

УДК 581.527.7(47)

# НАТУРАЛИЗОВАВШИЕСЯ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРАХ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: ГОМОГЕНИЗАЦИЯ ИЛИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ?

© 2018 Морозова О.В.

Институт географии Российской Академии Наук,  
119017, Москва, Старомонетный пер., 29;  
e-mail: [olvasmor@mail.ru](mailto:olvasmor@mail.ru)

Поступила в редакцию 10.04.2018

Деятельность человека, включая биологические инвазии, вызывает масштабные изменения в распределении организмов, одним из последствий которых является биотическая гомогенизация, выявленная в той или иной степени для разных биотических групп. Российские исследователи используют термин «унификация биоты» для объяснения усиления таксономического сходства между регионами в результате инвазий, но количественные оценки этого явления отсутствуют. Изменение сходства или различия региональных флор с учётом натурализовавшихся в них чужеродных видов оценено для областей средней полосы Европейской России на основе сравнения коэффициентов сходства Жаккара. Включение натурализовавшихся видов растений во флоры в целом увеличивает их различия благодаря дифференцированной натурализации в зависимости от природных условий. Однако присутствие разных структурных групп по-разному влияет на сходство/различия флор. Большой гомогенизирующий эффект имеют однолетние/двулетние виды в отличие от травянистых многолетников и древесных видов, а также виды, биогеографически связанные с анализируемыми флорами, по сравнению с видами, чьи природные ареалы лежат полностью за пределами территории Европейской России.

**Ключевые слова:** растения, чужеродные виды, натурализация, таксономическое сходство, гомогенизация/дифференциация флоры, особенности видов, Европейская Россия

## Введение

Нарушения естественной среды обитания в результате антропогенного воздействия и расселение чужеродных видов вызывают масштабные изменения в распределении организмов. Участие чужеродных видов увеличивает разнообразие в региональном и локальном масштабах [Sax, Gaines, 2003], но со временем расселение некоторых широко распространённых видов может привести к увеличению сходства между биотами. Это явление получило название «биотической гомогенизации» [McKinney, Lockwood, 1999]. Гомогенизация включает два разнонаправленных процесса: расширение ареалов одних видов, чужеродных, и сокращение ареалов других видов, аборигенных, в основном редких или эндемичных

[Olden, Poff, 2003]. На региональном уровне уменьшение разнообразия биот в результате вымирания видов не очевидно [Rahel, 2000; Sax, Gaines, 2003], тогда как гомогенизирующий эффект от присутствия чужеродных видов хотя бы в некоторой степени выявлен для многих биотических групп: беспозвоночных [Shaw et al., 2010; Burman et al., 2012], всех позвоночных животных [Winter et al., 2010], рыб [Rahel, 2000; Clavero, García-Berthou, 2006; Leprieur et al., 2008], птиц [Lockwood et al., 2000; Clergeau et al., 2006; La Sorte, McKinney, 2007], амфибий и рептилий [Smith, 2006], высших растений [Qian, Ricklefs, 2006; La Sorte et al., 2007; Winter et al., 2009, 2010]. Отмечено, что присутствие чужеродных видов часто оказывает также обратное действие на

разнообразие и усиливает различия биот [Olden, Prof, 2003; Qian, Ricklefs, 2006; Winter et al., 2010].

Степень гомогенизации может варьировать в зависимости от ряда факторов: характера рассматриваемой группы, региона происхождения видов и времени их появления на новом месте, типа местообитаний, инвазионного статуса видов и их некоторых характеристик. Для рыб по сравнению с другими биотическими группами гомогенизирующий эффект выявляется чаще [Rahel, 2000; Clavero, Garcna-Berthou, 2006; Leprieur et al., 2008; Villéger et al., 2011]. На примере ряда биотических групп обнаружено, что виды, биогеографически связанные с местом анализа (на уровне континента), увеличивают сходство биот, тогда как трансконтинентально перенесённые виды способствуют их дифференциации [McKinney, 2005; La Sorte, McKinney, 2006; Leprieur et al., 2008]. Для растений выявлено, что присутствие археофитов, то есть видов, занесённых давно (в европейских исследованиях до 1500 г.), приводит к гомогенизации флор, а неофитов – к дифференциации [La Sorte et al., 2007; Lososová et al., 2012].

При исследовании чужеродных флор иногда рассматриваются все виды независимо от их инвазионного статуса, или степени натурализации [Winter et al., 2010; Lososová et al., 2012], однако для растений разграничение по степени натурализации может существенно влиять на результаты сопоставления. Освоение видом новой среды вследствие антропогенного переноса включает несколько стадий: интродукцию/занос, натурализацию и инвазию, которые взаимосвязаны и вместе представляют собой континуальный процесс [Rušek, Richardson, 2006]. Закрепление вида на новой территории связано со стадией натурализации, то есть именно натурализовавшиеся виды «прочно» входят в состав флор/фаун, однако не так много детальных, аналитических исследований, направленных на выявление последствий процесса натурализации чужеродных видов в разных регионах. Для региональных флор Северной Америки, анализируемых по отдельным штатам, выявлено,

что натурализовавшиеся виды растений увеличивают сходство между удалёнными штатами и усиливают дифференциацию между близко расположенными [Qian, Ricklefs, 2006]. На основе анализа таксономической и филогенетической структур флор из 23 стран Winter и соавторы [Winter et al., 2009] подтвердили гомогенизацию европейской флоры в результате натурализации чужеродных видов, занесённых после 1500 г. Но для Чили на широтном градиенте различия во флорах её разных регионов с учётом присутствия натурализовавшихся чужеродных видов не обнаружены [Castro, Jaksic, 2008].

Российские исследователи для описания воздействия чужеродных видов на разнообразие природной биоты и теоретического объяснения усиления таксономического сходства между регионами используют термин «унификация биоты» [Панасенко, 2003; Малышев, Преловский, 2009; Тишков, 2016], однако непосредственная оценка сходства или различия биот разных регионов с присутствием и без присутствия чужеродных видов не проводилась. Средняя полоса Европейской России (ЕР), через которую проходят разные природные зоны (от южной тайги до степной зоны), и отдельные области которой имеют достаточно хорошую степень флористической изученности, представляет собой идеальный регион для исследования пространственных закономерностей разнообразия флоры. Цели данной работы – рассмотреть последствия натурализации видов растений на значительной территории, на примере областей средней полосы ЕР, в сравнительном аспекте: а) оценить, как изменится сходство/различие флор в результате натурализации видов, б) выявить, какие характеристики видов могут «усиливать» или «уменьшать» сходство флор.

### Материалы и методы

Нами использованы данные по сосудистым растениям следующих областей средней полосы ЕР: Владимирской, Воронежской, Ивановской, Калужской, Курской, Липецкой, Московской, Рязанской, Тульской, Тверской и Республики Мордовии. Выбор областей обуслов-

лен степенью их изученности и наличием доступной информации по составу как чужеродных, так и аборигенных видов растений [Александрова и др., 1996; Григорьевская и др., 2004; Казакова, 2004; Нотов, 2005, 2009; Полуянов, 2005; Борисова, 2007; Шереметьева и др., 2008; Хорун и др., 2009; Решетникова и др., 2010; Сосудистые растения..., 2010; Майоров и др., 2012; Серёгин, 2012; Хорун, Казакова, 2013; Маевский, 2014; Стародубцева и др., 2014; Карпухина и др., 2016; и др.], включая также более поздние публикации по находкам отдельных видов в указанных областях. Для формирования массива данных по натурализовавшимся видам, помимо региональных исследований, использованы материалы из базы данных по чужеродным видам растений ЕР (№ гос. регистрации 2011620495) [Морозова, 2002; Морозова, Борисов, 2010]. Степень натурализации чужеродных видов оценена с помощью классификации, учитывающей различные барьеры, которые преодолевают виды при попадании на новую территорию [Richardson et al., 2000; Blackburn et al., 2011], включая случайные виды, натурализовавшиеся и инвазионные.

Виды, которые являлись чужеродными в одной из частей области, а аборигенными в других её частях, так называемые «апофиты какой-либо части области», рассматривались как аборигенные для данной области. Виды с разной степенью натурализации в разных областях, учитывались только для тех регионов, где они натурализовались. В связи с неодинаковой степенью изученности флор исследуемых областей не рассматривались микровиды родов *Alchemilla*, *Taraxacum*, *Ranunculus*, *Euphrasia*, *Hieracium*, а также гибридные виды фиалок, роз. Находки видов *Parthenocissus* отнесены к *P. inserta*; некоторые виды рассмотрены в широком смысле: *Eragrostis pilosa*, *Erigeron annuus*, *Helianthus tuberosus*.

Из характеристик вида использованы тип жизненной формы и тип ареала. Тип жизненной формы определён для каждого вида как однолетник/двулетник, травянистый многолетник и древесный тип, куда включены деревья, одревесневшие лианы, кустарники и кустар-

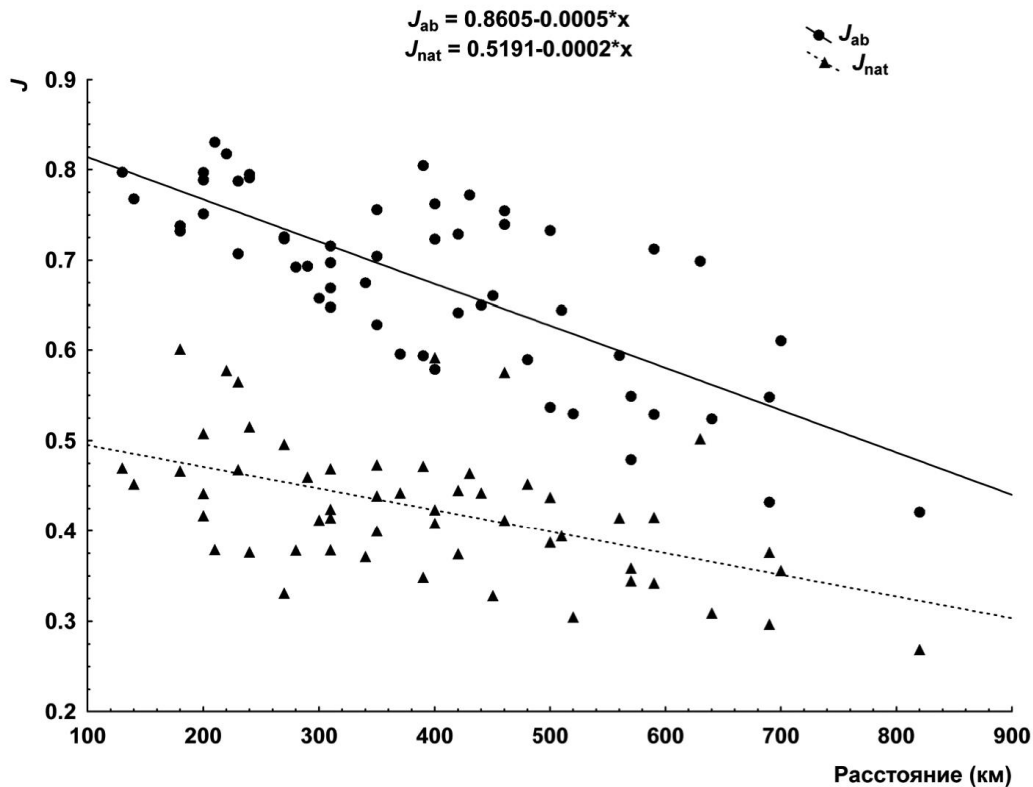
нички; информация о жизненных формах взята из сводок П.Ф. Маевского [2014] и П.Ю. Жмылёва и соавторов [2017]. Для чужеродных видов тип ареала охарактеризован двумя группами, первую образуют виды, которые являются чужеродными для всей территории ЕР (*чужеродные для ЕР*), а вторую – виды, часть природного ареала которых лежит на территории каких-либо областей ЕР (*чужеродные в ЕР*). Аналогичная терминология использована в исследованиях при изучении чужеродных видов больших территорий, например, при анализе чужеродной флоры Европы [Lambdon et al., 2008]: 1) виды, чужеродные для всей Европы (*alien to Europe*) и 2) чужеродные в одних регионах Европы, но аборигенные в других ее регионах (*alien in Europe*).

Гомогенизация оценена по сопоставлению видовых списков с участием и без участия натурализовавшихся чужеродных видов. В качестве оценочного индекса ( $H$ ) использована разность коэффициентов сходства Жаккара ( $J$ ), рассчитанных для региональных флор с участием натурализовавшихся видов ( $J_{tot}$ ) и только для аборигенных ( $J_{ab}$ ):  $H = J_{tot} - J_{ab}$  [Rahel, 2000; Qian, Ricklefs, 2006]. Положительный индекс указывает на гомогенизацию, а отрицательный свидетельствует о дифференциации. Полученные значения  $H$  разделены на классы (по 0.02) для сравнения частот распределения классов в каждой группе видов.

Расстояние между областями измерено как расстояние между геометрическими центрами контуров областей на карте в программе MapInfo 10.0. Расчёт коэффициентов сходства Жаккара проведён в программе Past 3.19, оценка сравнения средних  $J$  (с помощью критерия Уилкоксона), процентного соотношения жизненных форм во флорах (по критерию Манна-Уитни) и частот распределения  $H$  – в программе Statistica 8.0.

## Результаты

В исследованных 11 областях средней полосы ЕР насчитывается 1639 аборигенных видов. В этих регионах хотя бы в одной из областей натурализовались 628 чужеродных видов, из них *чужеродными для ЕР* являются



**Рис. 1.** Зависимость сходства флор областей от расстояния между ними;  $J_{ab}$  – коэффициент сходства для аборигенной фракции флор;  $J_{nat}$  – коэффициент сходства для фракции натурализовавшихся чужеродных видов.

292 вида. Число натурализовавшихся видов в областях варьирует от 164 до 366 и составляет от 12.0% до 17.5% от всей флоры, включая случайные чужеродные виды.

Коэффициенты сходства флор, рассчитанные на основе аборигенных видов, составляют от 0.42 до 0.83 (среднее  $0.68 \pm 0.1005$ ). Коэффициенты сходства для натурализовавшихся фракций флор ниже и меняются от 0.27 до 0.60 (среднее  $0.42 \pm 0.0749$ ). Наиболее близки географически рядом расположенные флоры, для чужеродных натурализовавшихся видов картина аналогичная (рис. 1).

Индекс гомогенизации варьирует от  $-0.11$  до  $0.02$ , что указывает и на уменьшение, и на увеличение сходства флор в результате натурализации чужеродных видов. Хотя, как показано на графике (рис. 2), основной эффект от добавления натурализовавшихся чужеродных видов к флорам средней полосы ЕР – дифференцирующий, поскольку большинство значений  $H$  меньше 0, и это противоречит общераспространённому среди российских исследова-

телей мнению об унификации флоры вследствие биотических инвазий. С увеличением расстояния между флорами дифференциация становится меньше, хотя эта тенденция выражена не явно.

Среди натурализовавшихся чужеродных видов преобладают травянистые многолетние растения (39.6%), малолетние растения (однолетние/двулетние) составляют 33.3%, древесные виды – 27.1%.

По типу ареала незначительно преобладают чужеродные в ЕР виды, на долю которых приходится 53.5%, чужеродные для ЕР виды составляют 46.5%. Наибольшая величина среднего значения коэффициентов сходства между регионами в группе жизненных форм отмечена для однолетних видов, а по типу ареала – для чужеродных в ЕР видов (табл.).

Анализ распределения частот  $H$  для разных групп позволил установить, что наибольший гомогенизирующий эффект имеют малолетние виды, куда отнесены однолетники и двулетники, по сравнению с многолетними и древес-

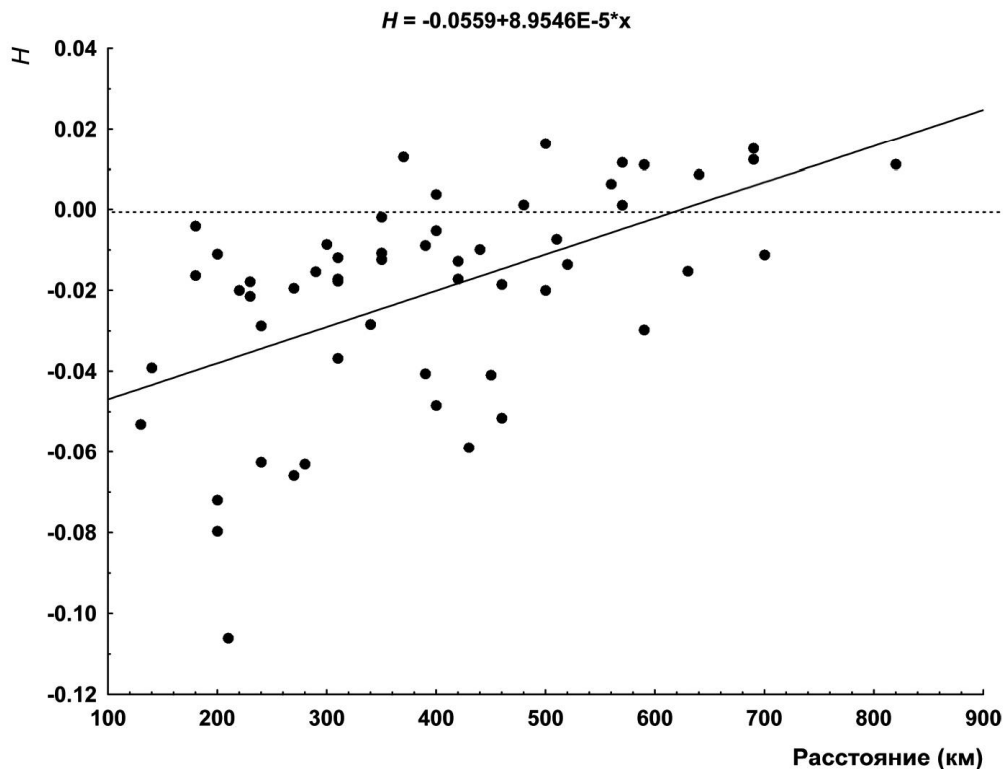


Рис. 2. Изменение индекса гомогенизации ( $H$ ) для региональных флор в зависимости от расстояния между флорами.

ными видами (табл. 1, рис. 3), и чужеродные в ЕР по сравнению с чужеродными для ЕР (табл. 1, рис. 4).

### Обсуждение

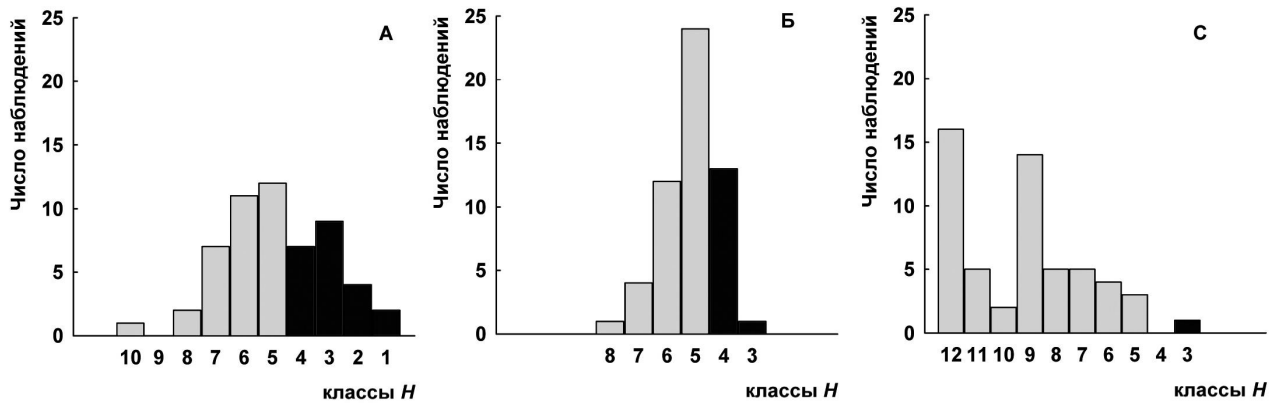
По результатам данного исследования можно сделать вывод, что присутствие натурали-

зовавшихся чужеродных видов в региональных флорах в целом увеличивает дифференциацию флор, а не их гомогенизацию. Связано это с тем, что общее видовое богатство флор растёт быстрее, чем число общих видов во флорах, соответственно коэффициенты сходства становятся меньше при добавлении чу-

Таблица. Распределение натурализовавшихся видов по жизненным формам и типам ареалов

Категория	Группа	Число видов	$J$ (среднее $\pm$ SD)	Число пар с $H > 0$	Число пар с $H < 0$
Жизненная форма	Однолетники/ двулетники	209	$0.5158 \pm 0.0753$	22	33
	Травянистые многолетники	249	$0.3860 \pm 0.0801$	14	41
	Древесные	170	$0.3438 \pm 0.0922$	1	54
Тип ареала	Чужеродные для ЕР	292	$0.4713 \pm 0.0856$	13	42
	Чужеродные в ЕР	336	$0.5753 \pm 0.0886$	34	21

Примечание:  $J$  – коэффициент сходства Жаккара, все средние значения  $J$  значимо различаются,  $p < 0.001$ ;  $H$  – индекс гомогенизации.

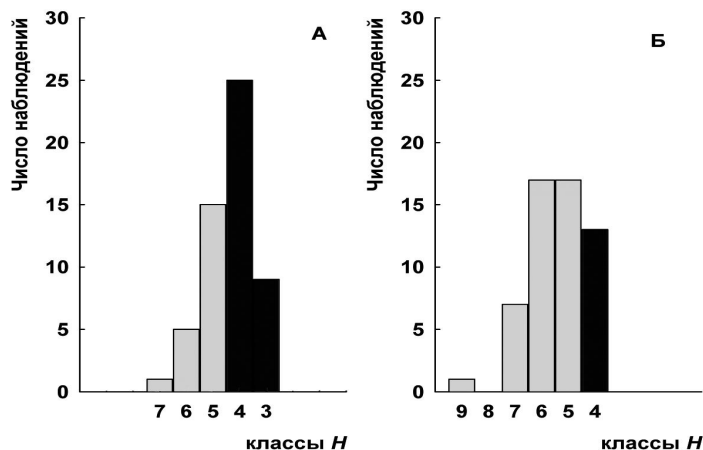


**Рис. 3.** Встречаемость индекса гомогенизации  $H$  в каждом из классов в разных фракциях жизненных форм: А – однолетники/двулетники, Б – травянистые многолетники, С – древесные виды. Чёрные прямоугольники –  $H > 0$ , серые –  $H < 0$ .

жужеродных видов в результате участия значительного числа видов в каждой флоре и небольшого числа общих видов в натурализовавшихся фракциях. Так, более половины рассматриваемых чужеродных видов (52.7%) натурализовались лишь в 1–2 областях, в большей части областей (9–11) – только 16.0% видов, а во всех областях – 8.6% от всего числа чужеродных видов данных областей (54 вида из 21 семейства).

Дифференцированный характер натурализации можно объяснить следующими причинами. Во-первых, натурализация видов во многом зависит от климатических факторов, и, соответственно, в разных климатических условиях виды будут иметь разный инвазионный

статус. Классический пример – *Ambrosia artemisiifolia*, которая заносится во многие регионы ЕР, но натурализовалась в областях южнее 56–55° с. ш. Широколиственно-лесная и лесостепная зоны являются барьером для натурализации ряда видов, которые натурализуются в них и южнее, а в более северных регионах и соответствующих областях являются случайными видами [Виноградова и др., 2010]. Основной лимитирующий фактор – температура, поскольку некоторые виды не успевают пройти полный жизненный цикл из-за недостатка тепла. Среди видов, чужеродных для ЕР, помимо амброзии – это, например, *Cyclachaena xanthiifolia*. Из чужеродных в ЕР это в основном виды лесостепной и степной зон, которые



**Рис. 4.** Встречаемость индекса гомогенизации  $H$  в каждом из классов для фракций с разным типом ареала: А – виды, чужеродные в ЕР, Б – виды, чужеродные для ЕР. Чёрные прямоугольники –  $H > 0$ , серые –  $H < 0$ .

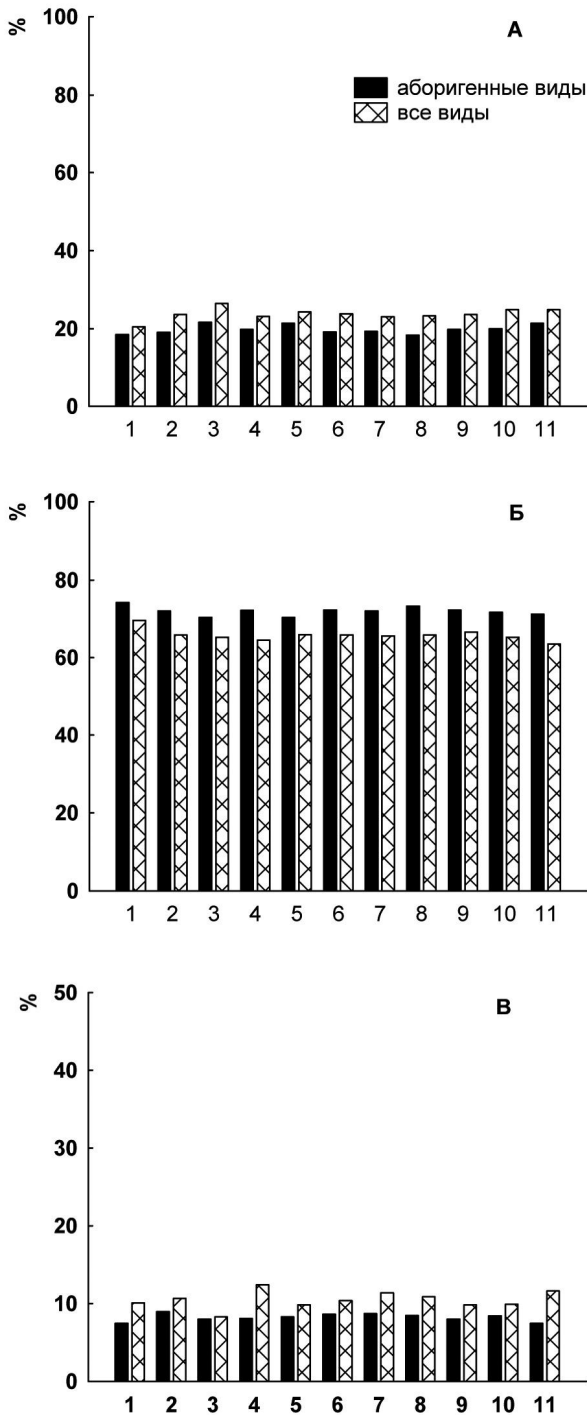
заносятся и натурализуются в лесных областях, но также дифференцированно (например, *Acer tataricum*, *Alyssum alyssoides*, *Anisantha tectorum*, *Artemisia austriaca*, *Carduus acanthoides*, *Echinops sphaerocephalus*, *Gypsophila paniculata*, *Lathyrus tuberosus* и др.). Зависимость натурализовавшихся видов растений от климата выявлена для стран Европы [Lambdon et al., 2008], для Чили отмечено, что натурализовавшиеся чужеродные виды «повторяют» закономерности в распределении аборигенных видов [Castro, Jaksic, 2008]. Во-вторых, для обоснования в регионе многим видам растений необходим значительный временной интервал, натурализация и, соответственно, гомогенизация флор зависит от времени появления видов в регионах [Lososová et al., 2012; Ryšek et al., 2014].

Величина индекса гомогенизации региональных флор различается в зависимости от типа видовых ареалов: виды, биогеографически связанные с анализируемыми флорами, при натурализации в других регионах континента увеличивают сходство флор, а виды, чьи первичные ареалы лежат полностью за пределами территории ЕР, увеличивают различия флор (табл. 1, рис. 4). В англоязычной литературе, посвящённой исследованиям гомогенизации, первые названы «перемещёнными» (translocated) видами, а вторые – чужеродными экзотическими (exotic) [Leprieur et al., 2008]; при анализе чужеродной флоры больших территорий они обозначены как *чужеродные для конкретного региона* (например, *alien to Europe*) и *чужеродные в регионе* (*alien in Europe*) [Lambdon et al., 2008]. Различия в эффекте гомогенизации от этих двух групп обнаружены для рыб [McKinney, 2005; Leprieur et al., 2008] и растений [McKinney, 2005; La Sorte, McKinney, 2006; La Sorte et al., 2007], и они в общем виде аналогичны результатам, полученным для флор Европейской России. Однако объяснения этого феномена для разных биотических групп различаются. При исследовании ихтиофауны отмечено, что усиление дифференциации в результате анализа только «экзотических» видов может быть связано с различиями в схемах интродукции рыб в разные

речные бассейны, тогда как у «перемещённых» видов происходит расширение их ареалов за счёт соседних областей [Leprieur et al., 2008]. Во флорах средней полосы ЕР расширение ареалов отмечено для *чужеродных в ЕР* видов. Ширина распространения, измеренная как среднее число областей на один вид, наибольшая в этой группе по сравнению с *чужеродными для ЕР* видами: для аборигенных видов эта величина составляет 2.4, с учётом натурализовавшихся *чужеродных в ЕР* видов – 6.1, с учётом *чужеродных для ЕР* видов – 4.0. Бóльшее распространение в группе «перемещённых», или *чужеродных в ЕР* видов можно объяснить также тем, что 1) такие виды лучше адаптированы к местным экологическим условиям, 2) диаспорический пресс для таких видов выше, благодаря близко расположенным источникам распространения [La Sorte et al., 2007].

Для гомогенизации помимо таксономического аспекта можно выделить функциональный (англ. functional homogenization) [Olden et al., 2004; Olden, 2006; Qian, Guo, 2010]. Обычно функциональную гомогенизацию связывают с усилением подобия биот вследствие увеличения в них числа видов, выполняющих одинаковые экосистемные функции [Olden et al., 2004]. Применительно к региональным биотам можно говорить об изменении в соотношении различных групп видов в структуре биоты. Во флорах средней полосы ЕР в биоморфологическом спектре и аборигенных фракций, и всех флор, то есть с добавлением натурализовавшихся видов, преобладают травянистые многолетники по сравнению с однолетниками/двулетниками и древесными видами, но включение соответствующих групп натурализовавшихся видов немного меняет процентное соотношение этих групп в общем спектре флор: увеличиваются доли однолетних/двулетних и древесных видов, для изменений доли травянистых многолетников значимых различий не выявлено (рис. 5).

Увеличение доли однолетних/двулетних видов в наибольшей степени способствует гомогенизации флор (рис. 3). Расселение малолетних видов может быть связано с тем, что та-



**Рис. 5.** Доли однолетних/двулетних (А), травянистых многолетних (Б) и древесных видов (С) в биоморфологических спектрах региональных флор средней полосы Европейской России. Области: 1 – Тверская, 2 – Ивановская, 3 – Владимирская, 4 – Московская, 5 – Калужская, 6 – Рязанская, 7 – Тульская, 8 – Республика Мордовия, 9 – Курская, 10 – Липецкая, 11 – Воронежская. Категория «все виды» включает аборигенные и натурализовавшиеся чужеродные. Различия между аборигенными и всеми видами достоверны по критерию Манна-Уитни ( $U$ ) для однолетних/двулетних и древесных видов ( $p < 0.0001$ ), для травянистых многолетних они не значимы:  $U = 1.84, p = 0.07$ .

кие виды часто имеют короткий жизненный цикл и высокую скорость роста, что облегчает их адаптацию к разным условиям; они продуцируют большое количество семян, которые имеют небольшие размеры и вес, что способствует быстрому расселению [Rejmánek, Richardson, 1996]. Аналогичный бóльший гомогенизирующий эффект от присутствия однолетних/двулетних натурализовавшихся видов выявлен для региональных флор Северной Америки [Qian, Guo, 2010].

### Заключение

Включение натурализовавшихся видов растений во флоры средней полосы ЕР в целом увеличивает разнообразие и дифференциацию флор благодаря дифференцированной натурализации в зависимости от климатических условий. Однако присутствие разных структурных групп по-разному влияет на сходство/различия флор. Увеличению сходства флор способствуют однолетние/двулетние виды в отличие от травянистых многолетних и древесных видов, а также виды, биогеографически связанные с анализируемыми флорами, по сравнению с видами, чьи природные ареалы лежат полностью за пределами территории Европейской России.

Проведённый анализ не соответствует мнению российских авторов об однозначной «унификации биоты» в результате вселения чужеродных видов и подтверждает точку зрения некоторых исследователей [La Sorte et al., 2007], что биотическая гомогенизация не является неизбежным фактом при биологических инвазиях.

### Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Выявление биотических индикаторов устойчивого развития и оптимизации природопользования, создание биогеографических основ территориальной охраны природы» (0148-2018-0014, ИГ РАН).

### Литература

Александрова К.И., Казакова М.В., Новиков В.С., Ржевуская Н.А., Тихомиров В.Н. Флора Липецкой области. М.: Аргус, 1996. 376 с.



- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Ивановский государственный университет, 2007. 188 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Хлызова Н.Ю., Агафонов В.А. Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2004. 320 с.
- Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна: Гос. ун-т «Дубна», 2017. 325 с.
- Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово, 2004. 388 с.
- Карпухина Е.А., Алексеев Ю.Е., Жмылёв П.Ю., Лазарева Г.А. Флора городского округа Дубна. Дубна: Гос. ун-т «Дубна», 2016. 265 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.
- Мальшев Ю.С., Преловский В.А. Инвазийные виды млекопитающих в заповедниках и национальных парках Восточной Сибири // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 2. С. 88–97.
- Морозова О.В. База данных по адвентивным видам растений (Alien plant Species) // Материалы совещания по экологической безопасности России. М.: IUCN, 2002. С. 83–94.
- Морозова О.В., Борисов М.М. Веб-ориентированная геoinформационная система по чужеродным видам растений Европейской России // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 47–55.
- Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1. Высшие растения. 4-я версия, перераб. и доп. Тверь: Тверской гос. университет, 2005. 156 с.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Тверской гос. университет, 2009. 473 с.
- Панасенко Н.Н. Флора сосудистых растений города Брянска // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 45–52.
- Полуянов А.В. Флора Курской области. Курск: Курский гос. ун-т, 2005. 264 с.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А. Калужская флора: аннотированный список видов Калужской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 548 с.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Т.Б. Силаева, И.В. Кирухин, Г.Г. Чугунов (и др.); под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Издательство Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Стародубцева Е.А., Морозова О.В., Григорьевская А.Я. Материалы к «Чёрной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 133–149.
- Тишков А.А. Биогеография антропоцена Северной Евразии: к методологии оценки актуального биоразнообразия // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2016. Т. 54. С. 405–440.
- Хорун Л.В., Казакова М.В. Флористический состав и натурализация адвентивных видов Рязанской области // Вестник Удмуртского университета. 2013. Вып. 2. С. 43–47.
- Хорун Л.В., Казакова М.В., Палкина Т.А., Ламзов Д.С. Новые и редкие виды растений во флоре Рязанской области // Бюлл. МОИП, отд. биологический. 2009. Т. 114, вып. 6. С. 64–65.
- Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области / Под ред. В.С. Новикова. М.: Изд-во Ботанического сада МГУ; Тула: Гриф и К, 2008. 274 с.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U., Richardson D.M. A proposed unified framework for biological invasions // Trends in Ecology and Evolution. 2011. Vol. 26. P. 333–339.
- Burman S.G., Aronson R.B., van Woesik R. Biotic homogenization of coral assemblages along the Florida reef tract // Marine Ecology Progress Series. 2012. Vol. 467. P. 89–96.
- Castro S.A., Jaksic F.M. How general are global trends in biotic homogenization? Floristic tracking in Chile, South America // Global Ecology and Biogeography. 2008. P. 1–8.
- Clavero M., García-Berthou E. Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula // Ecological Applications. 2006. Vol. 16. P. 2313–2324.
- Clergeau P., Croci S., Jokimäki J., Kaisanlahti-Jokimäki M.L., Dinetti, M. Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes // Biological Conservation. 2006. Vol. 127. P. 336–344.
- La Sorte F.A., McKinney M.L. Compositional similarity and the distribution of geographical range size for assemblages of native and non-native species in urban floras // Diversity and Distributions. 2006. Vol. 12. P. 679–686.
- La Sorte F.A., McKinney M.L. Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna // Journal of Biogeography. 2007. Vol. 34. P. 2159–2167.
- La Sorte F.A., McKinney M.L., Pyšek P. Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. P. 913–921.

- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilf M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Leprieur F., Beauchard O., Huguény B., Grenouillet G., Brosse S. Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna // *Diversity and Distributions*. 2008. Vol. 14. P. 291–300.
- Lockwood J.L., Brooks T.M., McKinney M.L. Taxonomic homogenization of global avifauna // *Animal Conservation*. 2000. Vol. 3. P. 27–35.
- Lososová Z., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Hajek O., Kintrová K., Laníková D., Otýpková Z., Řehořek V. Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types // *Biological Conservation*. 2012. Vol. 145. P. 179–184.
- McKinney M.L. Species introduced from nearby sources have a more homogenizing effect than species from distant sources: evidence from plants and fishes in the USA // *Diversity and Distributions*. 2005. Vol. 11. P. 367–374.
- McKinney M.L., Lockwood J.L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction // *Trends in Ecology and Evolution*. 1999. Vol. 14. P. 450–453.
- Olden J.D. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography // *Journal of Biogeography*. 2006. Vol. 33. P. 2027–2039.
- Olden J.D., Poff N.L. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization // *Am. Nat.* 2003. Vol. 162(4). P. 442–460.
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.R., Douglas M.E., Fausch K.D. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization // *Trends in Ecology and Evolution*. 2004. Vol. 19. No. 1. P. 18–24.
- Pyšek P., Manceur A.M., Alba C., McGregor K.F., Pergl J., Štajerová K., Chytrý M., Danielka J., Kartesz J., Klimešová J., Lučanová M., Morovcová L., Nishino M., Sádlo J., Suda J., Tichý L., Kühn I. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time // *Ecology*. 2014. Vol. 96 (3). P. 762–774.
- Pyšek P., Richardson D.M. The biogeography of naturalization in alien plants // *Journal of Biogeography*. 2006. Vol. 33. P. 2040–2050.
- Qian H., Guo Q. Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America // *Diversity and Distributions*. 2010. Vol. 16. P. 119–125.
- Qian H., Ricklefs R.E. The role of exotic species in homogenizing the North American flora // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9. P. 1293–1298.
- Rahel F.J. Homogenization of fish faunas across the United States // *Science*. 2000. Vol. 288. P. 854–856.
- Rejmánek M., Richardson D.M. What attributes make some plant species, more invasive? // *Ecology*. 1996. Vol. 77. P. 1655–1661.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. Vol. 18. No. 11. P. 561–566.
- Shaw J.D., Spear D., Greve M., Chown S.L. Taxonomic homogenization and differentiation across Southern Ocean Islands differ among insects and vascular plants // *Journal of Biogeography*. 2010. Vol. 37. P. 217–228.
- Smith K. Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 127. P. 327–335.
- Villéger S., Blanchet S., Beauchard O., Oberdorff T., Brosse S. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. Vol. 108 (44). P. 18003–18008.
- Winter M., Schweiger O., Klotz S., 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 // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009. Vol. 106 (51). P. 21721–21725.
- Winter M., Kühn I., La Sorte F.A., Schweiger O., Nentwig W., Klotz S. The role of non-native plants and vertebrates in defining patterns of compositional dissimilarity within and across continents // *Global Ecology and Biogeography*. 2010. P. 1–11.

# NATURALIZED ALIEN SPECIES IN THE FLORAS OF THE MIDDLE PART OF EUROPEAN RUSSIA: HOMOGENIZATION OR DIFFERENTIATION?

© 2018 Morozova O.V.

Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences,  
119017, Moscow, Staromonetny per., 29;  
e-mail: [olvasmor@mail.ru](mailto:olvasmor@mail.ru)

Human activities, including biological invasions, cause large-scale changes in the distribution of organisms, one of the consequences of which is biotic homogenization, revealed to various degrees for different biotic groups. Russian researchers use the term “unification of biota” to explain the increasing in taxonomic similarity between regions as a result of invasions, but there are no quantitative estimates of this phenomenon. The change in the similarity or difference in regional floras taking into account alien species naturalized in them is estimated for the regions of the middle part of the European Russia on the basis of a comparison of the Jaccard similarity coefficients. Inclusion of naturalized plant species into flora increases their differences due to differentiated naturalization depending on natural conditions. However, the presence of different structural groups affects the similarity/differences in floras differently. The annual/biennial species have a greater homogenizing effect unlike herbaceous perennials and tree species, species alien *in* European Russia (biogeographically associated with the floras under analysis) unlike alien *to* European Russia species (with natural ranges outside the territory of European Russia). The analysis does not correspond to the opinion of Russian authors on unambiguous “unification of biota” as a result of alien species introduction and confirms the point of view of some researchers that biotic homogenization is not an inevitable fact in biological invasions.

**Key words:** plants, alien species, naturalization, taxonomic similarity, homogenization/differentiation of flora, species traits, European Russia.