Сибирский экологический журнал, 5 (2021) 557–568

УДК 581.552:582.866
DOI 10.15372/SEJ20210505

Особенности биологии и экологии лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia* L.) на территории Южного Урала

Л. М. АБРАМОВА, А. Н. МУСТАФИНА, Я. М. ГОЛОВАНОВ, О. Ю. ЖИГУНОВ, И. Е. АНИЩЕНКО, З. Х. ШИГАПОВ

Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195/3
E-mail: abramova.lm@mail.ru

Статья поступила 25.12.2020

После доработки 28.01.2021

Принята к печати 03.02.2021

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты исследования биологических и экологических особенностей инвазионного вида *Elaeagnus angustifolia* L. на территории Южного Урала. Вид активно натурализуется в основном в поймах рек и вокруг прочих водоемов. Внесен в Черную книгу флоры Средней России, Сибири, "черные списки" Среднего Поволжья, Воронежской, Оренбургской и других областей. Общая численность в исследованных ценопопуляциях оценивается в 18–20 тыс. особей. Вид натурализуется в различных типах фитоценозов – от остепненных лугов до галофитных сообществ. Большая часть исследованных ценопопуляций расположены в условиях засушливого климата, с небольшим количеством осадков. Наиболее северные ценопопуляции находятся в более благоприятных природно-климатических условиях. DCA-ординация сообществ выявила ведущие экологические факторы: континентальность климата, увлажнение, кислотность почв, богатство почв азотом, переменность увлажнения. Особи *E. angustifolia* по высоте варьируют от 2 до 8 м. Высокорослые растения отмечены в основном на незасоленных местообитаниях с достаточным увлажнением. Более низкие растения встречаются в засоленных либо сухих местообитаниях. Изучение репродуктивной биологии выявило, что наибольшие показатели по параметрам плодов наблюдаются в ценопопуляциях Аслыкуль, Изобильное, Соль-Илецк, минимальные – в ценопопуляции Татарская Каргала. Регрессионный анализ зависимости доли косточки от массы плода показывает, что с увеличением массы плода доля косточки снижается. Натурализация *E. angustifolia* в поймах рек отрицательно влияет на рост, развитие и возобновление местных лесообразующих видов, что ведет к необратимым последствиям вырождения пойменных лесов.

Ключевые слова: Южный Урал, инвазионный вид, *Elaeagnus angustifolia* L., натурализация, экологические факторы.

Инвазии чужеродных видов в современный период считаются ведущим фактором трансформации природных экосистем [Тишков и др., 1995; Биологические инвазии..., 2004; Гусев, 2012], а наиболее агрессивные (инвазионные) чужеродные виды признаны главной угрозой природному биоразнообразию [Тишков, 2015; Гусев, 2017]. Вселение инвазионных видов приводит к потере флористического разнообразия и вытеснению аборигенных видов [Hejda et al., 2009; Winter et al., 2009; Pysek et al., 2017]. Неконтролируемое расселение агрессивных инвазионных видов нередко может наносить значительный экологи-

© Абрамова Л. М., Мустафина А. Н., Голованов Я. М., Жигунов О. Ю., Анищенко И. Е., Шигапов З. Х., 2021

ческий, социальный и экономический ущерб [Richardson et al., 2000; Тишков, 2004; Виноградова и др., 2010].

В последние десятилетия все чаще наблюдается активная экспансия хозяйственно-ценных растений или животных в результате их преднамеренной интродукции человеком [Чащухин, 2007; Багрикова, 2014; Дгебуадзе, 2014; Abramova, 2019; Стародубцева, 2020]. Их называют "беженцами из культуры" и среди них немало видов-трансформеров – полностью меняющих облик экосистем, в которые они вселяются [Richardson et al., 2000; Pysek et al., 2004; Гельтман, 2006; Панасенко, 2013; Сенатор и др., 2017; Баранова и др., 2018]. Среди растений это прежде всего древесные виды, натурализующиеся в природных местообитаниях. В "Черную книгу флоры Средней России" [Виноградова и др., 2010] включены 5 таких видов, в список наиболее вредоносных растений Европы – около 15 видов [Lambdon et al., 2008]. В группу древесных инвазионных видов, в частности, входит *Elaeagnus angustifolia* L. (Eleagnaceae), активно натурализующийся в поймах рек и вокруг прочих водоемов на юге европейской части России.

На территории России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) произрастает девять видов рода *Elaeagnus* [Черепанов, 1995]. Из дикорастущих видов рода в Оренбургской области (ОО), Республиках Башкортостан (РБ) и Татарстан и Челябинской области отмечен один вид – *Elaeagnus angustifolia* L. [Бакин и др., 2000; Рябинина, Князев, 2009; Куликов, 2010]. Н. Н. Цвелевым [2003] также указывается, что в качестве культивируемого растения (главным образом в лесополосах) данный вид заходит в ОО России. Возник, вероятно, в культуре от *E. oxycarpa* Schrad. – лоха остроплодного [Флора Восточной Европы..., 2004; Куликов, 2005]. Средиземноморско-центральноазитский вид. Ареал вида охватывает Европу, Средиземноморье, Кавказ, Западную Сибирь (юг), Центральную Азию (запад). Светолюбив, солеустойчив, газоустойчив. В пределах своего ареала растет на песках и галечниках по берегам рек, реже по оврагам и обрывам, в тугаях, от равнины до среднегорного пояса.

На территории России *E. angustifolia* является агрессивным инвазионным видом. Внесен в Черную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2010], Сибири [Эбель и др., 2016], "черные списки" Среднего Поволжья [Сенатор и др., 2017], Воронежской [Стародубцева и др., 2014], Оренбургской [Абрамова и др., 2017] и других областей. На Южном Урале встречается главным образом в поймах рек (Дема, Ик, Урал, Сакмара, Илек, Малая Хобда и др.), растет также по берегам озер, встречается по заброшенным садово-огородным участкам, вокруг городов. Поселяясь в речных долинах, лох способен достаточно быстро расселяться, вытесняя местные виды и образуя одновидовые заросли [Pearce, Smith, 2001].

Цель исследования – изучение биологических и экологических особенностей чужеродного вида *E. angustifolia* в связи с его активной натурализацией в последние десятилетия на территории Южного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лох узколистный (*E. angustifolia*) – дерево высотой до 10 м или колючий кустарник из рода лох (*Elaeagnus* L.). Старые ветви красновато-бурые, блестящие. Молодые побеги серебристые. Листья очередные, простые, ланцетовидные, 2–9 см длиной и 0,4–2,5 см шириной, сверху серо-зеленые, снизу серебристые. Цветки колокольчатые, желтые, с сильным ароматом. Плоды округлые или удлиненные, 7–15 мм длиной и 5–10 мм шириной, серебристые, по созреванию желтые, желто-бурые или коричневые, со сладковатой мякотью. Пищевое, дубильное, декоративное растение. Издавна культивируется на Кавказе и в Средней Азии. Плоды являются ценным пищевым продуктом, съедобны в свежем виде, применяются для приготовления компотов и в кондитерской промышленности. В коре и листьях содержатся дубильные вещества, используемые для дубления кож. В цветках содержится масло, представляющее интерес для парфюмерной промышленности. Камедь идет на приготовление красок, используемых в полиграфии и текстильной промышленности. Используется при создании различных типов защитных лесных насаждений, особенно на почвах, подверженных ветровой и водной эрозии [Брежнев, Коровина, 1981].

Объектом исследований стали натурализовавшиеся в степной зоне Южного Ура-

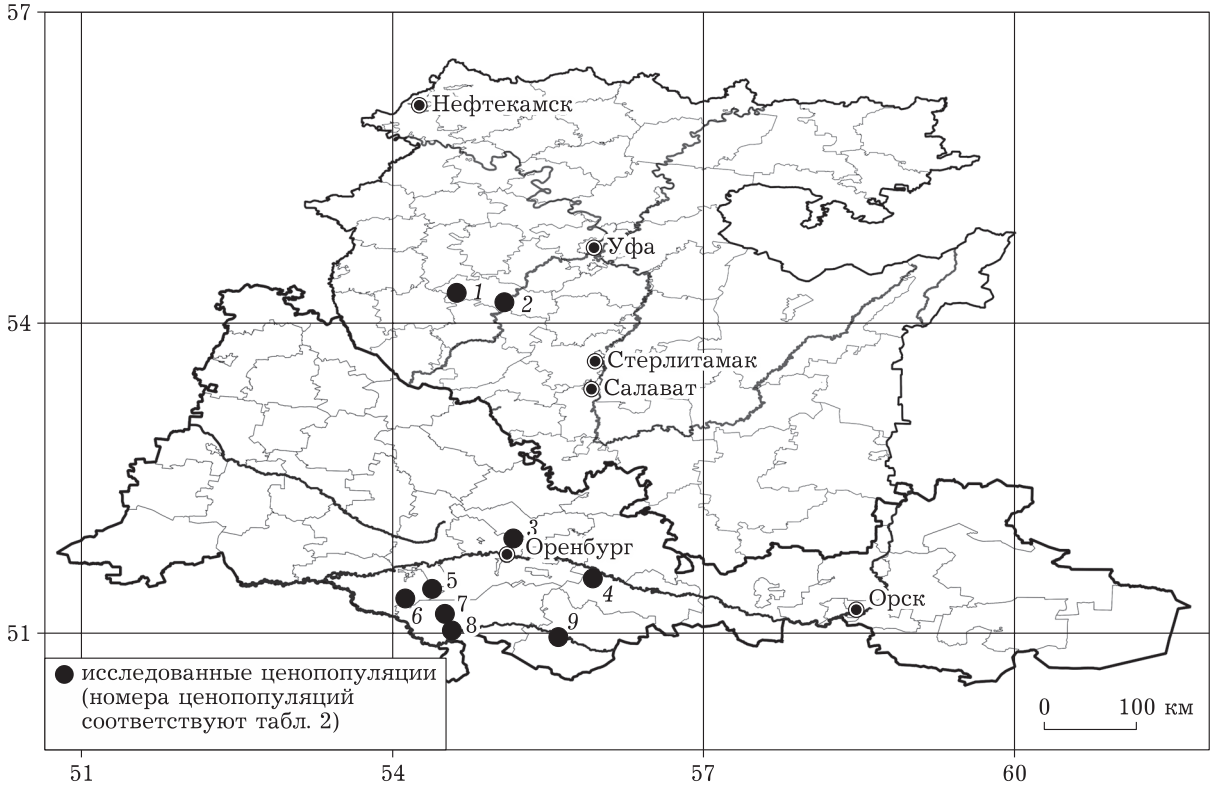

Рис. 1. Схема расположения исследованных ценопопуляций *E. angustifolia* на Южном Урале

ла популяции *E. angustifolia* в пределах одного административного района Республики Башкортостан и пяти – Оренбургской области (рис. 1). В общей сложности исследовано девять ценопопуляций (ЦП).

Согласно табл. 1 большая часть исследованных ценопопуляций расположена в условиях очень засушливого климата (ГТК = 0,6 и меньше), с небольшим среднегодовым количеством осадков (300–350 мм). Наиболее северные ценопопуляции находятся в более благоприятных природно-климатических условиях по температурно-влажностному режиму, но здесь сильные морозы в зимний период могут приводить к обмерзанию молодых побегов. Основным типом почв являются различные варианты черноземов от типичных до южных.

Изучение эколого-биологических особенностей вида и растительных сообществ с участием *E. angustifolia* проводилось в летний полевой сезон 2019 г. В ходе работы выполнены геоботанические описания растительных сообществ, содержащие следующие фитоценотические данные: флористическое разнообразие сообществ, встречаемость и обилие видов, общее проективное покрытие (ОПП) древесного и травяного яруса, высота.

В дальнейшем на основе откорректированной для Южно-Уральского региона шка-

Таблица 1

Ключевые природно-климатические характеристики территории исследований

№ ЦП	Почвы	Среднегодовое количество осадков, мм	Суммы температур воздуха выше +10 °С	Продолжительность безморозного периода, дней	ГТК*
1, 2	Черноземы типичные	400–450	2200	110	0,8
3	Черноземы южные	400–450	2800	130	0,6
4–9	Черноземы южные	300–350	2800	140	0,6

* ГТК – гидротермический коэффициент.

лы Д. Н. Цыганова [Широких, Зверев, 2012] в интегрированной геоботанической системе IBIS [Зверев, 2007] был произведен подсчет средневзвешенных значений экологических факторов. Оценка воздействия комплексных градиентов экологических факторов проводилась с помощью DCA-ординации в программе CANOCO 4.5 [Ter Braak, Smilauer, 2002].

Подбор и закладка пробных площадей выполнялись по общепринятым стандартам и методикам [Гусев, 2004], учитывали взрослые плодоносящие растения, молодой самосев и подрост с диаметром ствола менее 5 см. Семенное возобновление древесных видов выявляли на серии из 30 пробных площадей размером 100 м^2 (10 × 10 м), заложенных в каждой популяции вдоль зарослей лоха узколистного через 10 м. Учитывали следующие популяционные показатели: численность и плотность ценопопуляций, диаметр ствола деревьев. Семенное возобновление на пробных площадках исследовалось по методике А. В. Побединского [1962]. Подрост и самосев учитывали по количеству и росту (мелкий – менее 0,5 м, средний – от 0,5 до 1,0 м, относительно крупный – от 1,0 до 1,5 м, крупный – более 1,5 м).

Для обработки материала использовались стандартные статистические показатели [Сиделев, 2012]. Взаимообусловленность и взаимозависимость структурных частей растений оценивали с помощью множественного регрессионного анализа [Злобин, 2013].

Из репродуктивных показателей определяли длину, ширину, массу плодов и косточек сразу после сбора и массу косточек после года хранения. В каждой популяции собирали по 100 плодов с разных особей, общий объем выборки составил – 900 плодов.

На основе собранных данных вычисляли среднее значение, ошибку среднего, коэффициент вариации (C_v) и размах изменчивости [Зайцев, 1990].

РЕЗУЛЬТАТЫ

E. angustifolia в районе исследований натурализуется в различных типах фитоценозов – от остепненных лугов до галофитных сообществ. Ценозы с участием *E. angustifolia* отнесены нами к пяти типам дериватных (замещающих) сообществ (Д. с.).

1. Д. с. ***Elaeagnus angustifolia*** [**Scorzonero-Juncetalia gerardi**] (Аслыкуль, Линевка, Изобильное) – наиболее характерный тип фитоценозов с участием данного инвазионного вида. Они развиваются на засоленных, увлажненных почвах в поймах рек и по берегам водоемов степной зоны Южного Урала. ОПП древесного яруса колеблется в широких пределах – от 2 до 60 %. Травяной ярус плотный – 85–95 %. Среди характерных видов встречаются галофиты: *Carex diluta* M. Bieb., *Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey., *Festuca regeliana* Pavlov, *Juncus gerardii* Loisel. и др. Подобные ценозы описаны на территории РБ и ОО.

2. Д. с. ***Elaeagnus angustifolia*** [**Molinio-Arrhenatheretea/Scorzonero-Juncetalia gerardi**] (Давлеканово). Данные ценозы описаны единожды в пойме р. Дема на территории РБ. Характерной чертой сообщества является высокая роль злаков в травяном ярусе. Вероятно, сообщества возникли при инвазии *E. angustifolia* в пойменные злаковники. ОПП древесного яруса колеблется в широких пределах – от 5 до 40 %. Травяной ярус плотный – 85–95 %. В травяном ярусе преобладают *Cirsium setosum* (Willd.) Besser, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L. Встречаются также и типичные виды солонцеватых лугов – *Cirsium esculentum*, *Juncus gerardii*.

3. Д. с. ***Elaeagnus angustifolia*** [**Galietalia veri**] (Татарская Каргала). Редко наблюдаются инвазии *E. angustifolia* в фитоценозы остепненных лугов вблизи водоемов. Подобные сообщества отмечены вблизи г. Оренбурга в пойме р. Сакмара. ОПП древесного яруса небольшое – 8–3 %. ОПП травяного яруса – 85 %. Во флористическом составе важную роль играют лугово-степные виды: *Artemisia pontica* L., *Carex praecox* Schreb., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Galium verum* L., *Poa angustifolia* L.

4. Д. с. ***Elaeagnus angustifolia*** [**Molinio-Arrhenatheretea**] (Акбулак, Дмитровский, Буртя). Данное дериватное сообщество является производным от ценозов пойменных лугов южной части степной зоны Южного Урала. ОПП древесного яруса колеблется от 10 до 50 %. Травяной ярус плотный – 90–95 %. Среди характерного травяного яруса можно указать *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.)

P. Beauv., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Equisetum hyemale* L., *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*. Такие сообщества были описаны только на территории южных районов Оренбургской области.

5. Д. с. ***Elaeagnus angustifolia*** [***Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii***] (Соль-Илецк). Как и предыдущие сообщества, данные ценозы отмечаются только в южной части степной зоны региона и приурочены к более сухим, сильно засоленным местообитаниям вблизи небольших рек. ОПП древесного яруса 70 %, травяного – 80 %. Основу ценофлоры сообществ составляют виды солонцов: *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.

DCA-ординация сообществ в пределах исследованных ценопопуляций *E. angustifolia* в экологическом пространстве показана на рис. 2. В данном случае представлены только ведущие экологические факторы. Экологические параметры отдельных ЦП приведены в табл. 2.

Экологические факторы: Kn – континентальность климата, Hd – увлажнение, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH– переменность увлажнения. Нагрузка на оси: Axis 1 – 0,72, Axis 2 – 0,40.

Главная ось 1 DCA-ординации интерпретируется как комплексный градиент кислотности – богатства почв увлажнения. Коэффициенты корреляции экологических параметров с осью: Rc = 0,87; Nt = −0,72; Hd = −0,90. В левой части рисунка сосредоточенны ЦП Аслыкуль и Линевка, расположенные в наиболее увлажненных местообитаниях по берегам озер недалеко от уреза воды (Hd = = 12,4–13), напротив в правой части находятся ЦП Татарская Каргала и Акбулак, приуроченные к более сухим местообитаниям (Hd = = 9–9,4). Местообитания с влажными, богатыми и засоленными почвами характерны для ЦП Аслыкуль, Линевка, Изобильное и Соль-Илецк (Nt = 5,9–6,8; Tr = 8,9–10,3), по продвижении в правую часть рисунка степень засоления и богатство почвы уменьшаются, в то же время нарастает кислотность почв. Так, для ЦП Татарская Каргала характерны относительно сухие (Hd = 9,4), бедные почвенным азотом (Nt = 4,6), кислые (Rc = 8,6) почвы.

Вторую ось DCA-ординации можно интерпретировать как комплексный градиент континентальности – переменности увлажнения. Коэффициенты корреляции экологических параметров с осью: fH= 0,62, Kn = 0,59. В нижней части рисунка в основном сосредоточены ценопопуляции, расположенные в северной

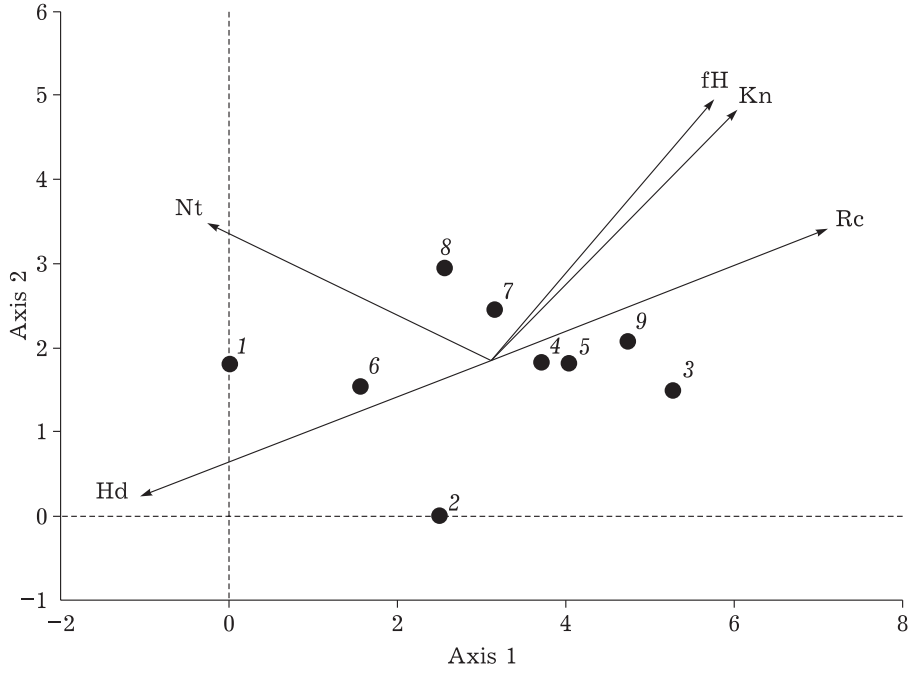

Рис. 2. Ординация сообществ исследованных ценопопуляций *E. angustifolia* в пространстве экологических факторов. *1–9* – номера ценопопуляций (см. табл. 2)

Таблица 2

Оценка экологических параметров местообитаний ценопопуляций *E. angustifolia* с использованием модифицированных экологических шкал Д. Н. Цыганова

№ ЦП	Ценопопуляция	Tm*	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	fH	Lc
1	Аслыкуль	8,2	8,8	7,8	7,4	13,0	9,1	7,5	6,1	7,0	2,9
2	Давлеканово	7,9	9,0	7,7	7,1	11,7	9,0	7,4	6,0	6,6	2,9
3	Татарская Каргала	8,5	9,4	7,4	7,3	9,4	8,8	8,6	4,6	7,4	2,6
4	Дмитровский	8,4	9,1	7,6	7,6	10,6	9,0	8,3	6,2	7,2	3,1
5	Буртя	8,6	9,3	7,7	7,7	10,7	8,4	8,3	5,7	7,0	3,1
6	Линевка	8,4	9,2	7,3	7,4	12,4	9,3	7,8	6,4	7,0	2,6
7	Соль-Илецк	9,0	9,4	7,1	7,9	9,7	10,3	8,3	5,9	7,5	2,4
8	Изобильное	8,4	9,5	7,5	7,2	10,6	8,9	7,9	6,8	7,2	2,6
9	Акбулак	8,8	9,5	7,3	7,7	9,0	9,1	8,8	5,3	7,6	2,6

* Экологические факторы: Tm – термоклиматический, Kn – континентальность климата, Om – аридность-гумидность, Cr – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Tr – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH– переменность увлажнения, Lc – освещенность.

части градиента: ЦП Аслыкуль и Давлеканово (Kn = 8,8–9,0), в верхней – ЦП, расположенные в пределах Оренбургской области в условиях более засушливого климата. Слабопеременным увлажнением отличаются ЦП, расположенные в нижней части рисунка (fH = = 6,6–7,0). ЦП, расположенные в поймах водоемов, вдали от уреза воды, отличаются большими показателями переменности увлажнения (fH= 7,0–7,6).

Таким образом, исследованные ценопопуляции с доминированием *E. angustifolia*, как правило, занимают слабо- или сильнозасоленные влажные местообитания по берегам водоемов. Реже вид натурализуется в незасоленных злаковниках, в поймах рек и на остепненных участках высокой поймы.

Некоторые характеристики исследованных ЦП *E. angustifolia* представлены в табл. 3. Общая численность в исследованных ценопопуляциях оценивается в 18–20 тыс. особей. К многочисленным относятся ЦП Соль-Илецк и Буртя, где более 5 тыс. особей, к малочисленным (около 500 шт.) – ЦП Аслыкуль и Татарская Каргала. Общее проективное покрытие древесного яруса доходит до 70 % (ЦП Соль-Илецк), минимальные показатели в ЦП Аслыкуль и Татарская Каргала. Ценозы

Таблица 3

Некоторые характеристики изученных ценопопуляций *E. angustifolia*

№ ЦП	Численность, шт.	ОПП древесного яруса, %	ОПП травяного яруса, %	Высота древостоя, м	Диаметр ствола, см	Среднее число видов	Сопутствующие древесные виды
1	Около 500	2–10	85–95	2–4	3,6	21	–
2	Более 2 тыс.	5–40	85	2–8	9,1	27	*Malus baccata*, *Populus nigra*, *Salix alba*
3	Около 500	3–8	60–65	2–4,5	7,4	36	–
4	Около 500	10–50	90–95	2–8	8,8	18	*Acer tataricum*, *Ulmus pumila*
5	Около 5 тыс.	65	60	3–8	12,1	20	–
6	1–2 тыс.	60	95	2,5–4,5	7,8	33	–
7	Более 5 тыс.	70	80	2–7	11,0	24	–
8	Более 2 тыс.	60	95	2–7	8,6	39	*Acer negundo*
9	Более 2 тыс.	10	90	3–7	15,4	28	–

часто монодоминантные, изредка в древесном ярусе встречаются *Acer tataricum*, *A. negundo*, *Populus nigra*, *Salix alba*, *Ulmus pumila*. Общее проективное покрытие травяного яруса до 95 %, наименьшие показатели в ЦП Татарская Каргала и Буртя. Высота древостоя в разных ЦП варьирует от 2 от 8 м. Среднее число видов (видовое богатство) в описаниях – от 18 до 39, в зависимости от местообитания.

Усредненные показатели высоты особей *E. angustifolia* представлены на рис. 3. Самые высокие экземпляры обнаружены в ЦП Буртя, где достаточное увлажнение и низкий травяной ярус. Особи с минимальной средней высотой отмечены в северной малочисленной ЦП Аслыкуль, что связано, по-видимому, с недавним началом натурализации вида и слабой морозоустойчивостью (обмерзанием) растений. Высокорослые растения встречены в основном на незасоленных или слабозасоленных местообитаниях с достаточным увлажнением. Более низкие растения встречаются в засоленных либо сухих местообитаниях.

К одним из информативных параметров при изучении инвазионных видов относится показатель плотности (табл. 4). Наибольшая плотность деревьев выявлена в ЦП Соль-Илецк (10,6 шт./100 м^2), где максимальное проективное покрытие древесного яруса составляет 70 %. Здесь близко соотношение взрослых особей и молодой поросли до 50 см. Вероятно, данная закономерность связана с особенностями субстрата (высокая

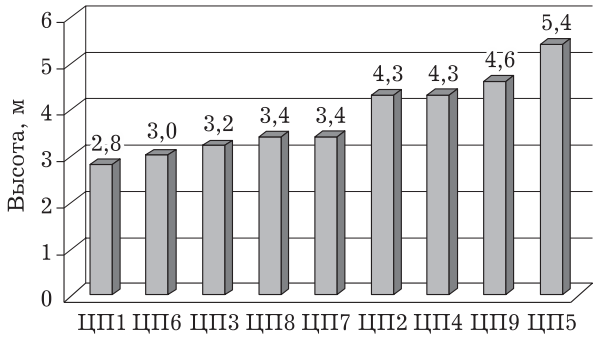

Рис. 3. Средние данные по высоте особей *E. angustifolia* в ценопопуляциях. Номера ЦП соответствуют табл. 2

плотность особей отмечается в наиболее засоленных местообитаниях). Наименьшая плотность в ЦП Акбулак (4,4 шт./100 м^2). Здесь особи имеют максимальный диаметр ствола (15,4 см) и низкое проективное покрытие древесного яруса (10 %). В данной ЦП нами не обнаружены проростки и молодые особи. Возможно, это связано с тем, что данная ЦП расположена в местообитаниях с переменным увлажнением. В целом больший средний диаметр ствола отмечен у особей южных ценопопуляций (Акбулак, Буртя, Соль-Илецк), а минимальный – 3,6 см – в ЦП Аслыкуль, из чего мы делаем вывод, что эта ценопопуляция – самая молодая из всех исследованных и состоит преимущественно из подроста, взрослые плодоносящие особи в ней составляют менее половины.

Представленность молодых особей *E. angustifolia* в ценопопуляциях имеет важное

Таблица 4

Средние значения численности *E. angustifolia* в изученных ценопопуляциях

Ценопопуляция	Взрослые особи, шт.		1–1,5 м, шт.		50 см$^{-1}$ м, шт.		до 50 см, шт.		Средняя плотность на 100 м^2, шт.
	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %	$M \pm m$	C_v, %	
Аслыкуль	3,1 ± 0,28	55,0	1,1 ± 0,14	33,1	1,4 ± 0,14	46,1	3,3 ± 0,62	59,0	8,9
Давлеканово	2,6 ± 0,24	53,9	1,3 ± 0,18	55,6	1,6 ± 0,35	94,1	1,6 ± 0,17	45,2	7,1
Татарская Каргала	2,9 ± 0,24	50,8	1,6 ± 0,27	79,2	1,2 ± 0,23	67,6	1,0 ± 0,00	0,0	6,7
Дмитровский	2,0 ± 0,12	37,5	1,8 ± 0,26	52,4	1,3 ± 0,21	38,7	1,0 ± 0,00	0,0	6,1
Буртя	4,2 ± 0,26	38,9	1,6 ± 0,37	62,1	1,2 ± 0,20	37,3	2,7 ± 0,53	54,1	9,7
Линевка	4,1 ± 0,19	28,6	1,2 ± 0,10	33,9	1,3 ± 0,18	38,0	2,4 ± 0,81	133,1	9,0
Соль-Илецк	3,9 ± 0,25	40,1	1,8 ± 0,26	63,4	1,6 ± 0,27	66,0	3,3 ± 1,07	111,0	10,6
Изобильное	2,9 ± 0,24	49,8	1,8 ± 0,25	56,9	1,8 ± 0,21	51,3	1,5 ± 0,17	43,6	8,0
Акбулак	3,4 ± 0,19	34,1	1,0 ± 0,00	0,0	–	–	–	–	4,4
Среднее, шт./100 м^2	3,2		1,5		1,3		1,9		

значение, так как показывает степень самовозобновления ценопопуляций. Самосев и подрост вида до 50 см, как правило, еще не сформировали типичный для вида облик, представлен имматурным или начальным виргинильным возрастными состояниями, возраст растений до 3–5 лет. Особи до 1 м виргинильные, возрастом до 7–8 лет. Особи 1–1,5 м, еще не успевшие вступить в генеративное состояние, виргинильные, реже молодые генеративные, возрастом до 10–12 лет. Взрослые деревья имеют диаметр ствола более 6 см и высоту 2–8 м, женские деревья обильно плодоносят. Максимум молодых особей отмечен в ЦП Аслыкуль и Соль-Илецк, особи до 1 м полностью отсутствовали в ЦП Акбулак, где возобновление снижено из-за сухости местообитания. Максимальное участие взрослых деревьев *E. angustifolia* выявлено в ЦП Буртя и Линевка, а также Соль-Илецк, возможно, это наиболее старые из очагов инвазии лоха узколистного.

Для оценки состояния ценопопуляций наряду с другими критериями большое значение имеют данные по репродуктивной биологии, в частности параметры плодов и их изменчивость, представленные в табл. 5. По всем параметрам приведены усредненные показатели.

Наибольшие значения по параметрам плодов наблюдаются в ЦП Аслыкуль, расположенной в северной части исследованного градиента с наиболее благоприятными климатическими условиями по увлажнению. Также в этой ЦП максимальные значения по параметру длина косточки – 11,9 мм. Возможно, величина плода также связана с более молодым возрастом особей в этой ценопопуляции, так как молодые растения образуют меньшее число более крупных плодов. По весовым параметрам косточек и их ширине лидируют ЦП Изобильное и Соль-Илецк. Обе ЦП крупные, произрастают в хорошо увлажненных местах по берегам рек. Минимальные значения по параметрам плода отмечены в ЦП Татарская Каргала, которая расположена вдали от водоемов. Наименьшие значения по длине, ширине косточек, а также их массе выявлены в ЦП Давлеканово, расположенной в пределах городской черты в условиях умеренного антропогенного воздействия, вдали от водоема и в северной части градиента исследований. Видимо, увлажнение является определяющим фактором для формирования репродуктивной сферы. Соотношение показателя длины к ширине плода выявило незначительные различия между ЦП. Во всех

Таблица 5

Параметры семенной продуктивности *E. angustifolia*

Параметр	Длина плода, мм	Ширина плода, мм	Масса плода, мг	Длина косточки, мм	Ширина косточки, мм	Масса косточки сразу после сбора, мг	Масса косточки после года хранения, мг
				Аслыкуль			
$M \pm m$	12,7 ± 0,17	8,6 ± 0,08	0,533 ± 0,01	11,9 ± 0,20	4,5 ± 0,03	0,160 ± 0,00	0,105 ± 0,00
C_v, %	13,6	9,3	19,4	16,9	7,3	19,6	15,8
				Давлеканово			
$M \pm m$	10,6 ± 0,09	7,4 ± 0,06	0,315 ± 0,01	9,3 ± 0,08	3,9 ± 0,04	0,117 ± 0,00	0,093 ± 0,00
C_v, %	8,0	7,7	18,8	9,1	10,2	19,2	16,8
				Татарская Каргала			
$M \pm m$	10,3 ± 0,08	6,7 ± 0,07	0,285 ± 0,01	9,5 ± 0,08	4,3 ± 0,04	0,139 ± 0,00	0,115 ± 0,00
C_v, %	7,4	11,0	26,9	8,8	9,5	19,1	14,1
				Соль-Илецк			
$M \pm m$	11,7 ± 0,07	8,2 ± 0,11	0,485 ± 0,01	10,7 ± 0,08	4,8 ± 0,04	0,188 ± 0,00	0,153 ± 0,00
C_v, %	5,9	13,2	26,4	7,4	8,2	17,8	16,0
				Изобильное			
$M \pm$ m	10,9 ± 0,07	7,5 ± 0,06	0,373 ± 0,01	10,1 ± 0,09	4,8 ± 0,03	0,197 ± 0,00	0,153 ± 0,00
C_v, %	6,8	7,9	19,2	8,7	6,8	23,4	14,0
Среднее значение	11,2 ± 0,13	7,7 ± 0,12	0,398 ± 0,01	10,3 ± 0,16	4,5 ± 0,06	0,160 ± 0,00	0,124 ± 0,00

ЦП данный индекс равен 1,4, за исключением ЦП Татарская Каргала (1,5). Соотношение показателя длины к ширине косточки, напротив, показало большие различия. Максимальный индекс отмечен в ЦП Аслыкуль (3,3), минимальный – в ЦП Изобильное (1,9).

Оценка изменчивости морфометрических признаков показала, что для всех признаков плодов характерно нормальное варьирование (5,9–26,9 %).

Одна из важных задач при изучении морфогенеза особей растений состоит в оценке взаимообусловленности и взаимозависимости формирования структурных частей растений. Такая взаимообусловленность может существовать или отсутствовать между какой-то парой признаков. Оценить это можно с помощью регрессионного анализа в рамках морфометрии. Степень тесноты связи между показателями оценивают с помощью коэффициента корреляции (R), который принимает значения от 0 до 1. Малое значение коэффициента свидетельствует о слабой связи, а значение, близкое к единице, показывает сильную связь и часто позволяет предположить о наличии причинно-следственной связи.

Проведенный множественный регрессионный анализ для *E. angustifolia* (рис. 4) показал, что коэффициент корреляции $R = 0{,}607$ статистически достоверен при уровне $p < 0{,}00$, что говорит о средней зависимости между результативными и факторными показателями. Долю влияния факторов, включенных в многофакторную корреляционную модель, на результативный показатель можно установить с помощью коэффициента детерминации (R_2), который равен 0,368, из чего следует, что доля косточки на 36,8 % зависит от массы плода и на 63,2 % от не учтенных в анализе факторов. Зависимость признаков не является тесной, поэтому возможны ценные в практическом плане вариации снижения массы косточки для более крупных плодов. Регрессионный анализ зависимости доли косточки от массы плода показывает, что с увеличением массы плода доля косточки снижается (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в Республике Башкортостан и Оренбургской области инвазионный вид *Elaeagnus angustifolia* произрастает в пяти типах дериватных сообществ: *Elaeagnus angustifolia* [Scorzonero-Juncetalia gerardi], *Elaeagnus angustifolia*

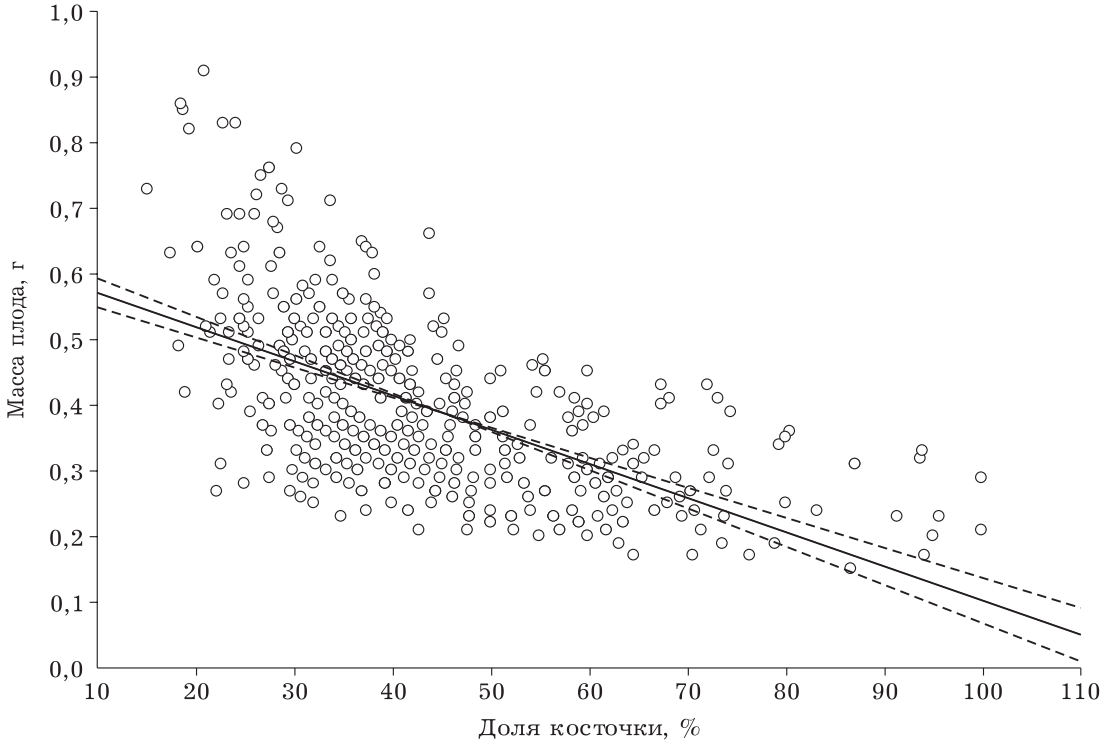

Рис. 4. Зависимость доли косточки от массы плода *E. angustifolia*

[Molinio-Arrhenatheretea/Scorzonero-Juncetalia gerardi], *Elaeagnus angustifolia* [Galietalia veri], *Elaeagnus angustifolia* [Molinio-Arrhenatheretea] и *Elaeagnus angustifolia* [Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii]. Исследованные ценопопуляции с доминированием *E. angustifolia*, как правило, занимают слабо- или сильнозасоленные влажные местообитания по берегам водоемов, реже – луговые сообщества в удалении от водоемов или остепненные участки высокой поймы. С помощью DCA-ординации сообществ определены ведущие экологические факторы: кислотность и богатство почв, увлажнение и переменность увлажнения, засоление.

Общая численность вида в исследуемых ценопопуляциях оценивается в 18–20 тыс. особей. Проективное покрытие древесного яруса, состоящего преимущественно из растений *E. angustifolia* разного возраста, доходит до 70 %, проективное покрытие травяного яруса – до 95 %. Высота особей *E. angustifolia* варьирует в разных ЦП от 2 до 8 м. Самые высокие экземпляры обнаружены в ЦП Буртя, минимальные – в северной ЦП Аслыкуль. Наибольшая плотность деревьев выявлена в многочисленной ЦП Соль-Илецк (10,6 шт./100 м^2), произрастающей в засоленных пойменных местообитаниях, наименьшая – в ЦП Акбулак (4,4 шт./100 м^2). Высокорослые растения и максимальные показатели по плотности встречаются в незасоленных увлажненных местообитаниях и, наоборот, в слабозасоленных и сухих местах выявлена низкорослость и разреженность особей по плотности, а также низкое участие самосева и подроста. Изучение семенной продуктивности показало, что максимальные показатели параметров плодов и косточек имеют ЦП Аслыкуль, Изобильное и Соль-Илецк, произрастающие в хорошо увлажненных местообитаниях, в удалении от водоемов показатели величины и массы плодов снижаются. Для всех признаков плодов характерно нормальное варьирование (5,9–26,9 %). Минимальные значения по параметрам плода отмечены в ЦП Татарская Каргала и Давлеканово, расположенные вдали водоемов. Регрессионный анализ выявил, что с увеличением массы плода наблюдается снижение доли косточки.

Исследования показали, что в последние десятилетия *E. angustifolia* расширяет вторичный ареал в Южно-Уральском регионе. Распространение *E. angustifolia* вызывает нежелательное "флористическое загрязнение" пойменных древесных фитоценозов, в результате чего меняется состав древостоя с образованием чистых или почти чистых насаждений инвазионного вида. Необходим дальнейший мониторинг расселения вида в регионе Южного Урала.

ВЫВОДЫ

1. Инвазионный вид *Elaeagnus angustifolia* в Республике Башкортостан и Оренбургской области встречается в пяти типах дериватных сообществ, относящихся к классам галофитной (**Scorzonero-Juncetalia gerardi** и ***Artemisio santonicae-Limonietalia gmelinii***) и луговой (**Molinio-Arrhenatheretea** и **Galietalia veri**) растительности.

2. Распределение сообществ в пространстве экологических факторов выявило ведущую роль кислотности и богатства почв, увлажнения и переменности увлажнения, засоления.

3. На сегодняшний день общая численность вида в исследуемых ценопопуляциях насчитывает порядка 18–20 тыс. особей.

4. Показатель проективного покрытия древесного яруса достигает 70 %, при высоте растений *E. angustifolia* 2–8 м. Травяной покров плотный, его проективное покрытие составляет до 95 %. Максимальная плотность особей выявлена в ЦП Соль-Илецк (10,6 шт./100 м^2), минимальная – в ЦП Акбулак (4,4 шт./100 м^2). Диаметр ствола варьирует от 3,6 до 15,4 см.

5. Определяющим фактором формирования репродуктивной сферы *E. angustifolia* является характер увлажнения. Ценопопуляции Аслыкуль, Изобильное, Соль-Илецк, произрастающие вблизи водоемов, имеют максимальные значения многих параметров.

6. В последние десятилетия происходит активная экспансия вида в степной зоне Южного Урала. *E. angustifolia* активно натурализуется в пойменных лесах по берегам различных водоемов. Необходим дальнейший мониторинг расселения вида в регионе Южного Урала.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. М., Голованов Я. М., Хазиахметов Р. М. Инвазивные растения Оренбургской области // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. 2017. № 1 (63). С. 184–186.

Багрикова Н. А. Интродукция древесных и кустарниковых растений в Никитском ботаническом саду и их натурализация на территории Крымского полуострова // Живые и биокосные системы. 2014. Вып. 7. С. 9.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.

Баранова О. Г., Щербаков А. В., Сенатор С. А., Панасенко Н. Н., Сагалаев В. А., Саксонов С. В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. 12, № 4. С. 4–22.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.

Брежнев Д. Д., Коровина О. Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л.: Колос, 1981. С. 327.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Изд-во ГЕОС, 2010. 503 с.

Гельтман Д. В. О понятии "инвазионный вид" в применении к сосудистым растениям // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 8. С. 1222–1232.

Гусев А. П. Растительные инвазии и индикация экологического состояния ландшафта // Вестн. Тюм. гос. ун-та. Экология и природопользование. 2012. № 12. С. 181–188.

Гусев А. П. Ландшафтно-экологический анализ распространения чужеродных видов-трансформеров в природно-антропогенных ландшафтах (юго-восток Беларуси) // Рос. журн. прикл. экологии. 2017. № 2 (10). С. 47–51.

Гусев Н. Н. Справочник лесоустроителя. М.: ВНИИЛМ, 2004. 328 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. Т. 7, № 1. С. 2–8.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.

Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: Изд-во ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.

Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Универ. книга, 2013. 439 с.

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

Куликов П. В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 970 с.

Панасенко Н. Н. Растения-"трансформеры": признаки и особенности выделения // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 17–22.

Побединский А. В. Изучение лесовосстановительных процессов. Красноярск: Кн. изд-во, 1962. 63 с.

Рябинина З. Н., Князев М. С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 758 с.

Сенатор С. А., Саксонов С. В., Васюков В. М., Раков Н. С. Инвазионные и потенциально инвазионные растения Среднего Поволжья // Рос. журн. биол. инвазий. 2017. № 1. С. 57–69.

Сиделев С. И. Математические методы в биологии и экологии: введение в элементарную биометрию: учеб. пособие. Ярославль: ЯрГУ, 2012. 140 с.

Стародубцева Е. А. Ценотическая роль *Robinia pseudoacacia* L. в растительных сообществах Воронежского заповедника // Разнообразие раст. мира. 2020. № 2 (5). С. 14–28.

Стародубцева Е. А., Морозова О. В., Григорьевская А. Я. Материалы к "Черной книге Воронежской области" // Рос. журн. биол. инвазий. 2014. Т. 7, № 2. С. 133–149.

Тишков А. А. Эколого-географическая оценка последствий вступления России во Всемирную Торговую Организацию (ВТО) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2004. № 4. С. 7–18.

Тишков А. А. Биогеография антропоцена Северной Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2015. № 6. С. 7–23.

Тишков А. А., Масляков В. Ю., Царевская Н. Г. Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия) // Изв. РАН. Сер. геогр. 1995. № 4. С. 74–85.

Флора Восточной Европы / отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. Т. XI. 536 с.

Цвелев Н. Н. О родах *Eleagnus* и *Hippophaë* (Eleagnaceae) в России и сопредельных государствах // Ботан. журн. 2003. Т. 87, № 11. С. 74–86.

Чащухин В. А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. 133 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Широких П. С., Зверев А. А. Некоторые результаты коррекции экологических шкал в системе Д. Н. Цыганова для Южно-Уральского региона // Сб. ст. и лекций IV Всерос. шк.-конф. "Актуальные проблемы геоботаники" (1–7 октября 2012 г.). Уфа: МедиаПринт, 2012. С. 551–556.

Эбель А. Л., Куприянов А. Н., Стрельникова Т. О., Анкипович Е. С., Антипова Е. М., Антипова С. В., Буко Т. Е., Верхозина А. В., Доронькин В. М., Ефремов А. Н., Зыкова Е. Ю., Кирина А. О., Ковригина Л. Н., Ламанова Т. Г., Михайлова С. И., Ноженков А. Е., Пликина Н. В., Силантьева М. М., Степанов Н. В., Тарасова И. В., Терехина Т. А., Филиппова А. В., Хрусталева И. А., Шауло Д. Н., Шереметова С. А. Черная книга флоры Сибири. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.

Abramova L. M., Agishev V. S., Khaziakhmetov R. M. Immigration of *Acer negundo* L. (Aceraceae) into the floodplain forests of the northwest of Orenburg oblast // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10, N 3. P. 199–204.

Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 393–403.

Lambdon P. W., Pyšek P., Basnou C., Arianoutsou M., Essl F., Hejda M., Jarošnk V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy David, Hulme P. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. P. 101–149.

Pearce Ch. M., Smith D. G. Plains cottonwood's last stand: can it survive invasion of russian olive onto the Milk

river, Montana floodplain? // Environmental Management. 2001. Vol. 28, N 5. P. 0623–0637.
Pysek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L. A., Barcelona J. F., Cabezas F. J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaco N., Chacyn E., Chatelain C., Dullinger S., Ebel A. L. Naturalized and invasive alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // Preslia. 2017. Vol. 89. P. 203–274.
Pysek P., Richardson D. M., Rejmanek M., Webster G. L., Williamson M., Kirschner J. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // Taxon. 2004. Vol. 53, N 1. P. 131–143.
Richardson D. M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
Ter Braak C. J. F., Smilauer P. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca: Microcomputer Power, 2002. 500 p.
Winter M., Schweiger O., Klotz S., Nentwig W., Andriopoulos P., Arianoutsou M., Basnou C., Delipetrou P., Didžiulis V., Hejda M., Hulme P. E., Lambdon P. W., Pergl J., Pyšek P., Roy D. B., Kühn I. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora // Proc. Natl. Acad Sci. USA. 2009. Vol. 106. P. 21721–21725.

Features of biology and ecology of *Elaeagnus angustifolia* L. in the South Urals

L. M. ABRAMOVA, A. N. MUSTAFINA, Ya. M. GOLOVANOV, O. Yu. ZHIGUNOV, I. E. ANISHCHENKO, Z. KH. SHIGAPOV

South Ural Botanical Garden-Institute of UFRC RAS
450080, Ufa, Mendeleev str., 195/3
E-mail: abramova.lm@mail.ru

The results of the study of biological and ecological features of the invasive species *Elaeagnus angustifolia* L. in the territory of the South Urals are given. The species is actively naturalized mainly in river floodplains and around other reservoirs. It is included in the Black Book of flora of Central Russia, Siberia, "black lists" of the Middle Volga region, Voronezh, Orenburg and other regions. The total number in the investigated coenopulations is estimated at 18–20 thousand individuals. The species is naturalized in various types of phytocoenoses – from steeped meadows to halophytic communities. Most of the investigated coenopulations are located in an arid climate, with little precipitation. The northernmost coenopopulations are in more favorable natural and climatic conditions. DCA-ordination of communities revealed leading environmental factors: continental climate, humidification, soil acidity, rich soils with nitrogen, moisture variability. Individuals of *E. angustifolia* vary in height from 2 to 8 m. Tall plants are noted mainly on unsalted habitats with sufficient humidification. Lower plants are found in saline or dry habitats. The study of reproductive biology revealed that the greatest indicators for the parameters of fruits are observed in the coenopulations Aslykul, Izobilnoye, Sol-Iletsk, the minimum – in the coenopulation Tatar Kargala. Regression analysis of the dependence of the bone fraction on the fetal mass shows that with an increase in fetal mass, a decrease in the bone fraction is observed. The naturalization of *E. angustifolia* in river floodplains negatively affects the growth, development and resumption of native forest-forming species, which leads to irreversible consequences of the degeneration of floodplain forests.

Key words: South Ural, invasive species, *Elaeagnus angustifolia* L., naturalization, environmental factors.