

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

© 2023 Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р.*, Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Крюкова А.В.

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения УФИЦ РАН, Уфа, 450080, Россия
e-mail: *rogoznikovadr@gmail.com

Поступила в редакцию 22.12.2022. После доработки 13.02.2023. Принята к публикации 23.02.2023

Проанализированы распространение, морфометрические и популяционные характеристики инвазионного вида *Lupinus polyphyllus* Lindl. в Республике Башкортостан. Выявлено 25 локалитетов вида и обследованы 11 инвазионных популяций в 5 районах республики. Показано, что основным вектор инвазии *L. polyphyllus* – уход вида из садовой культуры, менее распространено спонтанное расселение вида по автомобильным дорогам. Плотность растений *L. polyphyllus* в ценопопуляциях составляет от 4.3 до 14.5 экз./м². Надземная биомасса вида может достигать 1 кг и более с 1 м². Доля вида в сообществе колеблется от 55.1 до 88.8%, то есть вид доминирует в большинстве сообществ. При вселении в луговые фитоценозы образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. Установлено, что максимальные значения параметров характерны для популяций, произрастающих в более благоприятных по влагообеспеченности условиях. Наиболее высокие показатели параметров отмечены в ценопопуляциях Булат-Елга, Чангакуль, минимальные – в ценопопуляциях Нефтекамск, Уразаево. 1 генеративный побег даёт от 13 до 95 шт. плодов и от 56 до 760 шт. семян, общая продуктивность 1 растения достигает 4543 шт. семян. Виталитетная оценка показала, что четыре ценопопуляции – процветающие, одна – равновесная, шесть – депрессивные. Прогнозируется увеличение числа локалитетов *L. polyphyllus* в Предуралье РБ в ближайшие годы.

Ключевые слова: *Lupinus polyphyllus* Lindl., инвазионный вид, ценопопуляция, морфометрические параметры, изменчивость, виталитет.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-02-15

Введение

Предотвращение биологических инвазий чужеродных видов является актуальной экологической задачей современного периода. Ботанические сады, питомники, сельскохозяйственные угодья, дачные и приусадебные участки рассматриваются как возможные места одичания растений из культуры и возникновения очагов распространения инвазионных видов [Виноградова и др., 2010; Абрамова и др., 2021]. В Республике Башкортостан (РБ) одичание декоративных растений – довольно распространённое явление. К числу «беглецов из культуры» можно отнести *Acer negundo* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Heraclеum sosnowskyi* Manden., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Solidago canadensis* L. и др. [Абрамова, 2014]. Ярким примером натурализации декоративных растений является вселение в природные сообщ-

ества республики *Lupinus polyphyllus* Lindl. (люпина многолистного).

Lupinus polyphyllus – многолетнее поликарпическое растение. Стебли мощные, прямостоячие, высотой 50–150 см, почти голые или слабоопушённые. Листья очерёдные, пальчато-сложные, с 10–15 узколанцетными листочками шириной 1–2 см, черешок длинный. Прилистники шиловидные, опушённые, сросшиеся с черешком. Соцветие – верхушечная кисть, с многочисленными цветками. Венчик в 3 раза длиннее чашечки, белого, розового, синего или фиолетового цвета. Бобы многочисленные, плоские, в зрелом состоянии чёрные, густо опушённые седыми прижатыми волосками. Семена овальные, тёмно-коричневые или чёрные. Естественный ареал распространения – западная часть Северной Америки [Виноградова и др., 2010].

В Европу *L. polyphyllus* завезён как декоративная культура в 1826 г. В некоторых странах в конце XIX в. уже отмечен как «беглец из культуры» [Nylander, 1971; Hegi, 1964]. В России первый гербарный сбор *L. polyphyllus* из культуры датирован 1914 г. Первые отметки как натурализовавшегося растения приходятся на 1921 г. (в Ярославской обл.). В настоящее время активно расселяется во многих областях европейской части Российской Федерации (РФ) и Сибири [Виноградова и др., 2010, Чёрная книга..., 2016]. В Европейской России отмечен в 40 областях, натурализовался в 34 из них. В Сибири распространён в юго-западных регионах. На Дальнем Востоке находки люпина на данный момент времени единичны: одичавшим вид встречен на Камчатке и Сахалине [Виноградова и др., 2021].

В настоящее время люпин многолистный является одним из наиболее агрессивных видов Европы [Lambdon et al., 2008; Nentwig et al., 2018; Schulze-Brüninghoff et al., 2020] и других регионов мира [Виноградова и др., 2014; Vetter et al., 2019]. Наибольшее распространение вид получил в северных европейских странах – Швеции, Норвегии, Польше, Германии, странах Балтии [Gudzinskas, 1999, 2005; Elven, Fremstad, 2000; Tyler et al., 2015], а также в северных регионах России, преимущественно в лесной зоне [Лебедева, 2015; Меньшакова, 2015; Костина, 2020]. Нередок также в средней полосе России [Виноградова и др., 2010], может произрастать вплоть до тундровой зоны [Бялт, Егоров, 2019]. Во многих странах вид выращивался как фуражная, улучшающая почву или почвоукрепляющая культура, особенно для придорожных откосов, что способствовало его расселению. Люпин многолистный сегодня широко натурализовался по рекам, лугам, откосам автомобильных и железных дорог, рудеральным местам, вырубкам [Otte et al., 2002; Mossberg, Stenberg, 2004; Otte, Maul, 2005; Fremstad, 2010; Follak et al., 2018]. Отмечено негативное влияние люпина многолистного на видовой состав и функции луговых растительных сообществ [Hansen et al., 2021].

Изучению различных особенностей биологии *L. polyphyllus* (биоморфологии, биологии цветения и плодоношения, семенной

продуктивности и др.) посвящены многие работы [Aniszewski et al., 2001; Виноградова и др., 2012, 2014; Babich et al., 2014; Антипина, Платонова, 2015; Лебедева, 2015; Меньшакова, 2015; Абрамова и др., 2016; Рогожникова, Абрамова, 2016; Молокова и др., 2019; Ramula, Kalske, 2020; Jurkonienė et al., 2021; Osipova et al., 2021; и др.].

Люпин многолистный включён в «Чёрную книгу флоры Средней России» [Виноградова и др., 2010], Чёрную книгу флоры Сибири [2016], «Чёрную книгу флоры Республики Башкортостан» [Абрамова и др., 2021] и других регионов РФ.

В РБ первая природная находка *L. polyphyllus* датирована 1994 г. в Татышлинском районе. В настоящее время вид выявлен в 4 районах бореально-лесной зоны, в 4 районах широколиственно-лесной зоны, в 2 районах лесостепной зоны и в 2 районах степной зоны [Мулдашев и др., 2017; Абрамова и др., 2021]. В Башкортостане вид имеет 2-й инвазионный статус.

Цель работы – выявить эколого-биологические и популяционные характеристики и современное распространение *L. polyphyllus*, внедряющегося в природные экосистемы РБ.

Материал и методы

В 2015–2019 гг. проведено обследование одиннадцати ценопопуляций (ЦП) *L. polyphyllus* в 5 районах РБ. Ценопопуляции названы по близлежащему населённому пункту. Для изучения популяционных характеристик в каждой из ЦП на трансекте через 5 м закладывалось 10 пробных площадок размером 1 м². Определялись ведущие популяционные характеристики: плотность особей, наземная биомасса инвазионного вида и общая наземная биомасса сообщества (в сыром виде) [Злобин и др., 2013].

Во всех ЦП выполнены геоботанические описания сообществ по методу Ж. Бранун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964] с применением дедуктивного метода Копечки – Гейни [Корецьку, Hejny, 1978].

В качестве учётной единицы принимали особь среднегенеративного онтогенетического состояния. Ввиду того, что вид появился на территории РБ относительно недавно, он

не образует очень плотные заросли и поэтому видно чёткое разделение особей в ценопопуляциях. У вида преобладает семенное размножение. Изучение морфометрии проводилось согласно методу В.Н. Голубева [1962] на 25 средневозрастных генеративных особях. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения во всех ценопопуляциях по 16 морфометрическим параметрам, а также в фазе плодоношения в 6 ценопопуляциях по 8 показателям семенной продуктивности и параметров семян по общепринятой методике [Вайнагий, 1974].

Методика оценки виталитетного состава была основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались растения средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляций. Предварительно были проведены факторный и корреляционный анализы, которые позволили выделить детерминирующий комплекс биометрических признаков. Были составлены виталитетные спектры, от-

ражающие соотношения растений высшего (а), промежуточного (b) и низшего (с) классов виталитета [Злобин и др., 2013], а также определён индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы: процветающие, равновесные, депрессивные.

Многомерный анализ проводили по программе Statistica 6,1 для 11 выборок [Кулаичев, 1996; Халафян, 2008]. В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию, выраженную расстоянием Махаланобиса. В кластерном анализе в качестве меры различия выборок использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу «одиночной связи» [Песенко, 1982]. Статический анализ провели в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей. При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения, среднее квадратичное отклонение, коэффициенты вариации [Зайцев, 1990].

Результаты исследований

Современное распространение *L. polyphyllus* в РБ представлено на рисунке 1. Вид

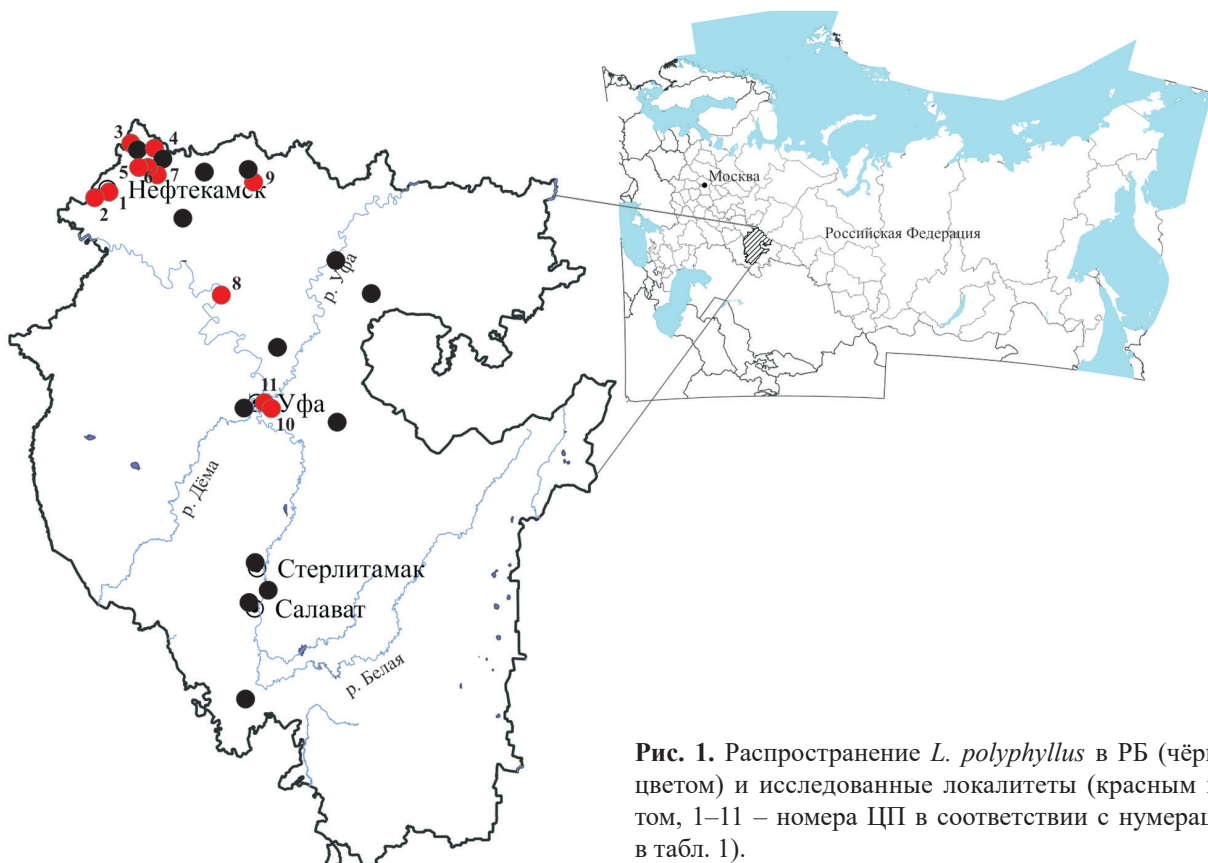


Рис. 1. Распространение *L. polyphyllus* в РБ (чёрным цветом) и исследованные локалитеты (красным цветом, 1–11 – номера ЦП в соответствии с нумерацией в табл. 1).

растёт по берегам рек, обочинам дорог, на лугах, изредка как сорное растение в посевах, активно дичает и «уходит» из культуры. При вселении в луговые сообщества становится доминантом и образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*] с двумя вариантами [Голованов, Абрамова, 2019].

Согласно таблице 1, большинство из исследованных ценопопуляций *L. polyphyllus* характерны для варианта *Convolvulus arvensis* дериватного сообщества *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. Сообщества данного варианта представлены на залежах, оставшихся после посевов многолетних кормовых трав, а также на заброшенных садово-огородных участках, что отражается в присутствии в них высокой доли синантропных видов растений: *Arctium tomentosum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Convolvulus arvensis*, *Galega orientalis*, *Sonchus arvensis*, *Urtica dioica* и др. [Голованов, Абрамова, 2019]. Большая приуроченность вида к подобным ценозам связана с преобладанием

процессов проникновения из мест культивирования вида в соседние, сильно нарушенные луговые сообщества и залежи. Вероятно, в разреженных нарушенных ценозах легче протекают процессы прорастания семян и ослаблена конкуренция с луговыми травами, особенно дерновинными и корневищными злаками. Меньшее число ценопопуляций связано с сообществами варианта *typica* дериватного сообщества *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*], приуроченного к менее нарушенным лугам нормального увлажнения у населённых пунктов и близ дорог. В подобных ценозах с высоким постоянством встречаются виды послелесных лугов нормального увлажнения: *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Plantago lanceolata* и др., а также опушечные виды: *Agrimonia asiatica*, *Hypericum perforatum*, *Veronica teucrium* и др. Эти сообщества в основном возникли в местах случайной инвазии люпина многолистного по автомобильным дорогам из соседних с РБ Удмуртской Республики и Пермского края.

Таблица 1. Характеристика исследованных ценопопуляций *L. polyphyllus* в РБ

№ п/п	ЦП	Район	Широта	Долгота	Синтаксон
1	Нефтекамск	Краснокамский	54.23590	56.05642	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
2	Уразаево	Краснокамский	54.16837	56.02140	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
3	Чангакуль	Янаульский	54.67342	56.37215	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>typica</i>
4	Варьяшбаш	Янаульский	54.83867	56.37650	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
5	Булат-Елга	Янаульский	54.74930	56.34517	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
6	Новый Артаул	Янаульский	55.95287	56.18255	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>typica</i>
7	Янаул	Янаульский	54.96126	56.25100	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
8	Бирск	Бирский	55.56787	55.44408	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
9	Майск	Татышлинский	56.18687	55.95667	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>typica</i>
10	Дудкино	Уфимский	54.72178	56.03335	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>
11	Уфа	Уфимский	54.72740	56.01593	<i>Lupinus polyphyllus</i> [<i>Arrhenatheretalia elatioris</i>], вар. <i>Convolvulus arvensis</i>

Основные популяционные характеристики (плотность и биомасса популяций) изучались в семи ЦП (табл. 2). В результате проведённых исследований получены следующие данные: плотность ЦП вида составляет 4–14 особей на 1 м², при этом его биомасса от 0.297 до 1.420 кг/м². Доля участия вида в ценозах высокая и достигает 88.8%. Наиболее мощной ЦП *L. polyphyllus* является ЦП 9 (Майск), здесь выявлены максимальные значения надземной биомассы вида и доли его участия в ценозе. Плотность особей максимальна в молодой ЦП 1 (Нефтекамск) – 14.5 экз./м², в основном это растения прегенеративной стадии развития, минимальна – в ЦП 10 (Дудкино) и 7 (Янаул) – 4.3 и 5.3 экз./м², соответственно.

Исследование морфометрических параметров особей *L. polyphyllus* в *среднегенеративном состоянии* проводилось в одиннадцати ЦП. Для оценки межпопуляционных различий по совокупности всех параметров растений *L. polyphyllus* был проведён однофакторный дисперсионный анализ (табл. 3). По результатам дисперсионного анализа выявлено, что различия между ценопопуляциями достоверны по всем морфометрическим параметрам при $p < 0.001$, уровень факторизации составил от 8.8% до 85.9%. В наибольшей степени на межпопуляционные различия оказывают влияние параметры: число вегетативных побегов (67.5%), ширина соцветия (76.7%) и длина цветка (85.9%).

Анализ степени варьирования коэффициента вариации морфометрических признаков показал, что большинство параметров имеет нормальное варьирование (C_v – 6.9–

44.4%). Для числа генеративных и вегетативных побегов (C_v – 46.8–58.8%), а также для числа цветков на побеге в ЦП 8 (Бирск) (C_v – 48.2%) отмечено значительное варьирование. Для числа вегетативных побегов в ЦП 5 (Булат-Елга) (C_v – 70.0%) выявлено большое варьирование. Высокая вариативность параметров подтверждает способность особей к адаптации.

Результаты проведённого кластерного анализа исследуемых ЦП *L. polyphyllus* по всему комплексу морфометрических признаков представлен на рисунке 2. На расстоянии 28.2 отделилась южная ЦП Дудкино (10), где отмечены низкие значения параметров по большинству показателей. Северные ЦП 3 (Чангакуль), 4 (Варьяшбаш), на расстоянии 26.7 и 27.0, разделились на отдельно стоящие кластеры, в них отмечены максимальные значения параметров генеративной сферы. ЦП 6 (Новый Артаул) и ЦП 11 (Уфа) также стоят обособлено от основного массива (21.1 и 24.4), со средними морфометрическими показателями. Остальные ЦП на расстоянии 20.4 разделились на два кластера. Первая группа, на уровне 19.6 разделилась на отдельно стоящую ЦП 7 (Янаул), где наблюдаются минимальные значения по высоте стебля и числу листьев, и кластер на уровне 18.8 – ЦП 8 (Бирск) и ЦП 1 (Нефтекамск). Вторая группа на расстоянии 17.6, объединяет 3 оставшиеся ЦП. Наиболее близкий кластер образуют ЦП 9 (Майск) и 2 (Уразаево) на расстоянии 10.2, где особи имеют средние и минимальные параметры, как в генеративной, так и в вегетативной сферах.

Таблица 2. Характеристика ценопопуляций *L. polyphyllus*.

ЦП	Число растений на 1 м ²	Надземная биомасса вида на 1 м ² , кг	Общая надземная биомасса с 1 м ² , кг	Доля участия вида в сообществе, %
1	14.5	0.490±0.219	0.600±0.021	81.7
2	6.2	0.950±0.073	1.130±0.017	84.1
6	11.1	0.297±0.031	0.536±0.070	55.3
7	5.3	0.540±0.066	0.659±0.054	81.9
9	6.6	1.420±0.080	1.600±0.096	88.8
10	4.3	0.406±0.037	0.331±0.038	55.1
11	9.8	0.691±0.049	0.197±0.027	77.8

Примечание. Здесь и далее: 1–11 номера ценопопуляций как в таблице 1. Жирным шрифтом выделены максимумы значений.

Таблица 3. Дисперсионный анализ межпопуляционных различий по морфометрическим параметрам *L. rolyrhylus* в период массового цветения растений

Морфометрические параметры	Уровень факторизации	Средние значения по ценопопуляциям										Среднее значение по всем ЦП	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11
Число генеративных побегов, шт.	0.389*	3.2	3.2	8.7	6.3	8.7	3.8	5.1	5.1	3.9	2.3	4.2	5.0
Число вегетативных побегов, шт.	0.675*	6.5	6.5	1.0	3.0	1.0	12.0	13.5	13.5	14.3	2.7	3.8	7.1
Длина стебля, см	0.382*	90.9	88.8	123.2	89.4	80.7	96.7	80.4	101.3	92.1	97.1	110.3	95.5
Диаметр стебля, мм	0.393*	9.4	6.9	10.4	10.5	11.9	6.9	8.9	10.3	8.4	7.3	8.4	9.0
Число листьев, шт.	0.088*	9.0	8.2	10.5	9.4	9.4	10.2	8.0	11.5	9.4	9.2	11.2	9.7
Длина листа с черешком, см	0.363*	38.9	23.5	27.8	25.6	22.7	28.0	27.9	30.4	28.4	31.5	34.7	29.0
Ширина листа, см	0.568*	22.3	24.8	20.6	9.3	14.2	16.2	12.2	16.7	20.7	18.5	21.2	17.9
Длина черешка листа, см	0.387*	30.8	16.9	16.7	16.9	15.2	19.4	20.0	21.9	20.4	22.7	23.6	20.3
Число листочков в листе, шт.	0.274*	14.0	10.8	13.5	11.8	11.3	15.1	13.8	13.7	13.1	14.0	12.7	13.1
Длина листочка, см	0.396*	8.2	6.6	11.1	8.7	7.5	8.5	7.9	8.5	8.0	8.8	11.1	8.6
Ширина листочка, см	0.166*	1.6	1.8	2.0	1.9	1.7	2.1	1.9	1.9	1.8	2.1	2.2	1.9
Длина соцветия, см	0.373*	24.8	27.1	48.1	37.4	31.2	33.5	28.4	32.5	29.9	29.7	37.8	32.8
Ширина соцветия, см	0.767*	5.1	4.4	7.4	7.3	8.0	5.0	4.9	5.0	4.7	5.9	4.8	5.7
Число цветков на 1 побег, шт.	0.230*	105.2	87.8	111.4	126.2	91.8	66.2	105.9	99.8	85.6	81.6	106.5	97.1
Длина цветка, мм	0.859*	15.0	24.6	15.6	15.8	26.9	15.2	15.6	15.2	24.6	26.0	26.2	21.1
Ширина цветка, мм	0.344*	13.4	14.8	14.7	15.0	16.6	16.6	14.9	18.4	15.9	16.4	13.4	15.5

* – влияние фактора достоверно при уровне значимости $p < 0.001$. Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров.

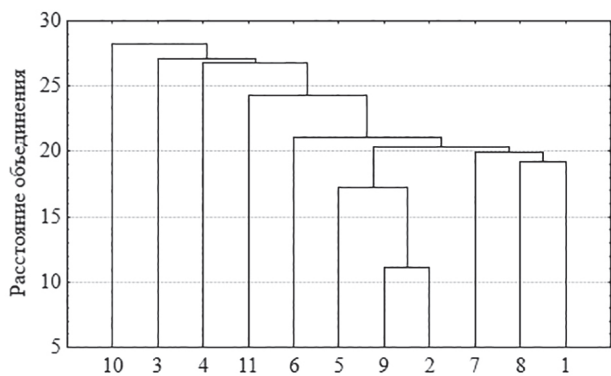


Рис. 2. Дендрограмма различий выборок *L. polyphyllus* по средневыворочным значениям морфометрических параметров.

Проведённый дискриминантный анализ по совокупности морфометрических признаков особей всех ценопопуляций *L. polyphyllus* показал, что значения λ Уилкса очень низкие (0.0006–0.002, при $p < 0.001$), что указывает на высокую общую статистическую достоверность полученных результатов. Максимальный вклад в разделение групп вносят параметры: длина цветка ($F = 33.649$), длина листа ($F = 21.438$) и число вегетативных побегов ($F = 31.379$); минимальный – число листьев ($F = 2.611$). Чем больше расстояния Махаланобиса, тем выше морфоструктурное разнообразие особей в ценопопуляции, и наоборот – малое расстояние указывает на высокое фенотипическое сходство особей. Наибольшие различия выявлены между ЦП 1–5; 5–7, 8

(40.73–84.88), наименьшие – между ЦП 7–8, 10–11 (4.28–1712).

На рисунке 3 представлена визуализация дискриминантной модели изучаемых ЦП *L. polyphyllus* в пространстве первого и второго канонических корней.

Можно видеть, что наиболее отлична от всего массива данных ЦП 5, расположенная в окрестностях д. Булат-Елга Янаульского района, характеризующаяся максимальными значениями по ряду параметров: числу генеративных побегов, диаметру стебля, ширине соцветия и длине цветка. Она стоит обособленно от других ЦП, перекрытие между ними отсутствует. Две северные ЦП – 3 (Чангакуль) и 4 (Варьяшбаш) близки между собой по морфоструктурному разнообразию и формируют облако в правой части рисунка. Аналогично отдельное облако образуют ЦП 1 (Нефтекамск), 7 (Янаул), 8 (Бирск), приуроченные к трём городам Северо-Запада РБ, где люпин многолистный «уходит» из садово-огородных кооперативов и расселяется по нарушенным лугам в их окрестностях. Остальные ЦП образуют единое облако в левой части рисунка, где лишь отдельные особи разных ЦП показывают отличие от общего массива данных. Эти ЦП довольно близки по морфометрическим параметрам, что и даёт значительное перекрытие между

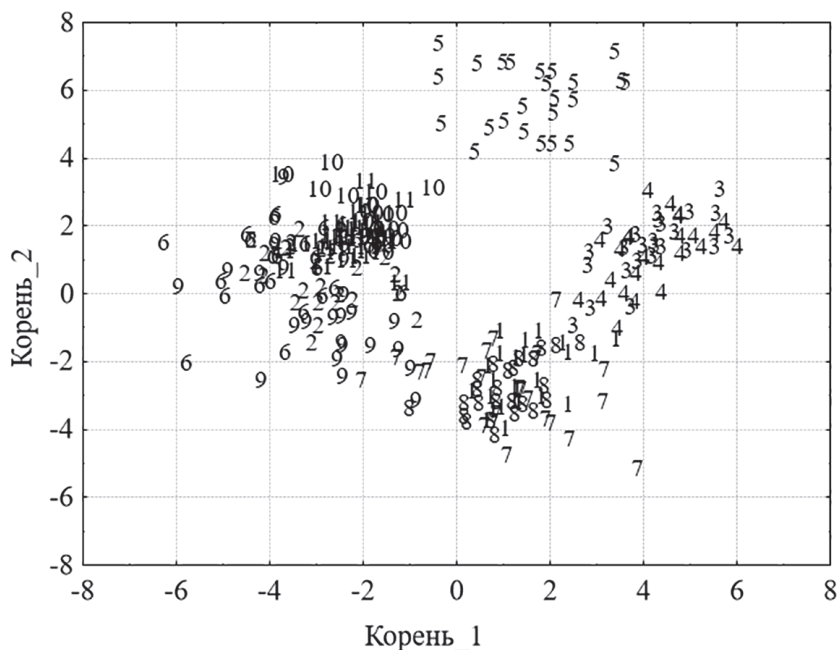


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *L. polyphyllus* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней.

ними. Возможно, фенотипические различия зависят не только от условий произрастания вида, но и от вектора инвазии. То есть часть инвазионных ценопопуляций распространяется из нескольких мест проникновения по автодорогам, а другая – изначально представлена разными фенотипами садовых растений, которые расселяются из мест культивирования.

На рисунке 4 представлены результаты распределения особей *L. polyphyllus* по классам виталитета в ЦП. Определяющим комплексом признаков были выбраны: высота генеративного побега и число цветков. В четырёх ЦП – Чангакуль, Варьяшбаш, Уфа и Нефтекамск отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих, с индексом качества ЦП 0.36–0.50. К равновесной отнесена одна ЦП – 8 (Бирск), остальные шесть ЦП – депрессивные, индекс качества их составляет 0.14–0.30.

Семенную продуктивность вида оценивали в шести ЦП *L. polyphyllus* по 8 параметрам, основные из них представлены на рис. 5.

Число цветков в соцветии варьирует в широких пределах – от 25 до 216 шт., как и число плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия – от 13 до 95 шт. В одном плоде люпина насчитывается до 13 семязачатков, в среднем 8.2 шт. Потенциально один генеративный побег может дать от 200 до 1863 шт. семян, но реальная семенная продуктивность

оказывается значительно ниже – от 56 до 760 шт. Завязываемость плодов и семян достаточно высокая (41.9–67.5%; 23.0–47.3%, соответственно). Процент плодоцветения составляет 41.9–67.5%, процент семинификации – 53.0–87.6%, коэффициент семенной продуктивности – 23.0–47.3%. Общая продуктивность одного растения может достигать 4543 шт. семян. Такие показатели семенной продуктивности, как число семяпочек и реальная семенная продуктивность одного генеративного побега, довольно стабильные показатели, тогда как число плодов и семян на один генеративный побег, потенциальная семенная продуктивность и семенная продуктивность в целом на одно растение меняются в широких пределах. Последний показатель в значительной степени зависит от числа генеративных побегов на одно растение. Длина боба варьирует от 2.3 см до 5.6 см, среднее значение 4.1 см, ширина боба – 0.6–1.1 см. Длина и ширина семени в среднем составляет 0.48 и 0.31 см. Вес 100 семян варьирует от 2.12 до 3.23 г (среднее – 2.5 г).

Коэффициенты вариации параметров семенной продуктивности в большинстве случаев находятся в пределах нормы (C_v – 12.4–43.5%), большим варьированием (от 45.4 до 64.7%) в отдельных ЦП отличаются такие параметры, как число генеративных побегов, завязываемость плодов, процент плодоцветения, реальная семенная продуктивность ге-

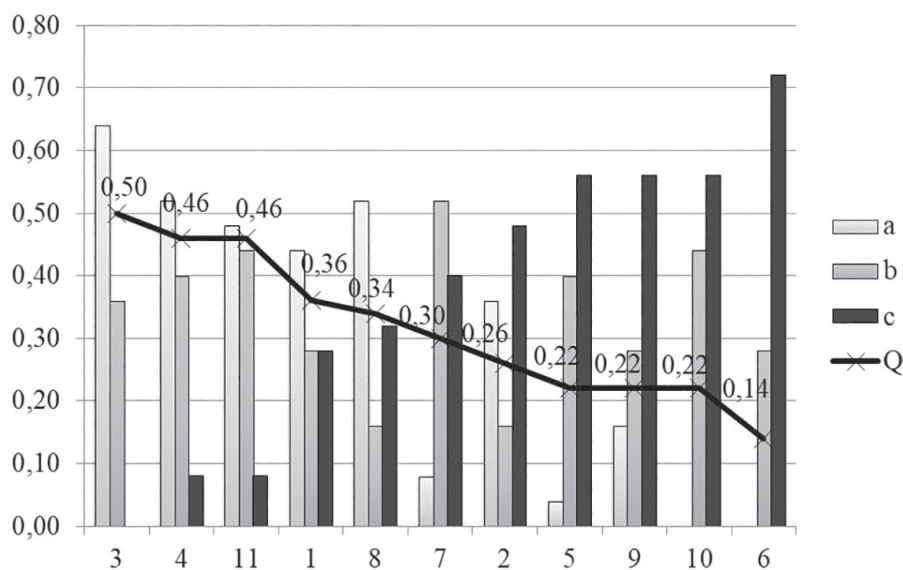


Рис. 4. Распределение особей *L. polyphyllus* по классам виталитета.

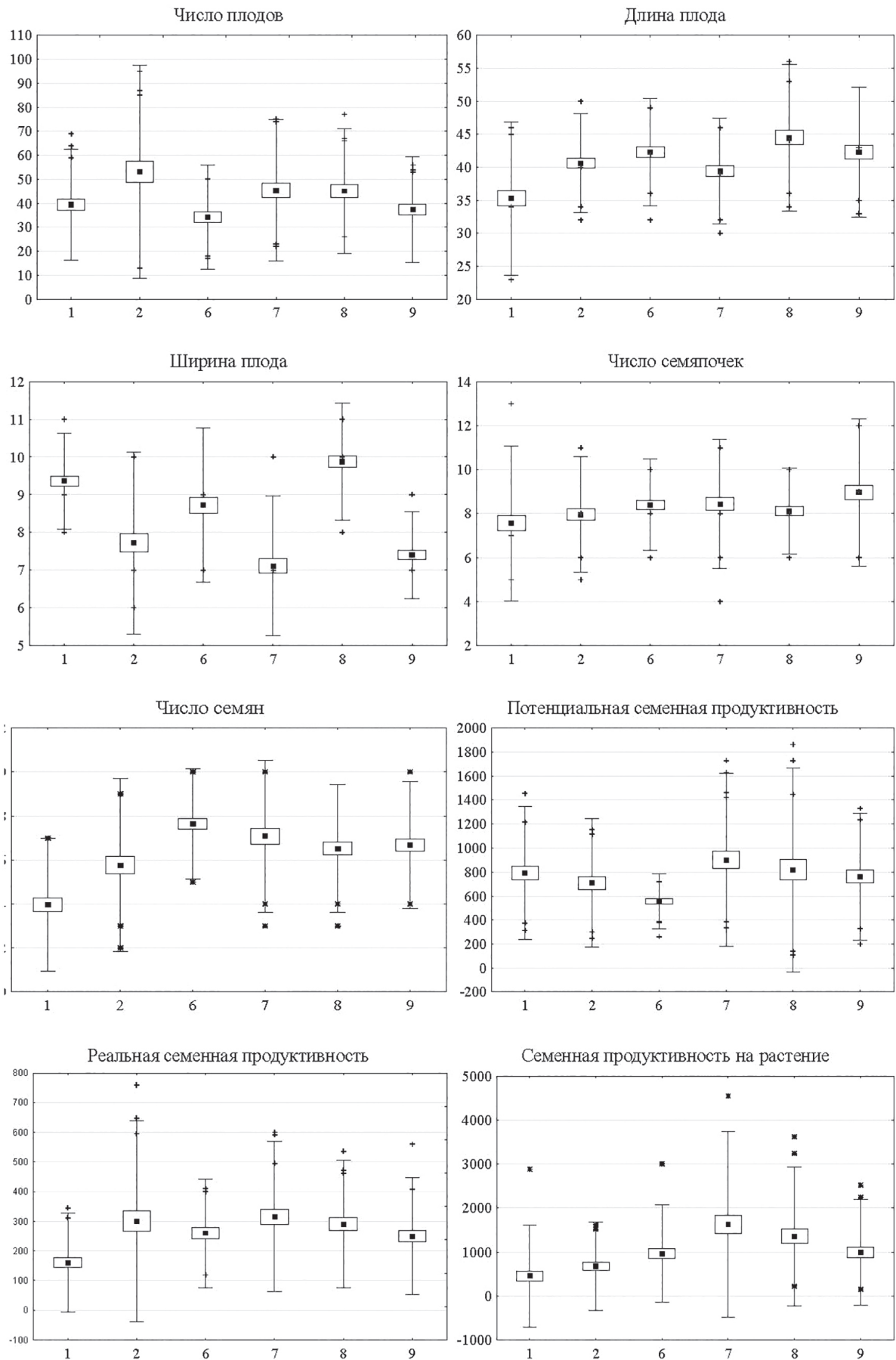


Рис. 5. Средние значения и амплитуды варьирования показателей семенной продуктивности у особей *L. polyphyllus*. ■ – среднее арифметическое; □ – среднее арифметическое плюс / минус ошибка среднего; I – среднее арифметическое плюс / минус стандартное отклонение; ° – максимальное / минимальное значение параметра.

неративного побега, завязываемость семян, коэффициент семенной продуктивности.

Обсуждение

В результате проведённых исследований выявлено распространение и векторы инвазии *L. polyphyllus* в Республике Башкортостан. На сегодня на территории республики выявлено 25 локалитетов вида, преимущественно в северной лесостепной зоне Предуралья. На юге находки приурочены исключительно к городским местообитаниям. При этом почти все новые местонахождения выявлены в последние 10–15 лет: до 2009 г. было известно только 1 локалитет – в Татышлинском районе на севере республики [Мулдашев и др., 2017]. В настоящее время идёт активное освоение вида в синантропных и луговых ценозах и его дальнейшее расселение.

Основной вектор инвазии – культивирование люпина садоводами-любителями, с чьих участков он «уходит» в окрестные нарушенные луга и залежи (заброшенные садовые участки), расселяясь в основном семенным путём или частями растений, с выброшенным садоводами мусором. В этом случае ценопопуляции вида расположены вокруг садоводческих товариществ, преимущественно в городах Предуралья – Уфе, Бирске, Нефтекамске, Янауле, Стерлитамаке, Салавате, Ишимбае и др. (см. рис. 2). В северных Татышлинском, Янаульском, Краснокамском районах РБ, по-видимому, происходит спонтанное проникновение семян с территорий Удмуртской Республики и Пермского края, где люпин многолистный распространился и натурализовался раньше, чем в Башкортостане. В этом случае популяции люпина располагаются вдоль основных автомобильных дорог, что свидетельствует о расселении семян транспортными средствами.

При вселении в луговые сообщества вид становится доминантом и образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*] с двумя вариантами, связанными с уровнем нарушений первичных сообществ: вариант *Convolvulus arvensis* в значительно нарушенных синантропизированных ценозах и *туриса* – в луговых ценозах. Сходные сообщества с доминированием *L.*

polyphyllus были описаны в Брянской области в рамках ассоциации *Dactylo glomeratae–Lupinetum polyphyllis* Bulochov et al. 2020 [Булохов и др., 2020]. Данная ассоциация была отнесена к классу луговой растительности *Molinio-Arrhenatheretea* Тх. 1937 и союзу *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926. Ценозы, описанные на Южном Урале, отличаются большей синантропизированностью. При накоплении синтаксономического материала вероятно выделение специфического варианта вышеназванной ассоциации и расширение её ареала.

Плотность растений *L. polyphyllus* в ценопопуляциях составляет от 4.3 до 14.5 экз./м². Ранее нами была определена демографическая структура ценопопуляций вида, которая показала, что в большинстве из них преобладают особи прегенеративного онтогенетического состояния, генеративные особи составляют от 21 до 34% от всего количества [Абрамова и др., 2016]. Это свидетельствует о преимущественно семенном размножении вида в исследованных локалитетах. Надземная биомасса вида с 1 м² может достигать 1 кг и более. Доля вида в сообществе колеблется от 55.1 до 88.8%, то есть вид доминирует в большинстве сообществ.

Изучение морфометрических параметров выявило, что по большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сфер лидируют особи из северных ЦП Чангакуль и ЦП Новый Артаул, минимальные значения по большинству параметров отмечены у особей из ЦП Нефтекамск. Наибольшей изменчивостью обладают такие параметры, как число генеративных и вегетативных побегов (19.2–58.8%; 26.9–70.0%), а также число цветков (14.1–48.2%). Это связано с тем, что генеративное состояние у данного вида длительное, и среднегенеративные особи могут значительно отличаться по числу как генеративных, так и вегетативных побегов; оказывают влияние также и условия произрастания: в более благоприятных экотопах растения образуют большее число побегов. Остальные признаки имеют нормальную степень изменчивости. Исследования выявили фенотипические различия отдельных ЦП, связанные как с условиями произрастания,

так и с векторами инвазии, и довольно высокую изменчивость признаков, что может свидетельствовать об успешной адаптации вида к разным условиям местообитания в РБ. Проведённый анализ жизненности ЦП выявил, что четыре ЦП – процветающие, одна – равновесная, шесть – депрессивные.

Семенная продуктивность достаточно высокая – 1 генеративный побег даёт от 13 до 95 шт. плодов и от 56 до 760 шт. семян, общая семенная продуктивность 1 растения достигает 4543 шт. семян. Эти значения близки к средним показателям семенной продуктивности *L. polyphyllus* в других регионах Урала [Кузьменко, 2020]. При этом стабильны такие параметры, как число семян и реальная семенная продуктивность 1 генеративного побега, а также количественные и метрические параметры семян; в широких пределах изменяются число плодов и семян на 1 генеративный побег, потенциальная семенная продуктивность и семенная продуктивность в целом на 1 растение.

Заключение

По результатам проведённого исследования распространения и биологических особенностей инвазионного вида *Lupinus polyphyllus* Lindl. в Республике Башкортостан выявлено 25 локалитетов вида и обследованы 11 инвазионных популяций в 5 северных районах Предуралья республики. Определён основной вектор инвазии *L. polyphyllus* – это уход вида из садовой культуры, менее распространено спонтанное расселение вида по автомобильным дорогам. Плотность растений *L. polyphyllus* в ценопопуляциях варьирует, от 4.3 до 14.5 экз./м², вид доминирует в большинстве исследованных сообществ. Показатели надземной биомассы вида высокие (более 1 кг / 1 м²). Доля вида в сообществе может достигать 88.8%.

При вселении в луговые фитоценозы вид образует дериватное сообщество *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. При накоплении и расширении синтаксономического материала вероятно выделение специфического варианта ассоциации *Dactiolo*

glomeratae–Lupinetum polyphyllis и расширение её ареала до Предуралья.

Максимальные значения параметров характерны для популяций, произрастающих в условиях, более благоприятных по влагообеспеченности. Наиболее высокие показатели параметров отмечены в ЦП Булат-Елга, Чангакуль, минимальные – в ЦП Нефтекамск, Уразаево. Виталитетная оценка показала, что ценопопуляции варьируют от процветающих до депрессивных.

Семенная продуктивность вида высокая – 1 генеративный побег даёт от 13 до 95 шт. плодов и от 56 до 760 шт. семян, общая семенная продуктивность 1 растения достигает 4543 шт. семян. Эти значения близки к средним показателям семенной продуктивности *L. polyphyllus* в других регионах Урала.

Несомненно, очаги инвазии люпина многолистного в Предуралье РБ в ближайшие годы будут расширяться и вид будет обнаружен и в других районах республики. Аналогичные процессы отмечены и другими авторами для Средней России [Виноградова и др., 2010; Ткачёва, 2011]. Поэтому необходим дальнейший мониторинг уже возникших очагов, а также обследование окрестностей крупных садоводческих кооперативов вокруг больших городов Предуралья.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН № 075-03-2022-001 от 14.01.2022 г.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Абрамова Л.М. Новые данные по биологическим инвазиям чужеродных видов в Республике Башкортостан // Вестник АН РБ. 2014. Т. 19. № 4. С. 16–27.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Чёрная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 174 с.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Классификация сообществ с инвазионными видами на Южном Урале. IV. Сообщества с видами рода *Solidago*, *Lupinus polyphyllus* и *Phalacrolophus annuum* // Растительность России. 2019. № 36. С. 3–24. DOI 10.31111/VEGRUS/2019.36.3.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Каримова О.А., Кансапарова Д.Р. Люпин многолистный в Башкортостане // Вестник АН РБ. 2016. Т. 21. № 3. С. 33–43.
- Антипина Г.С., Платонова Е.А. Семенная продуктивность как показатель натурализации люпина многолистного в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета // Вестник Московского государственного областного ун-та. Серия: Естественные науки. 2015. № 3. С. 6–13.
- Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н. Антропогенная растительность Брянской области: Монография // Брянск: РИСО БГУ, 2020. 309 с.
- Бялт В.В., Егоров А.А. Находки новых чужеродных видов сосудистых растений в Ямало-Ненецком автономном округе (Россия) // Turczaninowia. 2019. Т. 22. № 1. С. 19–25. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.2>
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф. и др. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного Федерального Округа // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Ткачёва Е.В. Биоморфологические особенности инвазионных видов *Lupinus arboreus* Sims и *Lupinus polyphyllus* Lindl. в Новой Зеландии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2014. № 2(200). С. 36–44.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России // М.: «ГЕОС», 2010. 512 с.
- Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В., Майоров С.Р. К биологии цветения чужеродных видов. 1. *Lupinus polyphyllus* Lindl. // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 2. С. 30–41.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. // Труды Центрально-Чернозёмного государственного заповедника им. проф. В.В. Алёхина. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Ч. 1. Вып. 7. 512 с.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: Монография. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Костина Е.Э. О распространении *Lupinus polyphyllus* Lindl. на отвалах Костомукшского горно-обогатительного комбината и в карьере по добыче песчано-гравийного материала в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 12. С. 35–41. <https://doi.org/10.17076/eco1310>
- Кузьменко И. Н. Особенности цветения люпина многолистного в условиях Предуралья // Агротехнологии XXI века: стратегия развития, технологии и инновации. Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 90-летию основания университета. Пермь, 2020. С. 95–98.
- Кулаичев А.П. Методы и средства анализа данных в среде Windows. STADIA 6.0. М.: Информатика и компьютеры, 1996. 257 с.
- Лебедева О.П. Семенная продуктивность *Lupinus polyphyllus* Lindl в северной подзоне тайги // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2015. № 12 (1). С. 61–64.
- Меньшакова М.Ю. Вариабельность внешнего строения люпина многолистного в северных регионах // Естественные науки. 2015. № 4 (53). С. 32–36.
- Молокова Е.Д., Китина Л.В., Хапугин А.А. Изучение ценопопуляций люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus*) в Мордовском заповеднике в районе Павловского кордона // Мордовский заповедник. 2019. № 16. С. 43.
- Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Конспект адвентивных видов Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Рогожникова Д.Р., Абрамова Л.М. Семенная продуктивность люпина многолистного в Башкортостане // Известия Оренбургского государственного аграрного ун-та. 2016. № 1 (63). С. 28–31.
- Ткачёва Е.В. Прогноз динамики расширения вторичного ареала *Lupinus polyphyllus* в Средней России // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия: Биология и экология. 2011. № 23. С. 108–113.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: 3-е изд. Учебник. М.: ООО «Бином-Пресс», 2008. 512 с.
- Чёрная книга флоры Сибири / Ред. Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О. и др. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.
- Aniszewski T., Kupari M.H., Leinonen A.Ju. Seed number, seed size and seed diversity in Washington Lupin (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) // Annals of Botany. 2001. Vol. 87. No. 1. P. 77. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1300>
- Babich N.A., Lebedeva O.P., Marich S.N., Pastuhova N.O. Comparative analysis of biometric characteristics of seeds and seed productivity of *Lupinus polyphyllus* in the middle and south taiga subzone // Академическая наука – проблемы и достижения. Материалы V международной научно-практической конференции. 2014. С. 78.

- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien. New York. 1964. 865 p.
- Elven R., Fremstad E., Fremmede planter i Norge. Flerårige arter av slekten lupin *Lupinus* L. // Blyttia. 2000. Bd. 58. P. 10–22.
- Follak S., Eberius M., Essl F., Fördös A., Sedlacek N., Trognitz F. Invasive alien plants along roadsides in Europe // EPPO Bulletin. 2018. Vol. 48. No. 2. P. 256–265. <https://doi.org/10.1111/epp.12465>
- Fremstad E., *Lupinus polyphyllus* // NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species. 2010. 11 p.
- Gudzinskas Z. Fecundity of *Lupinus polyphyllus* in relation to habitats and age of individuals // Proceedings of 8th International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Universitat of Silesia. Katowice, Poland. 2005. 10 p.
- Gudzinskas Z., Conspectus plant species Lithuania. Fabaceae // Botanica Lithuanica. 1999. Vol. 5. No. 2. P. 103–114.
- Hansen W., Wollny J., Otte A., Ludewig K., Eckstein R.L. Invasive legume affects species and functional composition of mountain meadow plant communities // Biological Invasions. 2021. Vol. 23. No. 1. P. 281–296. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02371-w>
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa // Dicotyledones. 3. Teil Labiatae Solanaceae. München: Carl Hanser. 1964. 5(4). P. 2545–2548
- Hylander N. Prima loca plantarum vascularium sueciae. Plantae subspontaneae vel in tempore recentiore adventitiae // Svensk botanisk Tidskrift. 1971. Bd 64. 332 p.
- Jurkonienė S., Jankauskienė J., Mockevičiūtė R., Gavelienė V., Jankovska-Bortkevičė E., Anisimovienė N., Sergiev I., Todorova D. Elevated temperature induced adaptive responses of two Lupine species at early seedling phase // Plants. 2021. Vol. 10. No. 6. P. 2–13. <https://doi.org/10.3390/plants10061091>
- Kopečky K., Hejny S. Die Anwendung einer deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation bei der Bearbeitung der strassenbegleitenden Pflanzengesellschaften Nordostbohmens // Vegetatio. 1978. Vol. 36. No. 1. P. 43–51.
- Lambdon P.W.; Pyšek P., Basnou C., Arianoutsou M., Essl F., Hejda M., Jarošík 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., Vilà 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.
- Mossberg B., Stenberg L. Den nya nordiska floran // Wahlstrom and Widstrand. 2004. 928 p.
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Montserrat V. More than “100 worst” alien species in Europe // Biological Invasions. 2018. 20. P. 1611–1621. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6>
- Osipova E.S., Stepanova A.Y., Tereshonok D.V., Gladkov E.A., Vysotskaya O.N. Genetic diversity in invasive populations of *Lupinus polyphyllus* Lindl. and *Heracleum sosnowskyi* Manden // Biology. 2021. Vol. 10. No. 11. P. 3–16. <https://doi.org/10.3390/biology10111094>
- Otte A., Maul P. Verbreitungsschwerpunkte und strukturelle Einnischung der Stauden-Lupine (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) in Bergwiesen der Rhön // Tuexenia. 2005. Bd. 25. P. 151–182.
- Otte A., Obert S., Volz H., Weigand E. Effekte von Beweidung auf *Lupinus polyphyllus* Lindl. in Bergwiesen des Biosphärenreservates Rhön. // Neobiota 1. 2002. P. 101–133.
- Ramula S., Kalske A. Introduced plants of *Lupinus polyphyllus* are larger but flower less frequently than conspecifics from the native range: results of the first year // Ecology and evolution. 2020. Vol. 10. No. 24. P. 13742–13751. <https://doi.org/10.1002/ece3.6964>
- Schulze-Brüninghoff D., Wachendorf M., Astor T. Remote sensing data fusion as a tool for biomass prediction in extensive grasslands invaded by *L. polyphyllus* // Remote Sensing in Ecology and Conservation. 2020. P. 198–213. <https://doi.org/10.1002/rse2.182>
- Tyler T., Karlsson T., Milberg P., Sahlin U., Sundberg S. Invasive plant species in the Swedish flora: developing criteria and definitions, and assessing the invasiveness of individual taxa // Nordic Journal of Botany. 2015. Vol. 33. No. 3. P. 300–317. <https://doi.org/10.1111/njb.00773>
- Vetter V.M.S., Walter J., Wilfahrt P.A., Jentsch A., Buhk C., Braun M., Clemens S., Dinkel E., Dubbert M., Schramm A., Wegener F., Werner C. Invasion windows for a global Legume invader are revealed after joint examination of abiotic and biotic filters // Plant Biology. 2019. Vol. 21. No. 5. P. 832–843. <https://doi.org/10.1111/plb.12987>

DISTRIBUTION AND BIOLOGY OF *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE) IN REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

© 2023 Abramova L.M., Rogozhnikova D.R.*, Mustafina A.N., Golovanov Y.M., Kryukova A.V.

South-Ural Botanical Garden-Institute – Sub-division of the Ufa Federal Research Centre of the RAS,
Ufa, 450080, Russian Federation
e-mail: *rogoznikovadr@gmail.com

The distribution, morphometric and population characteristics of the invasive species *Lupinus polyphyllus* Lindl. in Republic of Bashkortostan were analyzed. Twenty five localities of the species were identified and 11 invasive populations were examined in 5 districts of the republic. It has been shown that the main vector of *L. polyphyllus* invasion is the drift of the species from horticultural crops, and spontaneous species dispersal along the roads is less common. The density of *L. polyphyllus* plants in coenopopulations ranges from 4.3 to 14.5 ind./m². The aboveground biomass of the species can reach 1 kg per 1 m² or more. The proportion of the species in the community ranges from 55.1 to 88.8%; the species dominates in most communities. When introduced into meadow phytocenoses, it forms a derivative community of *Lupinus polyphyllus* [*Arrhenatheretalia elatioris*]. It has been established that the maximum values of the parameters are typical for populations growing in more favorable moisture conditions. The highest indicators of parameters were noted in the Bulat-Elga, Changakul coenopopulations, the minimum ones - in the Neftekamsk, Urazaevo coenopopulations. One generative shoot gives from 13 to 95 fruits and from 56 to 760 seeds, the total productivity of 1 plant reaches 4543 seeds. The vitality assessment has shown that four coenopopulations are prosperous, one coenopopulation is equilibrium, and six are depressed. An increase in the number of localities of *L. polyphyllus* in the Cis-Urals of Republic of Bashkortostan is predicted in the coming years.

Keywords: *Lupinus polyphyllus* Lindl., invasive species, coenopopulation, morphometric parameters, variability, vitality.