

ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

БИОЛОГИЯ
BIOLOGY

УДК 582.782:581.552:57.055
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2023-67-5-399-409>

Поступило в редакцию 24.11.2022
Received 24.11.2022

**Е. В. Спиридович¹, А. Б. Власова^{1,2}, Е. Д. Агабалаева¹, Д. В. Дубовик³,
А. Н. Скуратович³, Ю. К. Виноградова⁴, академик В. Н. Решетников¹**

¹Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Matthaei Botanical Garden, Ann Arbor Botanical Garden, University of Michigan, Ann Arbor,
Соединенные Штаты Америки

³Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

⁴Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина Российской академии наук,
Москва, Российская Федерация

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА
И СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
С УЧАСТИЕМ ЖОСТЕРА СЛАБИТЕЛЬНОГО *RHAMNUS CATHARTICA*
В БЕЛАРУСИ И В РЕГИОНАХ СРЕДНЕГО ЗАПАДА США**

Аннотация. Описана история преднамеренной интродукции жостера слабительного (*Rhamnus cathartica* L.) в регионы Среднего Запада США. Изучен видовой состав и структура растительных сообществ, в которых произрастает *R. cathartica* – аборигенный для Беларуси и инвазионный в США вид. Проведено сравнение изучаемых параметров (полное флористическое описание пробных площадок, полевой пересчет растений жостера, средняя высота, проективное покрытие сопутствующих видов) на двух пробных площадках на территории Беларуси и трех площадках на Среднем Западе США. Полученные данные подтвердили гипотезу повышения конкурентоспособности чужеродных видов во вторичном ареале (ЕИСА). В американских популяциях, по сравнению с белорусскими, *Rhamnus cathartica* имеет более крупные размеры, более высокую семенную продуктивность, более высокую численность ювенильных особей и более высокую общую численность особей в популяциях вплоть до формирования монодоминантных зарослей. Внедрение жостера в естественные сообщества США снижает число видов травяного яруса в 8 раз. В качестве мер борьбы Арборетум Миннесоты начал облысение участков, на которые вторгся жостер, удаление на них малолетних особей (возраст от года до пяти лет), подсаживание местных древесных пород.

Ключевые слова: *Rhamnus cathartica* L., инвазия, постоянная пробная площадка, видовой состав, структура фитоценоза, проективное покрытие

Для цитирования. Сравнительный анализ видовой состава и структуры растительных сообществ с участием жостера слабительного *Rhamnus cathartica* в Беларуси и в регионах Среднего Запада США / Е. В. Спиридович [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2023. – Т. 67, № 5. – С. 399–409. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2023-67-5-399-409>

**Alena V. Spirydovich¹, Nastassia B. Vlasava^{1,2}, Alena D. Ahabalayeva¹, Dmitry V. Dubovik³,
Arkadzi N. Skuratovich³, Yulia K. Vinogradova⁴, Academician Vladimir N. Reshetnikov¹**

¹Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²Matthaei Botanical Gardens, Ann Arbor, United States of America

³Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus

⁴N. V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

**COMPARATIVE ANALYSIS OF THE SPECIES ABUNDANCE AND STRUCTURE
OF PLANT COMMUNITIES INVOLVING *RHAMNUS CATHARTICA* IN BELARUS
AND IN THE MIDWESTERN REGIONS OF THE USA**

Abstract. The history of intentional introduction of *Rhamnus cathartica* L. into the Midwestern regions of the USA is briefly described. The species abundance and structure of plant communities, in which *Rhamnus cathartica*, a native species for Belarus and invasive in the USA grows, has been studied. We compared the studied parameters (floristic description of the monitoring plots, field enumeration of *Rhamnus cathartica* individuals, average height, projective coverage of the accompa-

nying herb species) at two permanent sample plots in Belarus and three permanent sample plots in the Midwestern regions of the USA. The data confirmed the hypothesis of increased competitiveness of non-native species in the secondary range (EICA). In American populations, compared to Belarusian populations, *Rhamnus cathartica* has larger sizes, higher seed production, higher number of juvenile individuals, and higher total number of individuals in the population up to the formation of single-species thickets. Invading *Rhamnus cathartica* into natural plant communities in the USA reduces the number of herbaceous species 8 times! As control measures, the Minnesota Arboretum has begun balding the areas invaded by *Rhamnus cathartica*, removing juvenile plants (one to five years old) and replanting native tree species.

Keywords: *Rhamnus cathartica* L., invasion, permanent sample plot (PSP), species composition, phytocenosis structure, the projective coverage

For citation. Spirydovich A. V., Vlasava N. B., Ahabalaeva A. D., Dubovik D. V., Skuratovich A. N., Vinogradova Yu. K., Reshetnikov V. N. Comparative analysis of the species abundance and structure of plant communities involving *Rhamnus cathartica* in Belarus and in the Midwestern regions of the USA. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2023, vol. 67, no. 5, pp. 399–409 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2023-67-5-399-409>

Введение. Биологические инвазии являются ключевой темой экологических исследований в последние десятилетия [1]. Причина очевидна – инвазионные растения влияют на естественные сообщества, вытесняя местные виды и изменяя структуру растительности, что приводит к снижению естественного биоразнообразия в пострадавших районах [2], подрывают функционирование целых экосистем и наносят значительный экономический ущерб [3]. В то время как увеличение количества и расширение ассортимента неместных видов мировой флоры очень хорошо задокументированы [4; 5], их воздействие на местные виды остается в большинстве случаев количественно не определенным, и конкретные примеры приведены лишь в ограниченном числе публикаций [6].

Род Жостер (*Rhamnus* L. 1753) семейства Крушиновые (*Rhamnaceae* Juss.) включает около 150 видов, распространенных в умеренно теплых, субтропических и отчасти тропических областях обоих полушарий. Жостер слабительный (*Rhamnus cathartica* L.) – аборигенный вид для Беларуси, кустарник, произрастающий, в основном, по берегам рек (не заболоченным), либо в подлеске светлых широколиственных и смешанных лесов. Вместе с тем этот вид является широко распространенным и агрессивно инвазионным видом в США, на Среднем Западе, что приводит к экономическим потерям в результате нарушений и повреждений естественных и сельскохозяйственных экотопов [7]. По результатам наших наблюдений и данным литературы [8] во вторичном ареале этот вид также является кустарником, но имеет более крупный габитус и более высокую степень плодоношения. Доказано значительное негативное влияние этого вида на природные экосистемы США, в т. ч. отмечена конкуренция с аборигенными видами рода *Rhamnus* [9]. Существует потенциальная возможность гибридизации *R. cathartica* во вторичном ареале с близкородственными видами, что может привести к формированию еще более агрессивных таксонов.

Прослежена история интродукции *Rhamnus cathartica* в Северной Америке и выделены следующие основные этапы:

вид был преднамеренно интродуцирован в конце XVIII в. для использования в медицине и как растение-краситель;

признан превосходным растением для хеджирования (создания живых изгородей). Возможно, впервые использовался в качестве живой изгороди в Салеме, штат Массачусетс в 1830-х годах;

американский журнал садоводства в 1867 г. сообщал, что «оно (растение жостера) не обильно снабжено шипами; но по мере того, как стволы кустов сгущаются, он станет настолько густым, что безумный бык не сможет пройти через него»;

питомник Джуэлл в Лейк-Сити, штат Миннесота, называл его популярным хедж-растением в 1892 г.; уже к 1909 г. большинство питомников Миннесоты, включая Northrup King и Farmer Seed, предлагали жостер для широкой реализации населению [10].

В качестве подхода к пониманию направленности процесса инвазии, ее эффективности и возможных последствий, нами проведены сравнительные характеристики местообитаний растений *R. cathartica* в условиях естественного распространения в Беларуси и вторичного ареала (Средний Запад США). На одной из площадок в США, на территории Ландшафтного арборетума

Университета Миннесоты (ЛАУМ), применялись меры сохранения естественного биоразнообразия.

Цель работы – сопоставить состав и структуру растительных сообществ с участием жостера слабительного *Rhamnus cathartica* в естественном и вторичном ареале и оценить влияние этого инвазионного в США вида на биоразнообразии природных фитоценозов.

Материалы и методы исследования. Изучение растительности включало в себя закладку постоянных пробных площадей (ППП) с привязкой к точкам согласно GPS координатам, на которых использованы стандартизированные для сравнительных исследований геоботанические методы [11]. На территории Беларуси площадки для исследования растространения жостера слабительного *R. cathartica* были заложены в двух локалитетах: 1) Болдук – берег озера Болдук: площадка размером 50 × 2 м, N 54.966667° E 26.418056° (ППП 1) и 2) «Теляки–Скоры» – придорожная часть дороги Р28 Мядель–Нарочь размером 25 × 4 м, N 54.883333° E 26.783333° (ППП 2). В обоих локалитетах климат умеренно континентальный.

В условиях вторичного ареала в регионе Среднего Запада США (штаты Миннесота и Мичиган) для изучения инвазионных популяций *R. cathartica* были исследованы три локалитета: 1) штат Миннесота, графство Carver, озеро Тамарак, частная территория на границе с Ландшафтным арборетумом, без специального ухода, N 54.883333° W 26.783333° (ППП 3), 2) штат Миннесота, графство Carver, территория Миннесотского ландшафтного арборетума, находящаяся под реставрацией, с применением различных методов борьбы с жостером слабительным, N 44.873900° W 93.631267° (ППП 4) и 3) штат Мичиган, г. Анн Арбор, территории Мэтай ботанического сада и Николз арборетума под реставрацией, городские площадки, N 42.291062° W 83.728344° (ППП 5). Климат штатов Миннесота и Мичиган – влажный континентальный.

Определение видового состава растительности на ППП проводили согласно общепринятым методикам [12]. Оценивали доминирующие виды в древесном, кустарниковом и травяном ярусах, обращали внимание на состояние подроста древесных растений. В травяном ярусе отмечали высоту каждого вида и его проективное покрытие (в процентах). Степень плодоношения жостера оценивали по пятибалльной шкале.

Результаты и их обсуждение. В Беларуси численность жостера слабительного на обследуемых площадках существенно различалась. На ППП 1 отмечено присутствие 32 особей, на ППП 2 росло втрое больше особей – 108 (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Показатели роста и развития *Rhamnus cathartica*

T a b l e 1. Growth and development data of *Rhamnus cathartica*

Ареал Area	Обследуемые площадки Sites surveyed	Общее число особей General number of individuals	Плотность, шт/м ² Density, pcs/m ²	Максимальная высота (м)/ ширина (см) Maximum height (m)/width (cm)	Сомкнутость крон, % Crown density, %	Обилие ягод, баллы (от 1 до 5) Abundance of berries, points (from 1 to 5)
Естественный (Беларусь)	ППП 1	32	0,21	2,5/12	99	2
	ППП 2	108	0,72	1,78/10	78	2
Вторичный (Средний Запад США)	ППП 3	1200	8,00	до 5/20	70	4
	ППП 4	770	5,10	1,25/3	15	3
	ППП 5	1002	6,68	3,5/22	40	4

Мониторинг участка по берегу озера Болдук показывает, что численность *Rhamnus cathartica* снижается: в 2017 г. на площадке отмечено 95 особей [13], в 2021 г. – только 45. При этом следует отметить, что число сеянцев высотой до 50 см довольно значительно флуктуирует по годам, выравниваясь к возрасту 8–12 лет (высота 50–100 см), а далее количество стволов по мере взросления и перехода к плодоношению постепенно уменьшается. При пересчете 2021 г. сеянцев до 50 см выявлено не было. На примере участка хорошо видно (особенно при проведении натуральных перечетов), что деревья начинают усыхать. Было отмечено, что к возрасту 25–30 лет сохраняются лишь отдельные экземпляры. При этом диаметр ствола у них обычно не превышает 12–15 см, а высота редко превышает 2 м (табл. 2). Условия существования отдельных деревьев по участку

примерно одинаковые, а усыхающие деревья отмечаются по всему профилю. Аналогичные выводы сделаны и при анализе данных на участке ППП 2 (Теляки–Скоры). Здесь выявлено высокое участие в фитоценозе одно-, дву- и трехлетних сеянцев жостера высотой до 50 см: было отмечено 33 особи, что составляет 30 % численности популяции. По мере роста и развития их доля снижается до 15 % и увеличивается до 33 % в более зрелом возрасте. Это может свидетельствовать о том, что даже при обильном плодоношении и последующем высоком показателе всхожести более половины растений не доживают до стадии взрослых и плодоносящих кустов (небольших деревьев). Это хорошо видно и при натурном перече́те: постоянно и довольно часто отмечаются усохшие малолетние экземпляры. Причем это наблюдается как на затененных участках, так и в местах со средним уровнем затенения. Возможно, это связано с засухами на протяжении двух последних лет, но могут быть и иные причины. Таким образом, в Беларуси зафиксирован тренд снижения численности жостера слабительного в естественных фитоценозах, хотя пока и незначительного.

Т а б л и ц а 2. Характеристика древесного, кустарникового и травяного ярусов на ППП 1

T a b l e 2. Characteristics of the tree, shrub and herb layers at PSP 1

Древесный ярус (средняя высота растений/сомкнутость крон, %) Tree layer (average plant height/canopy density, %)		
Взрослые деревья		Подрост
<i>Picea abies</i> <i>Alnus glutinosa</i>		<i>Picea abies</i> 3 м/4 <i>Alnus glutinosa</i> 7 м/4 <i>Fraxinus excelsior</i> 5 м/2–3 <i>Populus tremula</i> 15 см/<1
Кустарниковый ярус (средняя высота растений/сомкнутость крон, %) Shrub layers (average plant height/canopy density, %)		
<i>Frangula alnus</i> 4 м/60 <i>Rhamnus cathartica</i> 3 м/7 <i>Corylus avellana</i> 3 м/10 <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Amelanchier spicata</i> 2,5 м/1 <i>Salix aurita</i> 1 м/1 <i>Juniperus communis</i> 3,5 м/1 <i>Rubus caesius</i> 40 см/2		
Травяной ярус (средняя высота растений/проективное покрытие, %) Herb layer (average plant height/projective cover, %)		
<i>Brachipodium pinnatum</i> 50/10 <i>Hepatica nobilis</i> 10/2 <i>Angelica sylvestris</i> 40/3 <i>Melampyrum nemorosum</i> 30/2 <i>Galeobdolon luteum</i> 10/3 <i>Phyteuma spicatum</i> 5/<1 <i>Clinopodium vulgare</i> 4/1 <i>Aegopodium podagraria</i> 10/2 <i>Viola riviniana</i> 10/<1 <i>Fragaria vesca</i> 5/4 <i>Campanula rapunculoides</i> 50/1 <i>Agrimonia eupatoria</i> 45/1 <i>Chaerophyllum aromaticum</i> 20/2 <i>Poa nemoralis</i> 30/2 <i>Carex hitra</i> 25/7 <i>Carex digitata</i> 15/1 <i>Luzula pilosa</i> 10/<1 <i>Poa angustifolia</i> 45/1 <i>Stellaria holostea</i> 15/2	<i>Asarum europaeum</i> 10/3 <i>Carex acuta</i> 50/5 <i>Carex flava</i> 45/1 <i>Potentilla erecta</i> 15/1 <i>Sieginglingia decumbens</i> 25/1 <i>Briza media</i> 40/<1 <i>Lycopus eropaeus</i> 4/2 <i>Eleocharis palustris</i> 35/1 <i>Vaccinium myrtillus</i> 20/3 <i>Dryopteris carthusiana</i> 15/<1 <i>Calamagrostis canescens</i> 50/3 <i>Iris pseudacorus</i> 40/<1 <i>Maianthemum bifolium</i> 5/1 <i>Solidago virgaurea</i> 45/1 <i>Knautia arvensis</i> <i>Melica nutans</i> 30/<1 <i>Campanula persicifolia</i> 50/1 <i>Ajuga reptans</i> 10/1 <i>Pteridium aquilinum</i> 170/7	<i>Thysselinum palustre</i> 16/<1 <i>Nardus stricta</i> 20/1 <i>Peusidanum oreoselinum</i> 20/1 <i>Equisetum pratense</i> 40/1 <i>Hieracium silvularum</i> 5/2 <i>Festuca ovina</i> 15/1 <i>Molinia caerulea</i> 100/2 <i>Lythrum salicaria</i> 50/1 <i>Aquilegia vulgaris</i> 1/1 <i>Eupatorium cannabinum</i> 110/1 <i>Pteridium pinetorum</i> 40/2 <i>Oxalis acetosella</i> 5/2 <i>Hieracium murorum</i> 15/1 <i>Centaurea jacea</i> 70/1 <i>Phragmites australis</i> 110/3 <i>Deschampsia cespitosa</i> 30/1 <i>Scorzonera humilis</i> 15/9 <i>Succisa pratensis</i> 60/1

В США максимальное проявление инвазии *Rhamnus cathartica* отмечено на ППП 3, находящейся на территории Ландшафтного арборетума. Здесь зафиксировано наибольшее число взрослых особей, и инвазионная популяция представляет собой монодоминантные заросли.

На пограничной с этой площадкой ППП 4 проводились эксперименты по реставрации территории от инвазии, после которых численность инвазионного вида значительно снизилась. На площадке отсутствуют взрослые особи, и *R. cathartica* представлен здесь только ювенильными экземплярами. По снижению численности вида обследуемые площадки во вторичном ареале располагаются в ряду ППП 3 > ППП 5 > ППП 4.

Инвазионные популяции жостера на территории США имеют более высокую семенную продуктивность, чем естественные популяции в Беларуси. Соответственно, отмечено и более высокое возобновление: даже при сильном затенении в сплошных зарослях жостера (ППП 3) численность его всходов составляла 20–30 шт/м², а в отсутствии затенения она возрастала (ППП 4) до 100–120 шт/м². До взрослого состояния доживают лишь единичные особи, но и этого количества растений достаточно для создания сплошных непроходимых зарослей. К тому же, вырубка растений вызывает бурный рост корневой поросли (ППП 4), что приводит в будущем к еще более плотным зарослям. Как показано на ППП 4, рубка растений жостера на небольших по площади участках может привести к положительному результату борьбы с этим видом лишь в том случае, если эти работы будут проводиться постоянно и через год-два будут дополнены мероприятиями по ручному опрыскиванию молодых отросших растений гербицидом по молодой листве.

Второе отличие между растениями *Rhamnus cathartica* в естественном и вторичном (инвазионном) ареале состоит в увеличении их габитуса. В Беларуси этот вид достигает на более 4–5 м в высоту при диаметре ствола на уровне груди не более 8–12 см. Американские экземпляры достигают в высоту 10–12 м, при стволе до 20–22 см в диаметре. К тому же, у американских растений отмечено наличие многочисленных шипообразных верхушек однолетних побегов.

Отмечены также различия в самих местах произрастания *Rhamnus cathartica*. По данным гербария Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси, более 80 % из просмотренных образцов этого вида в Беларуси собраны в различных формациях лесов: дубравы, сосняки, ельники, ясенники, березняки, черноольшаники, а также на их опушках и полянах, где отсутствуют песчаные бедные почвы. Остальные 20 % приурочены к разнообразным водотокам (преимущественно быстротекущим и без наличия заболоченных берегов) или водоемам (тоже с высокими сухими или сыроватыми берегами). Также следует отметить более частую встречаемость и приуроченность вида к моренным образованиям (особенно – к конечно-моренным грядам). Это говорит о положительном отношении вида к повышенному содержанию кальция в почве и ее довольно высокому плодородию. В условиях Беларуси жостер крайне редко становится синантропным видом или произрастает на заброшенных территориях. Во вторичном ареале в США, наоборот, *Rhamnus cathartica* чаще приурочен именно к нарушенным местообитаниям с пониженными показателями плодородия почвы.

Видовой состав растений на ППП. Определение видового состава растительности важно для выявления ряда характеристик исследуемых фитоценозов. На исследуемых ППП были выделены следующие ярусы: древесный (включая подрост), кустарниковый и травяной. Наибольшим видовым разнообразием отличается травяной ярус (максимальное число видов – 56 для ППП 1 – Беларусь и минимальное – 4 на ППП 3 – США, где сформировались сплошные заросли жостера). Далее детально охарактеризованы все ППП и проведен сравнительный анализ изучаемых параметров.

ППП 1 располагается вдоль крутого склона берега озера Болдук в окрестностях (0,8 км) деревни Войшкуны. Среда обитания – участок вдоль озера Болдук, имеющий холмисто-моренный рельеф. Тип экотопа – ельник-кисличник. Рядом с ППП 1 расположена тропиноподобная сеть и место стоянки автомашин. Почва здесь песчаная с большим количеством валунов, рН 7,2. Растения жостера располагаются узкой полосой шириной от 1 до 4 м вдоль берега озера. При этом непосредственно в лес не уходит почти ни один экземпляр вида.

Для ППП 1 зарегистрировано максимальное видовое разнообразие (табл. 2): в первом древесном ярусе доминирует ель, во втором древесном ярусе – ольха (2 вида), отмечен подрост 4 видов деревьев, в кустарниковом ярусе представлено 8 видов, в травяном ярусе – 56 видов. Здесь наблюдается повышенное участие доли синантропного компонента флоры, что обусловлено расположением ППП вдоль пешеходной лесной тропы, из-за чего происходит усиленный перенос мине-

ральных веществ, т. е. почва обогащается, становясь более плодородной. На ППП 1 не наблюдается значительного развития плотнодерновинных участков, и проростки жостера появляются как на полуоткрытых, так и на затененных фрагментах трансекты.

ППП 2 расположен на моренно-ледниковой, волнистой равнине в 100 м от поворота на населенные пункты Теляки–Скоры, в 1,7 км к западу от деревни Пасынки. Местообитание – природо-рожная полоса вдоль дороги Пасынки–Черевки. Состояние экотопа – стабильное. Происхождение экотопа – синантропный. Тип почвы – опесчаненный суглинок, pH 7,2.

Отмечена довольно высокая видовая насыщенность данного участка как в древесном ярусе (взрослые деревья – 2, подрост – 4 вида), так и в кустарниковом ярусе – 17 видов, а также и в травяном ярусе – 45 видов. При этом моховой ярус практически не выражен. Несомненно, что на видовое богатство площадки большое влияние оказало расположение данной территории в природо-рожном экотопе. Отсюда и участие древесно-кустарниковых видов заносного характера: вишня обыкновенная, яблоня домашняя, ирга колосистая, груша обыкновенная, черемуха поздняя. Это приводит к повышенному затенению участка. Есть предположение, что и популяция самого жостера слабительного также имеет заносный характер, поскольку он, как и описываемые выше заносные виды (вишня, ирга, черемуха) и др., также имеет сочные плоды, которые активно поедаются птицами. Семена жостера после прохождения через пищеварительный тракт птиц попадают в подстилку, где впоследствии прорастают. Кроме того, для успеха прорастания семян жостера большое значение имеет низкая степень задернения почвы, которая здесь и наблюдается. Заложенные площадки посещались неоднократно на протяжении полевых сезонов 2017, 2019 и 2021 гг.

ППП 3 – частная территория на границе с Ландшафтным арборетумом Университета Миннесоты (ЛАМ), которая находится в густом лесу. Топография – ровный, немного холмистый участок, возвышенная часть склона, крутизна <5 %. Почва – суглинок, pH 7,0.

На данном участке санитарные меры по борьбе с жостером слабительным не ведутся. Тип экотопа – дубрава кленово-липовая. Нарушенность – 40 % (средняя). Состояние экотопа – нестабильное.

ППП 3 характеризуется максимальным обилием жостера слабительного, представленного, в основном, взрослыми особями. В отличие от всех остальных изученных площадок, здесь отмечено очень мало видов (всего 4) травяного яруса (табл. 3). Следовательно, агрессивная инвазия *Rhamnus cathartica* приводит к значительному обеднению видового состава травяного яруса в фитоценозе.

Т а б л и ц а 3. Структура фитоценоза на ППП 3, наиболее сильно подвергнутой инвазии жостера (средняя высота растений/проективное покрытие, %)

T a b l e 3. Phytocenosis structure at PSP 3, with the most severe common buckthorn invasion (average plant height/projective cover, %)

Древесный ярус Tree layer	Подрост Undergrowth	Кустарниковый ярус Shrub layers	Травяной ярус Herb layer
<i>Quercus rubra</i> <i>Tilia americana</i> <i>Acer saccharum</i>	<i>Padus serotina</i> 15/2 <i>Fraxinus pensilvanica</i> 45/2 <i>Populus tremuloides</i> 15/1 <i>Acer saccharum</i> 20/1	<i>Rhamnus cathartica</i> 1/80 <i>Parthenocissus quinquefolia</i> 15/4 <i>Vitis riparia</i> 5/1 <i>Lonicera caerulea</i> 170/3 <i>Aronia melanocarpa</i> 25/1	<i>Galium spurium</i> <i>Poaceae sp.</i> 15/1 <i>Carex blanda</i> 15/<1 <i>Geum canadense</i> 15/<1

ППП 4 расположена в открытом дубовом лесу, окруженном полями (восстановление прерий), над озером Тамарак. Топография – относительно ровный, немного холмистый участок, возвышенная часть склона, крутизна <5 %. Почва – суглинок, pH 7,0. Тип экотопа – дубрава кленово-липовая. Нарушенность – 40 % (средняя степень; 4 года восстановления). Состояние экотопа – стабильное. На этом участке использовались все методы борьбы с изучаемым видом для сохранения естественного биоразнообразия, включая как контроль расселения инвазионных видов (физические, химические и биологические методы борьбы), так и поддержание жизнеспособности популяций аборигенных видов (высаживание активно плодоносящих аборигенных видов по

границе охраняемых территорий и подсаживание в популяции, которые сокращают численность, ювенильных особей, выращенных в питомнике из семян, собранных в той же популяции).

На ППП 4 жостер слабительный представлен ювенильными и незначительным количеством особей других возрастных состояний. Древесный ярус отсутствует. Для площадки характерна наибольшая доля травянистых растений (77 %), что, возможно, связано с уничтожением взрослых растений жостера и с осветлением напочвенного покрова. Соответственно, на свободных от жостера участках отмечается большое видовое разнообразие травянистых растений (до 31 вида) (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. Структура фитоценоза на ППП 4, где проведена борьба с жостером (средняя высота растений/проективное покрытие, %)

Table 4. Phytocenosis structure at PSP 4, where common buckthorn control measures were taken (average plant height/projective cover, %)

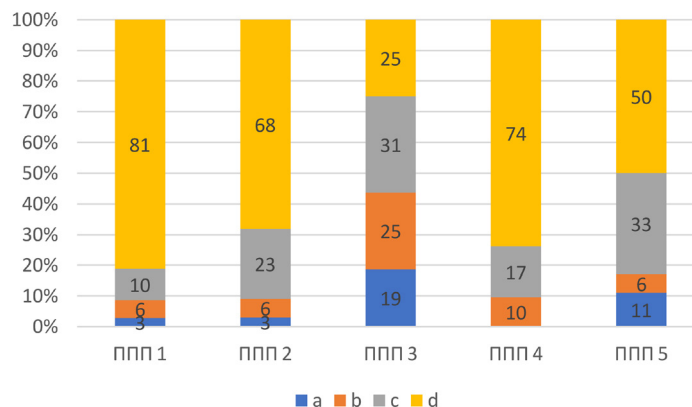
Подрост Undergrowth	Кустарниковый ярус Shrub layers	Травяной ярус Herb layer	
<i>Prunus serotina</i> <i>Quercus rubra</i> <i>Tilia americana</i> <i>Fraxinus pensylvanica</i>	<i>Rhamnus cathartica</i> 120–130/1–15 <i>Frangula alnus</i> 100/2 <i>Lonicera caerulea</i> 30/2 <i>Vitis riparia</i> 40/4 <i>Juniperus virginiana</i> 15/1 <i>Parthenocissus quinquefolia</i> <i>Corylus americana</i> 90/2	<i>Elymus</i> sp. 110/60 <i>Dactylis glomerata</i> 50/3 <i>Elymus hystrix</i> 140/3 <i>Euphorbia esula</i> 80/2 <i>Solanum dulcamara</i> 60/5 <i>Maianthemum racemosum</i> 15/2 <i>Plantago major</i> 15/2 <i>Hieracium</i> sp. 40/3 <i>Ambrosia artemisiifolia</i> 10/1 <i>Linaria vulgaris</i> 10/1 <i>Bouteloua curtipendula</i> 60/3 <i>Arctium minus</i> 20/1 <i>Carex pensylvanica</i> 15/2 <i>Asclepias syriaca</i> 110/3 <i>Aster</i> sp.1 20/2 <i>Aster</i> sp. 2 70/3 <i>Phalaris arundinacea</i> 100/1	<i>Xanthoxalis</i> sp. 10/2 <i>Galium</i> sp. 10/2 <i>Sorghastrum</i> 140/4 <i>Andropogon gerardii</i> 140/4 <i>Solidago canadensis</i> 120/2 <i>Verbena</i> sp. 90/1 <i>Trifolium pratense</i> 20/2 <i>Taraxacum officinale</i> 15/1 <i>Echinacea</i> sp. 80/1 <i>Polygonatum biflorum</i> 15/<1 <i>Viola sororia</i> 10/3 <i>Achillea millefolium</i> 50/1 <i>Rudbeckia</i> sp. 40/1 (R) <i>Phleum pratense</i> 80/2

Следует отметить, что в Миннесоте выявлена приуроченность жостера слабительного к почвам повышенной трофности. Но таких в штате большинство. Отношение вида к увлажнению негативное – на участках с повышенной влажностью или заболоченных он практически не отмечается. За длительный период культивирования вид сумел приспособиться к местным природным условиям и в массе внедриться в естественные ценозы, чему, без сомнения, способствовали птицы.

ППП 5. Топография – крутой склон берега реки (около 30°). Почва – песчаный суглинок, pH 7,0. Тип экотопа – нарушенная дубрава кленово-липовая. Нарушенность – 50 % (сильная степень нарушения людьми и оленями). Состояние экотопа – нестабильное.

На ППП 5 преобладают травянистые растения (50 %), а наименьшая доля видов отмечена для подроста (6 %). На долю кустарникового и древесного ярусов приходится 33 и 11 % соответственно. На рисунке представлено соотношение видов различных ярусов на ППП.

Из представленного графика видно, что в естественном ареале жостер растет в лесных фитоценозах с возобновляемым древесным ярусом, хорошо выраженным кустарниковым ярусом и преобладанием в спектре видов травяного яруса. Во вторичном ареале структура фитоценозов иная: преобладающим ярусом является кустарниковый, в этот же по высоте ярус входит и подрост древесных пород. Вследствие этого участок сильно затеняется, что приводит к существенному сокращению участия травянистых видов в фитоценозе, подвергшемся инвазии жостера. Там, где проводится борьба с инвазией жостера, структура растительного сообщества имеет тенденцию возврата к оптимальному соотношению ярусов, характерному для сообществ естественного ареала, а число видов травяного яруса увеличивается в 8 раз!



Доля участия видов различных ярусов в структуре фитоценозов:
a – взрослые деревья, *b* – подрост, *c* – кустарниковый ярус, *d* – травяной ярус

The share of various layer species in phytocenoses structure:
a – mature trees, *b* – undergrowth, *c* – shrub layer, *d* – herb layer

В белорусских популяциях наблюдается довольно сильная конкурентная борьба между видами (элементами этой экосистемы), которая формировалась на протяжении длительного периода. Поэтому соотношение между различными по возрасту экземплярами жостера довольно постоянно. В условиях вторичного ареала и нарушенности экотопов (США) межвидовые устойчивые связи не реализуются в полной мере, и тогда наблюдается значительное количество ювенильных особей вида (до нескольких десятков на квадратный метр, что не регистрируется в Беларуси). Устойчивость межвидовых связей – основа умеренной и постоянной численности жостера.

Rhamnus cathartica на Среднем западе США создает мозаичность в сообществах. Она наблюдалась при оценке биоразнообразия экотопа и анализе напочвенного покрова. Травяной ярус в зоне влияния фитогенного поля вида сильно обеднен по видовому составу и менее обилен, в то время как вне зоны влияния жостера наблюдается более высокое проективное покрытие травяного яруса и его более высокое видовое разнообразие. Некоторые виды произрастают в фитогенном поле жостера в меньшем количестве, нежели в местах его отсутствия, что возможно связано с аллелопатическим эффектом. Предложенная в ЛАУМ стратегия борьбы с жостером слабительным в США должна быть направлена, в первую очередь, на облысение участков и постоянное удаление на них малолетних особей (возраст от года до 5 лет). Таким образом, показано, что *R. cathartica* в США активно внедряется в антропогенно нарушенные участки, и при отсутствии мер контроля растения постепенно образуют сплошные заросли.

Высокая концентрация жостера влияет на естественное биоразнообразие сообществ, что подтверждается корреляционным и кластерным анализом. Число видов деревьев на пробных площадях варьировало от 0 до 3. Число видов кустарниковых растений на пробных площадях составляет от 17 (ППП 2, Беларусь) до 5 (ППП 3, США). Число видов травяного яруса варьировало от 56 (Беларусь) до 4 (ППП 3, США). Зависимость видового состава от внедрения жостера слабительного проявляется в снижении числа видов на ППП, что обусловлено увеличением сомкнутости крон этого инвазивного вида. Таким образом, более разнообразным по видовому составу оказалось сообщество на площадке, где жостер не доминирует, а менее – на площадке с максимальным его присутствием.

Внедрение жостера в естественные фитоценозы США снизило в них численность кустарников и травянистых растений. Это указывает на то, что жостер слабительный способствует снижению естественного разнообразия сообществ, особенно видов травяного яруса. Утрата биологического разнообразия ведет к ухудшению экономического, социального и экологического благополучия с очевидными последствиями для качества жизни человека. Знакомство с мерами сохранения естественного биологического разнообразия помогут сохранить наши аборигенные растения и наши ландшафты.

Заключение. В естественном ареале жостер произрастает в различных формациях лесов, на их опушках и полянах и крайне редко встречается в синантропных местообитаниях. Во вторичном ареале, наоборот, *Rhamnus cathartica* чаще приурочен именно к нарушенным местообитаниям с пониженными показателями плодородия почвы.

В естественном ареале *Rhamnus cathartica* произрастает чаще в виде одиночных экземпляров и зарослей не образует, а во вторичном ареале этот вид формирует плотные и непроходимые заросли. Численность естественных популяций жостера имеет тенденцию к снижению, тогда как в инвазионных популяциях вторичного ареала численность особей неуклонно возрастает.

В естественном ареале жостер достигает обычно более 4–5 м в высоту при диаметре ствола не более 8–12 см. Американские экземпляры вдвое выше (10–12 м), и стволы их в 2,5 раза толще (диаметр до 20–22 см).

Растения жостера в инвазионных популяциях на территории США имеют более высокую семенную продуктивность, чем в естественных популяциях в Беларуси.

В инвазионном ареале отмечено также более высокое возобновление: численность всходов жостера составляла 20–30 шт/м², а в отсутствии затенения возрастала до 100–120 шт/м².

Возможно, в ходе микроэволюции в США сформировался оригинальный морфотип, характеризующийся более мощным габитусом и наличием многочисленных шипообразных верхушек однолетних побегов. Это может быть связано с тем, что в Северной Америке в ходе преднамеренной интродукции использовался посадочный материал из разных частей евразийского ареала. Таким образом, наши данные подтверждают правомерность гипотезы повышения конкурентоспособности чужеродных видов во вторичном ареале (EICA, Evolution of Increased Competitive Ability) [14]. Во вторичном ареале по сравнению с естественным ареалом *Rhamnus cathartica* имеет более крупные размеры, более высокую семенную продуктивность, более высокую численность ювенильных особей, более высокую общую численность особей в популяции вплоть до формирования монодоминантных зарослей.

В естественном ареале жостер растет в лесных фитоценозах с возобновляемым древесным ярусом, хорошо выраженным кустарниковым ярусом и преобладанием в спектре видов травяного яруса. Во вторичном ареале в фитоценозах преобладают кустарники и подрост, что приводит к сильному затенению и существенному сокращению доли травянистых видов. После мер борьбы с инвазией жостера, структура растительного сообщества имеет тенденцию возврата к оптимальному соотношению ярусов, характерному для сообществ естественного ареала, а число видов травяного яруса увеличивается в 8 раз (33 против 4)!

Благодарности. Работа выполнена в рамках ГПНИ «Природные ресурсы и окружающая среда», задания 6.2, при поддержке комиссии по инвазионным видам Научного совета ботанических садов стран СНГ при МААН (программа ГБС РАН № 122042600141-3). Авторы выражают благодарность Д. Миллеру, М. Косту и А. Резницеку за помощь в сборе и анализе образцов.

Acknowledgement. The work is supported by the SPSI “Natural Resources and the Environment” and the commission on invasive species of the Scientific Council of Botanical Gardens of the CIS countries at the IAAS (GBC RAS programm no. 122042600141-3). We are grateful D. Miller, M. Kost, and A. Reznicek for their help in collecting and analyzing the samples.

Список использованных источников

1. Unraveling the life history of successful invaders / D. Sol [et al.] // Science. – 2012. – Vol. 337, N 6094. – P. 580–583. <https://doi.org/10.1126/science.1221523>
2. Worz, A. The temporal dynamics of a regional flora – the effects of global and local impacts / A. Worz, M. Thiv // Flora. – 2015. – Vol. 217. – P. 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.09.013>
3. Richardson, D. M. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns / D. M. Richardson, P. N. Pysek // Phytol. – 2012. – Vol. 196, N 2. – P. 383–396. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04292.x>
4. Pysek, P. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process / P. Pysek, P. E. Hulme // Ecoscience. – 2005. – Vol. 12, N 3. – P. 302–315. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-302.1>
5. Снижение естественного биоразнообразия фитоценозов как результат внедрения чужеродных инвазионных видов / Ю. К. Виноградова [и др.] // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VII Междунар. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2019. – С. 120–124.
6. The invasiveness of *Solidago canadensis* in the sanctuary “Prilepsky” (Belarus) / D. V. Dubovik [et al.] // Nature Conservation Research. – 2019. – Vol. 4, N 2. – P. 48–56. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.013>
7. van Boheemen, L. A. Rapid and repeated local adaptation to climate in an invasive plant / L. A. van Boheemen, D. Z. Atwater, K. A. Hodgins // New Phytologist. – 2019. – Vol. 222, N 1. – P. 614–627. <https://doi.org/10.1111/nph.15564>

8. Flora of North America. Vol. 12 *Rhamnaceae* [Electronic resource] // eFloras.org. – Mode of access: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10763. – Date of access: 19.10.2022.
9. Klionsky, S. Above- and belowground impacts of European buckthorn (*Rhamnus cathartica*) on four native forbs / S. Klionsky, K. L. Amatangelo, D. M. Waller // *Restor. Ecol.* – 2011. – Vol. 19, N 6. – P. 728–736. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.2010.00727.x>
10. Kurylo, J. *Rhamnus cathartica*: notes on its early history in North America / J. Kurylo, A. G. Endress // *Northeast. Nat.* – 2012. – Vol. 19, N 4. – P. 601–610. <https://doi.org/10.1656/045.019.0405>
11. Куликова, Г. Г. Основные геоботанические методы изучения растительности / Г. Г. Куликова; под ред. А. К. Тимонина. – М., 2006. – 152 с.
12. Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева [и др.]. – СПб., 2002. – 240 с.
13. Genetic and Ecological Comparisons between Belarus and Upper Midwest Populations of *Rhamnus cathartica* / D. Miller [et al.] // *Sharing Innovative and Practical Solutions. Abstracts of 2018 Upper Midwest Invasive Species Conference – North American Invasive Species Management Association (UMISC – NAISMA 2018)*, Rochester, Minnesota, USA, October 15–18, 2018. – Rochester; Minnesota, 2018. – P. 19–20.
14. Blossey, B. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis / B. Blossey, R. Notzold // *J. Ecology.* – 1995. – Vol. 83, N 5. – P. 887–889. <https://doi.org/10.2307/2261425>

References

1. Sol D., Maspons J., Vall-Llosera M., Bartomeus I., García-Peña G. E., Piñol J., Freckleton R. P. Unraveling the life history of successful invaders. *Science*, 2012, vol. 337, no. 6094, pp. 580–583. <https://doi.org/10.1126/science.1221523>
2. Worz A., Thiv M. The temporal dynamics of a regional flora – the effects of global and local impacts. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2015, vol. 217, pp. 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.09.013>
3. Richardson D. M., Pysek P. N. Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytologist*, 2012, vol. 196, no. 2, pp. 383–396. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04292.x>
4. Pysek P., Hulme P. E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process. *Ecoscience*, 2005, vol. 12, no. 3, pp. 302–315. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-302.1>
5. Vinogradova Yu. K., Dubovik D. V., Skuratovich A. N., Spiridovich E. V., Miller D. Reducing the natural biodiversity of phytocenoses as a result of the introduction of alien invasive species. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy VII Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [Principles and methods of biodiversity conservation: Proceedings of the VII International Science Conference]. Yoshkar-Ola, 2019, pp. 120–124 (in Russian).
6. Dubovik D. V., Skuratovich A. N., Miller D., Spiridovich E. V., Gorbunov Yu. N., Vinogradova Yu. K. The invasiveness of *Solidago canadensis* in the sanctuary “Prilepsky” (Belarus). *Nature Conservation Research*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 48–56. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.013>
7. van Boheemen L. A., Atwater D. Z., Hodgins K. A. Rapid and repeated local adaptation to climate in an invasive plant. *New Phytologist*, 2019, vol. 222, no. 1, pp. 614–627. <https://doi.org/10.1111/nph.15564>
8. Flora of North America. Vol. 12 *Rhamnaceae*. *eFloras.org*. Available at: <http://www.eFloras.org> (accessed 19 October 2022).
9. Klionsky S. M., Amatangelo K. L., Waller D. M. Above- and belowground impacts of European buckthorn (*Rhamnus cathartica*) on four native forbs. *Restoration Ecology*, 2011, vol. 19, no. 6, pp. 728–737. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.2010.00727.x>
10. Kurylo J., Endress A. G. *Rhamnus cathartica*: notes on its early history in North America. *Northeastern Naturalist*, 2012, vol. 19, no. 4, pp. 601–610. <https://doi.org/10.1656/045.019.0405>
11. Kulikova G. G. *Basic geobotanical methods for studying vegetation*. Moscow, 2006. 152 p. (in Russian).
12. Andreeva E. N., Bakkal I. Yu., Gorshkov V. V., Lyanguzova I. V., Maznaya E. A., Neshataeva V. Yu., Neshataeva V. Yu., Stavrova N. I., Yarmishko V. T., Yarmishko M. A. *Methods for studying forest communities*. Saint Petersburg, 2002. 240 p. (in Russian).
13. Miller D., Vlasava N. V., Skuratovich A. N., Spiridovich E. V. Genetic and Ecological Comparisons between Belarus and Upper Midwest Populations of *Rhamnus cathartica*. *Sharing Innovative and Practical Solutions. Abstracts of 2018 Upper Midwest Invasive Species Conference – North American Invasive Species Management Association (UMISC – NAISMA 2018)*, Rochester, Minnesota, USA, October 15–18, 2018. Rochester, Minnesota, 2018, pp. 19–20.
14. Blossey B., Notzold R. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *Journal of Ecology*, 1995, vol. 83, no. 5, pp. 887–889. <https://doi.org/10.2307/2261425>

Информация об авторах

Спиродович Елена Владимировна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, Минск, Республика Беларусь). E-mail: a.spirydovich@gmail.com. ORCID: 0000-0002-9674-7648.

Власова Анастасия Борисовна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, Минск, Республика Беларусь). E-mail: nastassia_vlasova@yahoo.com. ORCID: 0000-0003-0990-3532.

Information about the authors

Spirydovich Alena V. – Ph. D. (Biology), Associate Professor, Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2B, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.spirydovich@gmail.com. ORCID: 0000-0002-9674-7648.

Vlasova Nastassia B. – Ph. D. (Biology), Senior Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2B, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nastassia_vlasova@yahoo.com. ORCID: 0000-0003-0990-3532.

Агабалаева Елена Дмитриевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, Минск, Республика Беларусь). E-mail: plechischik@rambler.ru. ORCID: 0000-0003-3035-5040.

Дубовик Дмитрий Васильевич – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220012, Минск, Республика Беларусь). E-mail: dvdubovik73@gmail.com.

Скуратович Аркадий Николаевич – ст. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220012, Минск, Республика Беларусь). E-mail: arnica-ac@yandex.by.

Виноградова Юлия Константиновна – д-р биол. наук, гл. науч. сотрудник. Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (ул. Ботаническая, 4, 127276, Москва, Российская Федерация). E-mail: gbsad@mail.ru.

Решетников Владимир Николаевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий отделом. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, Минск, Республика Беларусь). E-mail: v.reshetnikov@cbg.org.by. ORCID: 0000-0002-1067-4346.

Ahabalayeva Alena D. – Ph. D. (Biology), Senior Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2B, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: plechischik@rambler.ru. ORCID: 0000-0003-3035-5040.

Dubovik Dmitry V. – Ph. D. (Biology), Leading Researcher. Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dvdubovik73@gmail.com.

Skuratovich Arkadzi N. – Senior Researcher. Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: arnica-ac@yandex.by.

Vinogradova Yulia K. – D. Sc. (Biology), Chief Researcher. N. V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (4, Botanicheskaya Str., 127276, Moscow, Russian Federation). E-mail: gbsad@mail.ru.

Reshetnikov Vladimir N. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Head of the Department. Central Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2B, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Reshetnikov@cbg.org.by. ORCID: 0000-0002-1067-4346.