

# РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА *FRAXINUS PENNSYLVANICA* MARSH. В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ГОРОДА БРЯНСКА

© 2020 Холенко М.С.\*, Семенищенков Ю.А.

Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского, г. Брянск 241036, Россия;  
e-mail: \*marina.holenko@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.07.2020. После доработки 30.10.2020. Принята к публикации 11.11.2020.

В условиях городских лесных насаждений чужеродный вид *Fraxinus pennsylvanica* имеет высокий репродуктивный потенциал: для вида характерно интенсивное семенное размножение, активное распространение семян. Однако прорастание требует достаточно специфичных условий, которые встречаются преимущественно в пойменных экосистемах и изредка – в мезофитных и ксерофитных городских местообитаниях. Интенсивное вегетативное возобновление позволяет ясеню пенсильванскому длительное время задерживаться в местообитаниях, в том числе после нарушений, однако малоэффективно для быстрого распространения вида и захвата новых территорий.

*F. pennsylvanica* активно внедряется в естественные и полуестественные сообщества, выступает в качестве эдификатора и доминанта, вытесняет виды природной флоры и/или препятствует их возобновлению. Тем не менее, эти черты проявляются не во всех местообитаниях, а преимущественно в условиях речных долин, в том числе в лесных культурах, которые имеют упрощённую структуру.

Вызывает опасение возможное случайное распространение диаспор *F. pennsylvanica* в речные поймы птицами и человеком, что может приводить к массовому распространению данного вида с последующей угрозой биоразнообразию речных долин.

**Ключевые слова:** *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., репродуктивный потенциал, натурализация, Брянская область.

## Введение

*Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (*F. lanceolata* Borkh., *F. americana* auct. Fl. Ross. p. p., non L., *F. pubescens* Lam.) – североамериканский вид, интродуцированный в Среднюю Россию, где его высокая активность в качестве инвазионного отмечена во всех регионах [Виноградова и др., 2010]. В пределах естественного ареала типичные местообитания вида – речные долины, реже – болота, низины, подверженные частым подтоплениям и затоплениям. Предпочитает плодородные слабокислые супесчаные почвы; нередко поселяется как пионерный вид на аллювиальных почвах [Stewart, Krajicek, 1973; Burns, Honkala, 1990; Brakie, 2013]. Указываются некоторые древесные породы, обычно растущие вместе с *F. pennsylvanica* в естественных местообитаниях: *Acer negundo*, *A. rubrum*, *Carya illinoensis*, *Populus deltoides*, *P. tremuloides*, *Salix nigra*, *Ulmus americana*; на склонах речных долин форми-

рует сообщества с участием *Acer rubrum*, *Ulmus americana* [Burns, Honkala, 1990; Harvey, Kennedy, 1990].

В литературе отмечается инвазия *F. pennsylvanica* в естественные растительные сообщества разных регионов Европы [Vicherek et al., 2000; Csiszár, Bartha, 2004; Drescher, Prots, 2005, 2016; DASIE..., 2020].

В пределах вторичного ареала в Средней России яшень осваивает рудеральные местообитания, растёт на городских пустырях, в оврагах, на дорогах и обочинах, выемках грунта, у фундаментов зданий, в карьерах и даже на степных и меловых склонах [Виноградова и др., 2010]. Отмечается его инвазия в пойменные леса [Овчаренко, Золотухин, 2003; Булохов, Харин, 2008; Панасенко, 2009, 2013; Виноградова и др., 2010; Булохов, Онофрейчук, 2018; Холенко и др., 2019]; в некоторых областях Средней России существенно изменяет состав и структуру растительных сообществ, в которые внедряется [Панасенко, 2013].

Указания на успешную интродукцию *F. pennsylvanica* в Брянской обл. и г. Брянске имеются с 1970-х гг. П.З. Босек [1975. С. 328] отмечал «хорошо развитые» его экземпляры в Брянске, Трубчевске и в парке «Любин хутор» (Новозыбковский р-н), не указывая при этом на натурализацию вида. Позднее автор отнёс этот вид к «наиболее распространённым экзотам» в области [Босек, 1985. С. 22]. Как «интродуцент» *F. pennsylvanica* приводился для парков и придорожных посадок на Брянщине без точных локалитетов [Булохов, Величкин, 1998]. В качестве редкого «адвентивного» вида указан для заповедника «Брянский лес» [Евстигнеев, Федотов, 2007]. Отмечено внедрение вида в естественные сообщества и образование самосева в рудеральных местообитаниях в г. Брянске [Панасенко, 2009]. Анализируя дендрофлору усадебных парков области, Е.П. Елисеенко и Н.Н. Панасенко [2012] указывают ясень пенсильванский как широко распространённый «интродуцент» (в 10 парках из 26). Отмечался в посадках усадебного парка виллы Д. Сапозкова (Клинцовский р-н) [Петренко и др., 2016]; на территории памятника природы «Добруньские склоны» [Емельяшина и др., 2016]. Гербарные материалы по данному виду в Гербарии Брянского госуниверситета (BRSU) немногочисленны и относятся только к г. Брянску.

В 1957 и 1962–1963 гг. в долинах рек Десны и её притока Снежети в Брянске созданы культуры *F. pennsylvanica*, где отмечено семенное возобновление и формирование благонадёжного подроста [Булохов, Харин, 2008; Рубцов, Савельева, 2008]. На основе сведений о распространении ясеня в поймах этих рек Н.Н. Панасенко [2009] отнёс *F. pennsylvanica* в Брянске к эргазиофитам и агрофитам.

В последнее десятилетие интерес к сообществам, сформированным в культурах ясеня и с его участием в Брянской обл., существенно возрос в связи с инвентаризацией растительности областного центра на основе метода Ж. Браун-Бланке [Семенищенков, 2006, 2009; Булохов, Харин, 2008; Булохов, Онофрейчук, 2018; Холенко и др., 2019]. Обзор фитоценологических связей вида, важных для

характеристики его экологии в нашем регионе, ранее уже проводился авторами [Холенко и др., 2019]. Изучалась аллелопатическая активность ясеня в лабораторных условиях [Изоткин, Холенко, 2020].

Цель настоящей статьи – оценить репродуктивные возможности *F. pennsylvanica* в пределах вторичного ареала в Брянской обл.

## Материалы и методы

В 2018–2019 гг. авторами проведено выявление местонахождений *F. pennsylvanica* в г. Брянске и выполнена оценка следующих показателей репродуктивной биологии вида.

**1. Семенная продуктивность** интродуцированных растений ясеня оценена путём подсчёта числа семян на 4 участках, описание которых даётся ниже (рис. 1).

Участок 1 (табл. 1, 1; рис. 1, 1). Посадки в правобережной пойме р. Десна у завода «Брянский Арсенал» в г. Брянске, 53.257219° с. ш., 34.392088° в. д., 7.08.2019. Насаждения имеют простую структуру: верхний подъярус древостоя сформирован *F. pennsylvanica*, иногда с небольшой примесью *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Populus tremula*. Во втором подъярусе обильны *Acer negundo* и *F. pennsylvanica*. Общая сомкнутость древостоя составляет 80–90%. Подлесок сомкнутостью 10% представлен подростом обоих перечисленных видов с участием *Sorbus aucuparia*. Травостой сильно мозаичен и угнетён из-за высокого затенения (его проективное покрытие – не более 30%). Наиболее обильны: *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens parviflora*, *Lysimachia nummularia*, *Rubus caesius*. Моховой покров отсутствует; есть отдельные куртинки *Amblystegium serpens*, *Atrichum undulatum*, *Sciuro-hypnum curtum*. Опад мощностью 1–5 см сформирован в основном листьями *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Fraxinus pennsylvanica* с преобладанием *Quercus robur*. Имеются совершенно незадернованные мертвопокровные участки, в том числе лишённые подстилки. Почвы пойменные дерновые супесчаные, свежие.

В пределах данного участка были заложены по 10 площадок в центре лесного массива (табл. 1, 1, вариант а) и в окнах древостоя

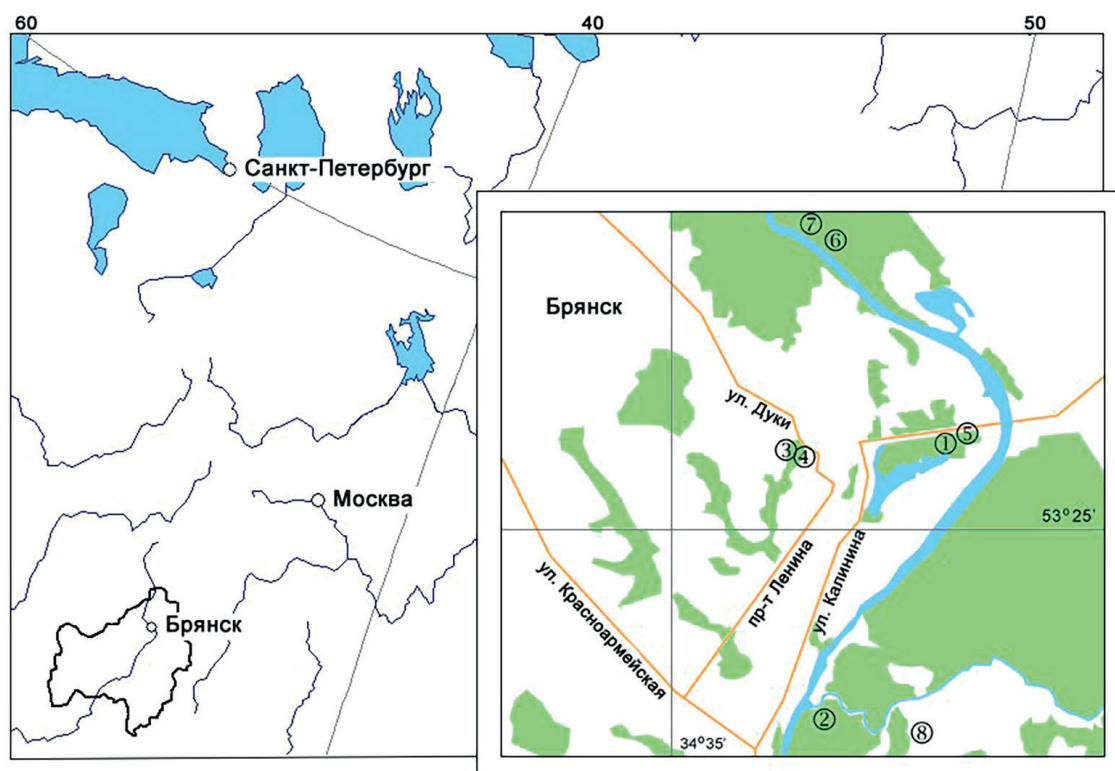


Рис. 1. Локализация участков, на которых проводились исследования в г. Брянске (обозначения в тексте).

Таблица 1. Показатели семенной продуктивности и возобновления *F. pennsylvanica*

Участки	1		2	3	4
Варианты	а	б	–	–	–
Среднее число семян на площадке в 1 м <sup>2</sup> , шт	126±24	130±26	160±35	546±56	623±52
Жизнеспособность семян, %	88.0		84.2	82.5	87.5
Среднее число проростков текущего года, шт	6±3.1	12±5.5	5±1.5	7±2.5	24±8.1
Доля числа проростков от общего числа семян на площадке, %	4.5	15.6	3.0	1.7	3.8

(табл., 1, 1, вариант б), сформировавшихся после выпадения немногочисленных погибших или спиленных деревьев ясеня, вокруг их старых пней.

Участок 2 (табл. 1, 2; рис. 1, 2). Посадки в блюдцеобразной низине в левобережной пойме р. Десна у впадения в неё р. Снежить, восточнее ул. Нижняя Заречная в г. Брянске, 53.234107° с. ш., 34.373934° в. д., 10.09.2019. Древостой одноярусный и сформирован исключительно *F. pennsylvanica* с сомкнутостью 70%. В подлеске – подрост *Acer negundo*, *F. pennsylvanica* (наиболее обилен), *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Quercus robur* с сомкнутостью 8%. Травостой густой с преобладанием *Rubus caesius* и *Urtica dioica*, с участием характерных для пойменных широколиственных лесов *Filipendula ulmaria*,

*Geum rivale*, *Glechoma hederacea*, *Lysimachia vulgaris* и др. (проективное покрытие – 60%). Моховой покров полностью отсутствует. Опад мощностью 1–2 см сформирован в основном листьями *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Fraxinus pennsylvanica* с преобладанием *Quercus robur*; есть незадернованные мертвопокровные участки. Почвы пойменные дерновые супесчаные, свежие.

Участок 3 (табл. 1, 3; рис. 1, 3). Посадки в лесопарке «Лесные сараи» в г. Брянске по ул. Дуки, 53.256633° с. ш., 34.371007° в. д., 17.08.2019. Древостой сформирован исключительно *F. pennsylvanica* (посадки в рядах через 3 м, расстояние между рядами – 4 м). Сомкнутость 60%. Подлесок отсутствует. Травостой представляет собой смесь газонных злаков с участием рудеральных видов:

*Taraxacum officinale* agg., *Capsella bursa-pastoris*, *Polygonum aviculare* agg. и др. Проективное покрытие травяного яруса – 20%. Травостой нерегулярно скашивается. Опад убирается осенью и весной. Почвы серые лесные суглинистые, иногда вытапываемые.

Участок 4 (табл. 1, 4; рис. 1, 4). Там же, по соседству с предыдущим участком, 53.256662° с. ш., 34.371351° в. д., 17.08.2019. Отличается от предыдущего тем, что при строительстве памятника на почве был разбросан оставшийся песок слоем от 2 до 5 см. Проективное покрытие травяного яруса – 15%.

В пределах каждого участка были заложены случайным образом по 10 площадок в 1 м<sup>2</sup>; определено среднее значение числа всех семян после опадения на почву на площадке.

**2. Жизнеспособность** – количество полнозернистых здоровых семян, с характерной для данного вида окраской (индигокармин, водный раствор, 0.05%) зародыша и эндосперма, выраженное в процентах от общего числа семян, взятых случайным образом из общего количества для анализа (100 в 4 повторностях) [ГОСТ..., 1995].

**3. Всхожесть семян** ясеня была изучена двумя способами.

1) В лабораторных условиях. В связи с отсутствием в РФ ГОСТ на определение всхожести семян для данного вида, использована методика, принятая в работе J.A. Ashley [2000]. Семена обеззараживали в течение 30 минут в 1%-м растворе NaClO, содержащем две капли Tween 20 на 1 литр раствора. Затем их промывали в дистиллированной воде в течение 5 минут. Затем 250 семян проращивались в закрытом грунте в теплице Брянского госуниверситета. Семена погружались в прокалённую почву на глубину 1 см. Почва обильно увлажнялась отстоянной водопроводной водой. Прорастанием считалось появление на поверхности почвы зелёных семядолей. Учёты прорастания производились на 10-й, 14-й, 17-й, 24-й и 28-й день [по: Ashley, 2000].

2) Установлена всхожесть и охарактеризован рост проростков при выращивании ясеня из семян в открытом грунте на экспериментальном участке Брянского госунивер-

ситета в 2019 г. без заделки в почву (условия, приближённые к природным). Почвы серые лесные, суглинистые, свежие, не пересыхающие в течение сезона. Участки расположены в условиях естественного затенения расположенными рядом деревьями. Производилась прополка сорняков каждые две недели. Семена ясеня были собраны на почве после естественной стратификации в феврале 2019 г. в лесопарке «Лесные сараи» г. Брянска и хранились в тканевых мешках при уличной температуре. Семена предварительно не замачивались и не освобождались от перикарпия.

Высев семян проведён 22.04.2019 на участках 3 м × 0.5 м в 5 вариантах, имитирующих условия различных возможных местообитаний, из расчёта:

а) 50 семян на 1 м<sup>2</sup>, укрытие прошлогодним смешанным опадом деревьев *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, без полива, подобные условия создаются в смешанных широколиственных лесах в г. Брянске;

б) 200 семян на 1 м<sup>2</sup>, открыто, без полива, имитируются условия городских парков с отсутствием сплошного напочвенного покрова и опада;

в) 200 семян на 1 м<sup>2</sup>, мульчирование почвой, без полива;

г) 8000 семян на 1 м<sup>2</sup> – массивный их слой, имитирующий условия, отмеченные на газонах и в парках в г. Брянске, открыто, без полива;

д) 200 семян на 1 м<sup>2</sup>, открыто, полив – 10 л воды на площадку еженедельно, имитация местообитаний с обильно увлажняемыми почвами.

Общее количество высеванных семян составило 12 975.

Число проростков определялось еженедельно. Прорастанием считалось появление на поверхности почвы зелёных семядолей [по: Ashley, 2000].

**4. Оценка естественного возобновления** *F. pennsylvanica* произведена на 50 пробных площадках в 1 м<sup>2</sup> в пределах тех же 4 участков, где проводилась оценка семенной продуктивности: выполнен подсчёт проростков текущего года в разных локальных экологических условиях.

Изучение состава ценопопуляций *F. pennsylvanica* осуществлялось на 4 участках в 400 м<sup>2</sup> в долине р. Десна в Брянске: 1) посадки ясеня в левобережной пойме р. Десна у завода «Брянский Арсенал» в г. Брянске, участок, прилегающий к насыпи автодороги (рис. 1, 5), 7.08.2019; 2) там же, в центре массива (рис. 1, 1), 7.08.2019; 3) посадки дуба на гриве в левобережной пойме р. Десна, памятник природы «Роща Соловьи» (рис. 1, б), 30.07.2019; 4) посадки ясеня, относительно пониженный участок вдоль пересыхающей старицы в левобережной пойме р. Десна, памятник природы «Роща Соловьи» (рис. 1, 7), 30.07.2019. Установлена онтогенетическая структура ценопопуляции ясеня; при учёте отмечены растения следующих морфолого-онтогенетических групп: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные высотой не более 50 см (*im*<sub>1</sub>), имматурные высотой не более 1.5 м (*im*<sub>2</sub>), виргинильные (*v*), среднегеративные (*g*<sub>2</sub>).

**5. Дана оценка внедрения *F. pennsylvanica*** в пойменные леса; для этого выполнено геоботаническое описание сообществ, в которые произошла инвазия вида и описаны последствия этого внедрения в составе и структуре сообществ.

Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову [1995], мохообразных – по М.С. Игнатову и др. [Ignatov et al., 2006].

### Результаты и обсуждение

**Семенная продуктивность.** По результатам подсчёта, на участках 1 и 2 наблюдались близкие значения числа семян на площадках (табл. 1). Эти данные превышают приводимый для *F. pennsylvanica* показатель в 60 семян/м<sup>2</sup> в год для северо-востока США (район Великих озёр) [McEuen, Curran, 2004]. Семенную продуктивность ясеня можно оценить как высокую. Семена сохраняются в почве и подстилке и способны прорасти в течение нескольких лет, что способствует созданию банка семян.

Данные для участков 3 и 4 существенно отличаются от описанных выше. Здесь в условиях разреженного древостоя, отсутствия подлеска и низкорослого редкого травостоя

высока освещённость в приземном ярусе. Отмечены площадки с разным количеством семян ясеня на почве: от единичных до образующих сплошной слой толщиной 5–10 см. На отдельных площадках в конце апреля 2019 г. количество его семян превышало 3000 на 1 м<sup>2</sup> [Холенко и др., 2019]. В целом семенную продуктивность ясеня можно оценить как очень высокую.

Важным критерием успешности семенного воспроизведения в ценопопуляции является жизнеспособность образующихся семян. Она оказалась высокой и близкой для всех описанных выше участков (табл. 1).

**Семенное возобновление.** Опадение плодов ясеня в Брянске наблюдается в период с ноября по июнь, однако наиболее массово оно происходит в феврале – апреле. Как и другие ясени, *F. pennsylvanica* относится к эванемохорам – растениям, семена которых в силу их абсолютной или относительной лёгкости могут разноситься воздушными течениями на большие расстояния [Левина, 1957]. Возможно распространение семян и талыми водами [Burns, Honkala, 1990], а также птицами.

Семена прорастают на тающем снегу в конце апреля – мае. Есть данные, что небольшая часть семян способна прорасти в год формирования до массового листопада [Виноградова и др., 2010]. Однако в литературе отмечается, что у ясеней наблюдается низкая всхожесть семян текущего года [Заугольнова, 1997]. В пределах естественного ареала некоторые семена *F. pennsylvanica* могут прорасти в текущем году, в то время как другие могут сохраняться без прорастания в течение нескольких лет. Данный покой объясняют комбинацией внутренних факторов и влиянием перикарпия [Bonner, 2008]. Следуя J. Ashley [2000], покой семян этого растения вызван тремя основными факторами: незрелые зародыши, внутренние химические и гормональные агенты и непроницаемые для кислорода перикарпии. В практике выращивания ясеня из семян производят частичное или полное разрушение перикарпия, однако в природе это происходит достаточно редко: семена опадают с неразрушенными оболочками на субстрат.

В литературе отмечается варьирование показателей всхожести у *F. pennsylvanica* [Preece et al., 1995; Ashley, 2000]. Считается, что он нуждается либо в холодной влажной стратификации, либо в комбинированной тепловой обработке с последующей стратификацией для преодоления покоя семян [Bonner, 1974; Young, Young, 1992]. Стандартная методика, используемая для дозревания зародышей у этого растения, – это «согревающая» обработка: семена выдерживают при температуре 20 °С в течение 60 дней. При стратификации семена хранят при 0–5 °С в течение 120 дней [Dirr, 1998]. В естественных условиях стратификация происходит на субстрате лишь после опадения плодов в период с поздней осени до конца весны [Виноградова и др., 2010].

Результаты эксперимента по *оценке всхожести семян в лабораторных условиях* приведены в таблице 2. Всхожесть семян в лабораторных условиях можно оценить как низкую.

**Оценка семенного возобновления в условиях полевого эксперимента.** В таблице 3 представлены данные контрольного подсчёта, произведённого 13.07.2019.

По результатам эксперимента, *F. pennsylvanica* продемонстрировал чрезвычайно низкую всхожесть семян (0–3.00%) (табл. 3). Наибольшая численность проростков отмечена на участке 5 с дополнительным поливом (3.00%). Вероятное объяснение данному факту – предпочтение ясенем условий обильного увлажнения для прорастания. Можно предположить положительный эффект от на-

хождения семян в объёмной рыхлой массе, предотвращающей испарение дефицитной влаги в условиях отсутствия полива. Это способствовало прорастанию отдельных семян в варианте 4. Следует отметить и интересный факт: всходы активно появлялись из семян в узких углублённых междурядьях между площадками, где застаивалась дождевая вода и было меньше её испарение (семена туда попали случайно; не учитывались при подсчётах).

**Оценка естественного семенного возобновления *F. pennsylvanica* в растительных сообществах.** Результаты оценки естественного возобновления ясеня представлены в таблице 1.

Число проростков текущего года на участках 1–3 соответствует низкой интенсивности семенного возобновления. На значительной их части всходы отсутствуют. Активным оно является в окнах древостоя, сформировавшихся после выпадения немногочисленных погибших или спиленных деревьев ясеня, вокруг их старых пней, где выше освещённость, по сравнению с остальным массивом (табл. 1, 1, б). Наибольшее же число проростков отмечено на участке 4 с искусственным песчаным сырым субстратом в разреженных насаждениях ясеня, при отсутствии подлеска и при низкой сомкнутости травостоя (табл. 1, 4).

Низкую интенсивность семенного возобновления можно объяснить несколькими причинами. С одной стороны, это высокое затенение под пологом леса. Несмотря на то, что взрослые растения *F. pennsylvanica* считаются теневыносливыми [Stewart, Krajcicek,

**Таблица 2.** Показатели семенной продуктивности и возобновления *F. pennsylvanica*

Дни учёта	10-й	14-й	17-й	24-й	28-й
Доля числа проростков от общего числа семян на площадке, %	1.6	1.6	1.6	5.2	6.2

**Таблица 3.** Результаты полевого эксперимента по проращиванию семян *F. pennsylvanica*

№ участка	1	2	3	4	5
Количество высеянных семян, шт/м <sup>2</sup> .	50	200	200	8000	200
Количество проростков, шт.	0	2	0	31	9
Всхожесть семян, %	0	0.67	0	0.26	3.00

1973], следуя Д.Н. Цыганову [1983], синэкологическая амплитуда этого вида смещена в сторону гелиофильности: 1–6 баллов по шкале освещённости (максимальное значение шкалы – 9, что соответствует наибольшему затенению). В пределах естественного ареала отмечается прорастание семян на участках без сомкнутого растительного покрова [Burns, Honkala, 1990].

Другая причина – недостаточное увлажнение субстрата. Несмотря на расположение в пределах речной долины, описанные участки 1 и 2 (табл. 1) не заливаются на протяжении нескольких лет. Это уже привело к обсыханию старичных озёр и существенной мезо- и ксерофитизации местообитаний пойменных лесов [Семищенко, Лобанов, 2019].

Известно, что семена ясеней могут повреждаться птицами [Юркевич, Адерихо, 1973]. Однако, учитывая определённую отрицательную роль перикарпия в прорастании, можно предположить, что частичное его повреждение птицами без травмирования внутреннего содержимого семени может, наоборот, способствовать прорастанию. Следует отметить, что в пределах естественного ареала плоды ясеня используют в пищу чёрный дрозд, зяблик, различные виды воробьиных птиц с крупными клювами (*Passeroidea*) [Twedt, Best, 2004; Brakie, 2013]. По нашим наблюдениям, в г. Брянске наиболее часто ясенем питаются снегири, которые, по-видимому, играют роль в его распространении. Мы наблюдали, что до массового опадения плодов с деревьев эти птицы поедают их, сидя на ветвях; после осыпания плодов на снег или почву – собирают на поверхности.

В качестве возможного фактора, ингибирующего прорастание семян, можно предположить засоление субстрата на газонах в связи со смывом NaCl-содержащих смесей с расположенных поблизости автодорог в зимний период.

**Особенности семенного возобновления в городских условиях.** Несмотря на обильное плодоношение, по-видимому, образование проростков *F. pennsylvanica* на мезофитных субстратах в городских насаждениях вызывает трудности. Об этом свидетельствуют данные подсчёта проростков на участках

3 и 4 (табл. 1), которые расположены на неподтопляемых территориях в городском парке, где субстрат нередко пересыхает в летний период.

Во время массового опадения семян (январь – апрель) они в некоторых случаях полностью покрывают газоны, обочины дорог, парковые дорожки, забивают локальные понижения, дефекты в асфальтовом покрытии, тротуарной плитке (рис. 2). В период таяния снега и подсыхания почвы (февраль – апрель) эти семена обычно не убирают с газонов, позднее участки очищают от семян и опада; на некоторых участках они сохраняются в течение всего сезона. Немногочисленные семена остаются после уборки на почве, однако их количество пополняется за счёт опадения новых семян, остающихся на растениях до появления новых листьев (первая половина мая) и немного позднее.

Большинство семян ясеня опадает под материнским растением или разносится в радиусе до 50–70 м; отдельные семена могут преодолевать расстояние более 100 м. Это согласуется с предложенной для *F. pennsylvanica* моделью распространения семян [Schmiedel, Tackenberg, 2013], в соответствии с которой большинство их рассеивается на расстоянии до 100 м от источника диаспор. Однако по твёрдым городским покрытиям (асфальт, бетон, уплотнённая почва), а также по спрессованному снегу можно ожидать достаточно дальнего разноса семян. В г. Брянске отдельные семена ясеня обнаружены нами в апреле 2020 г. на расстоянии не менее 300 м от ближайшего источника диаспор.

Несмотря на огромное количество семян на почве в некоторых местах, их прорастание практически не происходит. В целом возобновление *F. pennsylvanica* семенным путём в мезофитных и ксерофитных городских местообитаниях можно считать малоэффективным. В то же время регулярно отмечаются проростки ясеня в местах скопления воды и на непросыхающих субстратах: в трещинах асфальта, у фундамента зданий с застаивающейся или стекающей водой (рис. 3), в водосборных лотках у крыши зданий, где скапливается пылевой субстрат. Так, например, в посадках ясеня на терри-



**Рис. 2.** Участок под пологом деревьев *F. pennsylvanica* в лесопарке «Лесные сараи» в Брянске во время массового опадения семян (март 2020 г.).



**Рис. 3.** Молодые растения *F. pennsylvanica*, выросшие из семян в месте скопления воды у стены здания (сентябрь 2019 г.).



тории лесопарка «Лесные сараи» в Брянске отмечено активное образование проростков 17.08.2019 на завезённом при строительстве памятника хорошо увлажнённом песке под кронами деревьев: 15–37 проростков на 1 м<sup>2</sup> (табл. 1, 4). Но на расположенном рядом участке с уплотнёнными серыми лесными почвами (табл. 1, 3) число проростков было в 4 раза меньше. Во всех перечисленных местах обычно молодые растения ясеня уничтожаются человеком.

**Состав ценопопуляций *F. pennsylvanica* в сообществах с его участием.** Данные о составе ценопопуляций *F. pennsylvanica* в условиях семенного возобновления на четырёх участках в долине р. Десна в г. Брянске представлены в таблице 4.

Спектры в посадках в левобережной пойме р. Десна у завода «Брянский Арсенал» (участки 1, 5) можно считать практически полночленными. Максимум по числу особей приходится на молодые растения ( $im_1$ ), присутствуют проростки и ювенильные растения, что свидетельствует о наличии в ценопопуляциях семенного размножения. Прорастанию семян способствует наличие незадернованных участков и низкая сомкнутость травостоя (0–30%). Виргинильные растения пока немногочисленны, а молодые генеративные отсутствуют, что указывает как на интенсивное самоизреживание насаждений, так и на недостаточное время, необходимое для достижения генеративного состояния растений семенного происхождения.

**Таблица 4.** Онтогенетические спектры ценопопуляций *F. pennsylvanica*

Участки	1	5	6	7
p	25	98	0	114
j	54	35	0	420
$im_1$	300	158	18	370
$im_2$	75	33	26	158
v	12	29	12	24
$g_2$	6	5	0	8

*Примечание:* обозначения участков и онтогенетических состояний – в разделе «Материалы и методы».

Спектры в левобережной пойме р. Десна на территории памятника природы «Роща Соловьи» (6, 7) неполночленные; в них отсутствуют проростки. Ингибирование прорастания семян, вероятно, происходит за счёт сильного затенения развитым травяным покровом (проективное покрытие 70–90%). На участке, расположенном на гриве (6), в наиболее мезофитных условиях, семенное возобновление затруднено. На пониженном участке с обильным увлажнением (7) оно идёт активно. Молодые генеративные растения отсутствуют по той же причине, что и на участках 1 и 5.

Таким образом, интенсивность семенного возобновления в изучаемых ценопопуляциях существенно различается.

**Внедрение *F. pennsylvanica* в пойменные леса.** В долинах рек Десна и Снежеть в г. Брянске отмечено массовое распространение *F. pennsylvanica* в пойменных лесах, сформированных *Quercus robur*, а также в пойменных посадках *Quercus robur* и *Populus balsamifera*. Наиболее заметной является инвазия ясеня в культуры дуба, которые создавались в 1960-е гг. в левобережной пойме р. Десна.

На участке, расположенном на территории памятника природы «Роща Соловьи» (рис. 1, б), первый подъярус древостоя формирует *Q. robur* высотой 14–20 м. Насаждения имеют простую структуру, которая, вероятно, облегчает инвазию ясеня: деревья дуба расположены рядами на расстоянии 120 см друг от друга; между рядами – 5 м; имеются окна на месте погибших деревьев. Второй подъярус древостоя отсутствует. Сомкнутость составляет 70–80%.

В подлеске встречаются *Swida alba*, *Frangula alnus*, *Padus avium* и др.; имеется подрост *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus tremula*.

Фоновым видом в сообществах является *F. pennsylvanica*, имеющий обильный подрост семенного происхождения разного возраста. Общая сомкнутость подлеска колеблется от 10 до 80%, причём его облик создаёт ясьень пенсильванский. На некоторых участках высокое обилие имеет *Acer negundo*, однако особенности конкурентных взаимоотношений этих видов в пойменных сообществах пока не описаны.

В травяном покрове наиболее обильны и константны *Bromopsis inermis*, *Glechoma hederacea*, *Rubus caesius*, *Urtica dioica*; его проективное покрытие 30–60%. Моховой ярус не выражен.

В соответствии с флористической классификацией растительности, эти сообщества относятся к варианту *Fraxinus pennsylvanica* ассоциации дубовых пойменных лесов *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015 (союз *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968, порядок *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968) класса *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968, объединяющего пойменные галерейные евросибирские и средиземноморские леса [Семенищенков, Холенко, 2020].

В исследуемой пойменной дубраве и других дубовых лесах в долине Десны *F. pennsylvanica* значительно преобразует облик, состав и структуру сообществ. При образовании ясеневых подлесков с высокой сомкнутостью нередко наблюдается низкое покрытие травяного яруса в сообществах, образуются мертвопокровные участки, иногда характерно низкое видовое богатство [Семенищенков, Холенко, 2020]. Это можно объяснить активным участием ясеня в создании фитосреды посредством сильного затенения, угнетения приземного яруса обильным опадом. Тенденция к снижению проективного покрытия травяного яруса с ростом сомкнутости подлеска (в том числе и за счёт участия *F. pennsylvanica*) характерна для пойменных дубрав в Верхнем Поднепровье [Семенищенков, в печати]. Возможно и ингибирующее аллелопатическое воздействие ясеня на другие растения, которое продемонстрировано пока только в лабораторных условиях [Изоткин, Холенко, 2020].

В целом можно оценить возможности распространения ясеня пенсильванского в пойменных дубовых лесах как высокие.

**Вегетативное размножение.** По литературным данным, *F. pennsylvanica* относится к быстрорастущим деревьям с ежегодным приростом побегов до 1 м и более [Козловский и др., 2015]. При нарушении ствола он формирует порослевые побеги, которые способны к

плодоношению уже на 3–4-й год [Решетникова и др., 2019]. Определённый вклад в вегетативное размножение вносит способность ясеня формировать укореняющиеся с помощью придаточных корней плагиотропные побеги до 50–70 см в длину, которые могут образовываться на ранних этапах онтогенеза (преимущественно в толще подстилки, в приземном слое).

Наблюдение за вегетативным возобновлением от пня мы проводили на вырубке в посадках *F. pennsylvanica* под ЛЭП в долине р. Снежень в районе оз. Мутное (г. Брянск) (рис. 1, 8) 10.09.2019. Вырубка 48-летних деревьев ясеня (возраст определён по годичным кольцам) была произведена в 2018 г.; сохранились пни высотой 20–30 см от поверхности земли. Подсчёт двулетних вегетативных побегов возобновления проведён на 10 пнях; среднее число побегов составило  $9 \pm 5$  при их длине 90–135 см. Это соотносится с литературными данными для естественного ареала вида: в лесополосах на Великих равнинах (США) ежегодный прирост составлял в среднем 0.4 м в течение первых 6.5 лет [Wright, 1965]; указывается общий прирост 5 м после 5 вегетационных периодов [Harvey, Kennedy, 2020]. Такую интенсивность отрастания можно считать высокой. Отмечено ветвление двулетних побегов, связанное с гибелью верхушечной почки в первом сезоне.

Перечисленные особенности вегетативного размножения способствуют в большей степени не распространению вида, а его удержанию и восстановлению в местах произрастания, в том числе после нарушений.

### Заключение

Репродуктивный потенциал *F. pennsylvanica* в условиях города можно оценить как высокий: для вида характерно интенсивное семенное размножение, активное распространение семян. Однако прорастание требует достаточно специфических условий, которые встречаются преимущественно в пойменных экосистемах и изредка – в мезофитных и ксерофитных городских местообитаниях. Интенсивное вегетативное возобновление позволяет ясеню длительное время задержи-

ваться в местообитаниях, в том числе после нарушений, однако малоэффективно для быстрого распространения вида и захвата новых территорий.

*F. pennsylvanica* активно внедряется в естественные и полустественные сообщества (к таковым можно отнести и лесные культуры дуба в пойме в возрасте более 50 лет); выступает в качестве эдификатора и доминанта, вытесняет виды природной флоры и/или препятствует их возобновлению. Тем не менее, эти черты проявляются не во всех местообитаниях, а преимущественно в условиях речных долин, в том числе в лесных культурах, которые имеют упрощённую структуру.

Вызывает опасение возможное распространение диаспор *F. pennsylvanica* в речные поймы птицами и человеком (случайным образом), так как это может приводить к массовому распространению данного вида с последующей угрозой биоразнообразию речных долин.

### Финансирование работы

Анализ данных по распространению вида и подготовка рукописи выполнены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-44-320003 p\_a).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Босек П.З. Растения Брянской области. Брянск: Приокское кн. изд-во, 1975. 465 с.
- Босек П.З. О встречаемости интродуцированных видов древесных растений в Брянской области // Бюл. ГБС АН СССР. 1985. № 138. С. 22–25.
- Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России. 2-е изд., доп. Брянск: Изд-во БГУ, 1998. 380 с.
- Булохов А.Д., Онофрейчук О.Н. Леса поймы реки Снежить в пределах города Брянска // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2018. № 1. С. 60–78.
- Булохов А.Д., Харин А.В. Растительность Брянска и его пригородной зоны. Брянск: Изд. БГУ, 2008. 312 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 502 с.
- ГОСТ 13056.7-93. Семена деревьев и кустарников. Методы определения жизнеспособности. М.: Изд-во стандартов, 1995. 52 с.
- Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. Флора сосудистых растений заповедника «Брянский лес». Брянск, 2007. 106 с.
- Елисеенко Е.П., Панасенко Н.Н. Флора усадебных парков Брянской области // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. 2012. Вып. 25. № 3. С. 76–81.
- Емельяшина Е.В., Стрижакова И.В., Андреева М.А., Анищенко Л.Н. Обзор флоры и растительности памятника природы «Добруньские склоны» (Брянская область, Брянский район) // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2016. № 4. С. 93–103.
- Заугольнова Л.Б. Онтогенез ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 34–39.
- Изоткин Д.И., Холенко М.С. Влияние экстрактов из *Fraxinus excelsior* L. и *Fraxinus pennsylvanica* March. на параметры роста кресс-салата // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2020. № 1. С. 54–59.
- Козловский Б. Л., Куропятников М. В., Федоринова О. И. Основы дендрологии: Уч. пособие. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮФУ, 2015. С. 25.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во Моск. университета, 1957. 360 с.
- Овчаренко Л.А., Золотухин А.И. О распространении *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в пойменных лесах степной зоны Балашовского района (Саратовская область) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. науч. конф. Тула, 2003. С. 75–76. [
- Панасенко Н.Н. Флора города Брянска. Брянск: Группа компаний «Десяточка», 2009. С. 97.
- Панасенко Н.Н. Растения-«трансформеры»: признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 17–22.
- Петренко А.М., Полякова О.В., Семенищенков Ю.А., Фейгина Ж.М. К вопросу о реконструкции усадебного парка виллы Д. Сапожкова (Клинцовский район, Брянская область) // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. 2016. № 4. С. 111–121.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. Чёрная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга, ООО «Ваш Домъ», 2019. С. 104–110.
- Рубцов В.И., Савельева З.А. Лиственные интродуценты-лесообразователи североамериканского происхождения в посадках Брянской области // Лесной

- комплекс: состояние и перспективы развития. Междунар. науч.-тех. конф. 19–21 ноября 2008 г. URL: [http://www.science-bsea.bgita.ru/2008/leskomp\\_2008/rubcov\\_list.htm](http://www.science-bsea.bgita.ru/2008/leskomp_2008/rubcov_list.htm)
- Семенищенков Ю.А. Эколого-флористическая классификация как основа охраны флористического и фитоценотического разнообразия: на примере Судость-Деснянского междуречья: Дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2006. 412 с.
- Семенищенков Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ, 2009. 400 с.
- Семенищенков Ю.А. Экологические эффекты в формировании флористического состава и их отражение в синтаксономии пойменных дубрав бассейна Верхнего Днепра // Растительность России, 2020. №39. С. 26–46.
- Семенищенков Ю.А., Лобанов Г.В. Геоэкологические особенности местообитаний пойменных дубрав в долинах рек бассейна Верхнего Днепра // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер.: Науки о Земле. 2019. Т. 64. Вып. 2. С. 328–362.
- Семенищенков Ю.А., Холенко М.С. Искусственные пойменные дубравы и последствия флористических инвазий в них в долине реки Десны и её притоков (Брянская область) // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2020. Мат. межрегион. науч. конф., посвящ. 85-летию Центрально-Чернозёмного государств. природного биосферного заповедника им. проф. В.В. Алёхина, (п. Заповедный, 25 апреля 2020 г.). Курск: Мечта, 2020.
- Холенко М.С., Семенищенков Ю.А., Харин А.В. Разнообразие растительных сообществ, формируемых инвазионным видом *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в речных поймах города Брянска // Разнообразие растительного мира. 2019. № 2 (2). С. 45–58.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Юркевич И.Д., Адериго В.С. Типы и ассоциации ясеневых лесов. Минск, 1973. 256 с.
- Ashley J.A. The effects of seed treatments on germination of dormant *Fraxinus americana* L. and *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. Seeds. Honors Theses. 2000. Paper 86.
- Bonner F.T. *Fraxinus* ash. // Seeds of woody plants in the United States. Technical Coordinator: C.S. Schopmeyer. U. S. Dep. Agric. Agric. Handb., 1974. P. 411–416.
- Bonner F.T. *Fraxinus* Ash // Woody Plant Seed manual. Washington, DC.: US Department of Agriculture, Agriculture Handbook, 2008. P. 537–543.
- Brakie M. Plant Guide for green ash (*Fraxinus pennsylvanica*). USDA-Natural Resources Conservation Service, East Texas Plant Materials Center. Nacogdoches, Texas. 2013. URL: [https://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg\\_frpe.pdf](https://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg_frpe.pdf)
- Burns R.M., Honkala B.H. Silvics of North America. Vol. 1. Conifers. Washington DC: U. S. D. A., 1990. 654 p.
- Csiszár A., Bartha D. Néhány fontos inváziós faj bemutatása. Amerikai kôris. (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) // In: Botond M., Botta-Dukat Z. Biológiai inváziók magyarországon Özönnövények. Budapest: Alapítvány Kiado, 2004. P. 131–142.
- DASIE – Alien Species in Europe // (<http://www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=19475#>). Date of access: 10.04.2020.
- Dirr M.A. Manual of woody landscape plants: their identification, ornamental characteristics, culture, propagation, and uses. Stipes Publishing L.L.c., Champaign, IL., 1998.
- Drescher A., Prots B. European floodplain forests: a case study in Transcarpathia (Zakarpattia), Ukraine // In: Commarmot B., Hamor F.D. (eds). Natural Forests in the Temperate Zone of Europe – Values and Utilisation., Conference 13–17 October 2003, Mukachevo, Ukraine, Proceedings. Birmensdorf, Swiss Federal Research Institute WSL; Rachiv, Carpathian Biosphere Reserve, 2005. P. 440–446.
- Drescher A., Prots B. *Fraxinus pennsylvanica* – an invasive tree species in middle Europe: Case studies from the Danube basin // Contribuții Botanice. 2016. 51. P. 55–69.
- Harvey E., Kennedy Jr. *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. Silvics of North America. Vol. 2. Hardwoods. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook, 1990. P. 348–354.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 10–131.
- McEuen A.B., Curran L.M. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments // Ecology. 2004. 85. P. 507–518.
- Preece J.E., Bates S.A., Van Sambeek J.W. Germination of cut seeds and seedling growth of ash (*Fraxinus* spp.) in vitro // Can. J. For. Res. 1995. 25. P. 1368–1374.
- Schmiedel D., Tackenberg O. Hydrochory and water induced germination enhance invasion of *Fraxinus pennsylvanica* // For. Ecol. Manage. 2013. 304. P. 437–443.
- Twedt D.J., Best C. Restoration of floodplain forests for the conservation of migratory landbirds // Ecological Restoration. 2004. 22 (3). P. 194–203.
- Vicherek J., Antonín V., Danihelka J., Grulich V., Gruna B., Hradílek Z., Řehořek V., Šumberová K., Vampola P., Vágner A. Flora and vegetation at the confluence of the Morava and Dyje rivers. Brno: Masaryk University, 2000. 362 p.
- Wright J.W. Green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) // Silvics of forest trees of the United States. H. A. Fowells, comp. Washington, DC: U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook, 1965. P. 185–190.
- Young J.A., Young C.G. Seeds of woody plants in North America. Revised and enlarged edition. Portland, OR: Dioscorides Press, 1992.

# REPRODUCTIVE POSSIBILITIES OF ALIEN SPECIES *FRAXINUS PENNSYLVANICA* MARSH. IN THE FOREST STANDS OF THE CITY OF BRYANSK

© 2020 Kholenko M.S.\*, Semenishchenkov Yu.A.

I.G. Petrovsky Bryansk State University,  
Bryansk 241036, Russia;  
e-mail: \*[marina.holenko@yandex.ru](mailto:marina.holenko@yandex.ru)

In the natural and urban habitats, the alien North American species green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) has a high reproductive potential. The species is characterized by intensive seed reproduction and the active distribution of seeds. However, their germination requires quite specific conditions, which are found mainly in floodplain ecosystems and occasionally in mesophytic and xerophytic urban habitats. Intensive vegetative renewal allows ash trees to linger in their habitats for a long time, including after disturbances, but it is ineffective for the rapid spread of the species and occupation of new territories.

*F. pennsylvanica* actively penetrates into the natural and semi-natural communities, acts as an edifier and dominant, displaces and (or) prevents the regeneration of species of natural flora. However, these features are not manifested in all habitats, but mainly in the conditions of river valleys, including forest cultures, which have a simplified structure.

Of concern is the possible introduction of *F. pennsylvanica* diaspores into the river floodplains by birds and humans (randomly), as this can lead to the mass distribution of this species with a subsequent threat to the biodiversity of river valleys.

**Key words:** *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., reproductive potential, naturalization, Bryansk oblast.