши (достига-

Таблица 2

Характеристика вяза приземистого в системе полевых защитных лесных полос в окрестностях дер. Красный Камень (Республика Хакасия) в 2011 и 2019 гг.

Расстояние от ПЗЛП, м	Год	Высота ствола <100 см				Численность с высотой ствола >100 см, тыс. шт/га
		численность, тыс. шт/га	высота, см	диаметр кроны, см	диаметр ствола в комлевой части, см	
0–20	2011	172,0 ± 2,4	85,5 ± 7,4	94,8 ± 10	0,1 ± 1,4	0
	2019	24,0 ± 0,05	45,1 ± 4,4	40,0 ± 6,4	–	0,2 ± 0,03
21–40	2011	16,0 ± 0,3	63,9 ± 6,6	66,3 ± 6,8	0,29 ± 0,03	2,0 ± 0,1
	2019	15,3 ± 0,03	36,9 ± 6,2	27,8 ± 4,3	–	0,2 ± 0,04
41–60	2011	6,5 ± 1,0	48,5 ± 3,4	52,8 ± 4,0	0,35 ± 0,05	0,5 ± 0,05
	2019	23,0 ± 0,04	30,7 ± 7,3	37,3 ± 0,4	–	0,2 ± 0,05
61–80	2011	0,5 ± 0,3	54,7 ± 5,8	58,2 ± 7,1	0,38 ± 0,06	0,5 ± 0,01
	2019	4,5 ± 0,02	96,4 ± 10,8	109,1 ± 0,4	–	0
81–240	2011	отсутствие особей или единичные экземпляры				
	2019	отсутствие особей или единичные экземпляры				
241–260	2011	0	единичные экземпляры			0
	2019	5,5 ± 0,02	15,8 ± 3,8	99,3 ± 1,7	–	0
261–280	2011	0	единичные экземпляры			0
	2019	38,5 ± 0,7	16,0 ± 4,1	13,8 ± 2,3	–	0
281–300	2011	39,7 ± 2,0	44,1 ± 4,5	38,3 ± 3,1	0,21 ± 0,03	2,0 ± 0,2
	2019	120,1 ± 1,2	9,4 ± 1,1	8,6 ± 1,1	–	0,5 ± 0,04
Среднее за 2011 г.		7,8 ± 0,5	59,3 ± 7,0	62,1 ± 9,3	0,27 ± 0,05	0,167 ± 0,005
Среднее за 2019 г.		7,6 ± 0,4	45,3 ± 9,4	46,8 ± 10,0	–	0,037 ± 0,001

Примечание. Прочерк – данные отсутствуют.

Таблица 3

Лесоводственная характеристика подроста вяза приземистого в межполосных полях системы полезащитных лесных полос в окрестностях пос. Кирба (Республика Хакасия)

Номер участка; ярус	Высота под-роста, см	Диаметр, см		Высота начала кроны, см	Число стволов особи, шт.	Численность, тыс. шт/га
		кроны	ствола			
14.05.2020–02.07.2020						
1; первый ярус	226,5 ± 26,1	179,3 ± 19,6	3,1 ± 0,6	24,3 ± 7,3	2,9 ± 0,7	2,71
2; первый ярус	173,3 ± 13,3	98,4 ± 2,2	1,6 ± 0,3	0	3,1 ± 0,1	5,6
26.05.2021–17.06.2021						
3; первый ярус	279,1 ± 17,8	178,9 ± 23,2	4,1 ± 0,3	76,2 ± 9,5	1,2 ± 0,09	1,28 ± 0,03
3; второй ярус	60,2 ± 11,3	47,7 ± 1,0	1,35 ± 0,2	7,8 ± 3,0	2,7 ± 0,4	0,82 ± 0,01

ющий 4,2–7,5 ц/га воздушно-сухого вещества) в напочвенном покрове сдерживали интенсивное распространение вяза приземистого в постагрогенных фитоценозах и препятствовали этому виду проявить себя в качестве трансформера. Как инвайдер вяз мешал естественному ходу демулационных процессов, которые за 8 лет не достигли плотнокустовой стадии развития.

В табл. 3 представлена лесоводственная характеристика подроста на третьем объекте.

Возраст подроста первого яруса в исследованных фитоценозах составлял 13–16 лет. Подрост относился к крупному (высота ствола выше 150 см) и имел кустарниковую форму. На первом и третьем участках подрост был редким, а на втором — густым. Оценка жизненного состояния древесно-кустарникового сообщества показала, что на первом участке подрост относился к здоровому, на втором — к усыхающему, а на третьем подрост первого яруса являлся ослабленным, а второго — усыхающим (табл. 4, рис. 1).

Сравнение двух показателей: густоты стояния особей древесно-кустарниковой растительности и их жизненного состояния, позволило сделать вывод, что на жизненное состояние некоторое влияние может оказывать их густота. В фитоценозе, где подрост был густым, растения были усыхающими, а там, где редким, жизненное состояние первого яруса оценивалось как здоровое или ослабленное, второго — как усыхающее.

В настоящее время разрабатываются математические модели инвазий растений. В одной из них четко показано, что скорость вторжения инвайдера зависит от количества образуемых им семян и площади рассеивания, а также от вида захватчика и естественной восприимчивости местных видов растений к чужеродному фитотоксину [23].

Теоретически вяз приземистый должен обладать высокой скоростью вторжения, так как исследования Л.А. Князевой показали, что на одном дереве образуется до 150 тыс. плодов, а запас семян на 1 га чистого насаждения (3,3 тыс. деревьев на 1 га) достигает 45 млн шт. При этом абсолютная всхожесть семян равна 97 %, относительная — 34 % [24]. Фактически же скорость инвазии вяза приземистого, как было сказано выше, зависит от биотических и абиотических факторов. На рис. 2 представлено плодоношение вяза приземистого на залежных землях Республики Хакасия. Исследования показали, что сильно ослабленные и усыхающие растения не плодоносят или плодоносят очень слабо.

Таблица 4

Жизненное состояние естественного возобновления в окрестностях пос. Кирба (Республика Хакасия)

Номер участка; ярус	Число особей, шт.						L _n , %
	сухой	усыхающие	сильно ослабленные	ослабленные	здоровые	всего	
14.05.2020–02.07.2020							
1; первый ярус	0	0	0	0	100	100	100
2; первый ярус	0	81	9	10	0	100	14,65
26.05.2021–17.06.2021							
3; первый ярус	3	20	26	29	22	100	53,7
3; второй ярус	3	97	0	0	0	100	4,85



Рис. 1. Общий вид одиночно стоящего здорового древесного растения, относящегося к первому ярусу (справа), и одиночного усыхающего древесного растения, относящегося ко второму ярусу (слева).



Рис. 2. Общий вид обильного плодоношения здорового подроста вяза приземистого на залежных землях Республики Хакасия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На юге Средней Сибири биотические и абиотические факторы оказывают влияние на рост, развитие, распространение, скорость вторжения инвайдера вяза приземистого. Характерная особенность расселения данного древесного растения — это неравномерное распределение по численности, сомкнутости крон, возрасту, ярусности, высоте в постагрогенных фитоценозах. Представители рассматриваемого вида требуют достаточного увлажнения для роста и образования вегетативных и генеративных побегов, а в сухостепной части Минусинской котловины наблюдается дефицит атмосферных осадков, промерзание грунтов, морозное выветривание, иссушение почвы ветрами.

Малогумусные маломощные суглинистые средне и сильно деградированные почвы, недостаточное, неустойчивое увлажнение, тонкий слой ветоши, не способный удержать влагу в почве, или толстый слой ветоши, препятствующий развитию древесных растений, — все эти факторы неблагоприятны для развития древесных растений и могут способствовать массовому отмиранию надземной части особей вяза приземистого.

Малогумусные среднеспособные суглинистые слабо деградированные почвы являются более подходящими для произрастания инвазионного вида, но если проводится выпас животных на поле и возникают конкурентные отношения с травянистыми растениями в биогеоценозе, наблюдается стагнация в расселении и развитии вяза приземистого. Ослабление жизненного состояния инвайдера происходит в межвидовой конкурентной борьбе в фитоценозах с густым подростом. Вяз активно распространяется благодаря наличию обильного плодоношения и способен многократно отрастать при гибели надземной массы.

В целом на залежных землях в сухостепной части Минусинской котловины отсутствуют оптимальные условия для нормального развития древесных растений в постагрогенных фитоценозах. Вяз приземистый не стал агрессором-трансформером, как борщевик в Европейской части, но он играет

роль инвайдера и занимает свою экологическую нишу в растительности юга Средней Сибири. Выявление закономерностей формирования и развития фаций с участием данного вида поможет спрогнозировать дальнейший ход развития сукцессионных процессов и ландшафтной динамики на юге Средней Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Randriambanona H., Randriamalala JR., Carriere SM.** Native forest regeneration and vegetation dynamics in non-native *Pinus patula* tree plantations in Madagascar // *Forest Ecology and Management*. — 2019. — V. 446. — P. 20–28.
2. **Панасенко Н.Н.** Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // *Вестн. Удмуртского гос. ун-та*. — 2013. — Сер. 6, вып. 2. — С. 17–27.
3. **Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А.** Динамика площади сельскохозяйственных земель в России в XX веке и постагрогенное восстановление залежей // *Изменение природной среды России в XX веке*. — М.: Молнет, 2012. — С. 29–49.
4. **Гусев А.П.** Чужеродные виды — трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов на примере юга-востока Белоруссии // *Рос. журн. приклад. экологии*. — 2016. — № 3. — С. 10–14.
5. **Лиховид Н.И.** Лесополосы в Хакасии. — Красноярск: Тип. «Красноярский рабочий», 1969. — 48 с.
6. **Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. — 707 с.
7. **Холбоева С.А., Сахьяева А.Б., Абашеев Р.Ю.** Восстановительные сукцессии с участием *Ulmus pumila* L. на залежах Западного Забайкалья // *Вестн. Северо-Вост. федерал. ун-та*. — 2018. — № 6. — С. 43–54.
8. **Мартынова М.А.** Особенности семенного возобновления *Ulmus pumila* L. на стихийно законсервированных пахотных землях в степной зоне Хакасии // *Вестн. Казан. аграр. ун-та*. — 2018. — № 4 (51). — С. 61–65.
9. **Мартынова М.А.** Демутационные и инвазионные процессы залежных земель в степной зоне Республики Хакасия // *Вестн. Казан. аграр. ун-та*. — 2019. — № 1 (142). — С. 187–192.
10. **Черная Книга флоры Сибири** / Под ред. А.Н. Куприянова. — Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. — 440 с.
11. **Бутина Н.А., Попова О.А.** Эколого-биологические особенности видов рода *Ulmus* в Восточном Забайкалье // *Учен. записки Забайкал. гос. гуманитар.-пед. ун-та*. — 2009. — № 1. — С. 5–8.
12. **Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M.** A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // *Journ. of Ecology*. — 2005. — Vol. 93. — P. 5–15.
13. **Elton C.** *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. — London: Methnen & Co., 1958. — 356 p.
14. **Rejmanek M.** Invasibility of plant communities // *Biological Invasions A Global Perspective*. — Chichester: John Wiley & Sons, 1989. — P. 369–388.
15. **Хорун Л.В.** Проблемы инвазионной экологии растений в зарубежной научной литературе // *Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. Науки о земле*. — 2014. — Вып. 3. — С. 64–77.
16. **Растительный покров Хакасии** / Отв. ред. А.В. Куминова. — Новосибирск: Наука, 1976. — 424 с.
17. **Максютова Е.В.** Особенности радиационного режима Минусинской котловины // *География и природ. ресурсы*. — 2002. — № 3. — С. 76–83.
18. **Семенов Ю.М., Лысанова Г.И., Максютова Е.В.** Современное состояние и перспективы использования агроландшафтов Минусинской котловины // *География и природ. ресурсы*. — 2004. — № 2. — С. 78–84.
19. **Жукова А.И., Григорьев И.В., Григорьева О.И., Ледаева А.С.** Лесное ресурсоведение: учеб. пособ. — СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. гос. лесотехнич. ун-та, 2008. — 206 с.
20. **Побединский А.В.** Изучение лесовосстановительных процессов. — М.: Наука, 1966. — 64 с.
21. **Алексеев В.А.** Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // *Лесоведение*. — 1989. — № 4. — С. 51–57.
22. **Правила лесовосстановления, состава проекта лесовосстановления, порядка и разработки проекта лесовосстановления и внесения в него изменений** [Электронный ресурс]. — <https://publication.pravo.gov.ru/Document/View> (дата обращения 12.12.2021).
23. **De Souza D., Martins M., Carmo F.** A multiscale model for plant invasion through allelopathic suppression // *Biol. Invasions*. — 2010. — Vol. 12. — P. 1543–1555.
24. **Князева Л.А.** Плодоношение вяза мелколистного в аридных условиях // *Повышение устойчивости защитных насаждений в полупустыне*. — М.: Наука, 1981. — С. 64–87.

Поступила в редакцию 25.03.2020

После доработки 31.05.2022

Принята к публикации 01.11.2022