

# СООТНОШЕНИЕ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ МОНО- И ПОЛИДОМИНАНТНЫХ СООБЩЕСТВ В СИНАНТРОПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С РАЗНЫМ УЧАСТИЕМ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ

© 2023 Акатов В.В.<sup>а,\*</sup>, Акатова Т.В.<sup>б</sup>, Ескина Т.Г.<sup>б</sup>, Сазонец Н.М.<sup>а</sup>, Чефранов С.Г.<sup>а</sup>

<sup>а</sup> Майкопский государственный технологический университет, г. Майкоп, 385000, Россия

<sup>б</sup> Кавказский государственный природный биосферный заповедник, г. Майкоп, 385000, Россия

\*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023. После доработки 01.07.2023. Принята к публикации 02.08.2023

Если инвазия чужеродных видов в растительный покров ведёт к росту площади монодоминантных сообществ, то это может иметь негативные последствия для других видов растений в долгосрочной перспективе. Мы сопоставили частоту встречаемости сообществ с доминированием чужеродных видов, с доминированием аборигенных видов, а также полидоминантных сообществ на 71 участке синантропной растительности в окрестностях населённых пунктов Республики Адыгея и Краснодарского края (Россия). Результаты показали, что участки с более высокой частотой доминирования чужеродных видов характеризуются преимущественно более низкой частотой доминирования аборигенных видов, так же, как и более низкой встречаемостью полидоминантных сообществ, а, соответственно, более высокой встречаемостью монодоминантных сообществ в целом. При этом особенности биологии чужеродных видов растений, достигающих на изученных участках высокого покрытия, позволяют предположить, что это связано, скорее, со способностью чужеродных видов быстро заселять нарушенные (открытые) местообитания, чем вытеснять аборигенные виды из сомкнутых травостоев. Поэтому влияние оцениваемого нами фактора на флористическое богатство синантропной растительности района исследования можно рассматривать как ограниченное. Однако в других регионах мира, как следует из известных нам публикаций, оно может быть значительным.

**Ключевые слова:** синантропная растительность, проективное покрытие, частота доминирования, чужеродные доминанты, аборигенные доминанты, полидоминантные сообщества.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-02-12

## Введение

Результаты многих исследований показывают, что характер и сила воздействия доминантов на сопутствующие виды растений нередко слабо зависят от их происхождения [Davis et al., 2011; Blackburn et al., 2019; Czarniecka-Wiera et al., 2019; Hejda et al., 2021; Акатов и др., 2022 а]. Поэтому смена в растительном покрове местных доминантов чужеродными не должна иметь значительных последствий для фиторазнообразия регионов-реципиентов. При этом по нескольким причинам увеличение площади участков растительного покрова с доминированием чужеродных видов всё же нельзя рассматривать как безопасное в этом отношении. В частности, поскольку некоторые из них способны радикально изменять местообитания [Levine et al., 2003; Виноградова и др., 2010;

Rejmánek et al., 2013]. Кроме того, травяные сообщества, в том числе синантропные, часто характеризуются отсутствием хорошо выраженных доминантов (то есть являются полидоминантными). Как следует из наших данных, на юге России их доля на участках синантропной растительности варьирует от 29 до 56%, в среднем – 38% [Акатов и др., 2022 б]. Инвазия чужеродных видов в такие сообщества и достижение ими состояния доминирования приведёт к росту суммарной площади участков растительности с высоким покрытием доминантов (в целом как аборигенных, так и чужеродных) и, соответственно, с относительно низким локальным видовым богатством в отличие от ситуации, когда объектом инвазии оказываются исходно монодоминантные сообщества (то есть чужеродные доминанты сменяют аборигенные). Следстви-

ем такого процесса может стать снижение встречаемости многих сопутствующих видов растений и в результате увеличение риска их исчезновения с крупных участков растительного покрова в долгосрочной перспективе, например, в результате изменения климата, флуктуаций среды или воздействия фитофагов. Такой эффект известен под названием «отложенное вымирание» («extinction debt»). Чаще его рассматривают в качестве причины сокращения биоразнообразия фрагментированных сообществ [Tilman et al., 1994; Gibb, Hochuli, 2002; Kuussaari et al., 2009; и др.], но в последние годы данное понятие стали использовать и в инвазионной экологии [Heard et al., 2012].

Таким образом, от того, ведёт ли инвазия чужеродных видов растений к росту площади монодоминантных сообществ в растительном покрове, могут в определённой степени зависеть долгосрочные последствия этого процесса для его видового богатства. Однако мы не смогли обнаружить в литературе какую-либо информацию по данному вопросу. В нашем исследовании мы постарались восполнить этот пробел. С этой целью мы оценили, как степень участия чужеродных видов в формировании синантропной растительности окрестностей населённых пунктов юга России влияет на число и частоту доминирования аборигенных видов (1), частоту встречаемости сообществ с высокой степенью доминирования (2) и частоту встречаемости полидоминантных сообществ (3).

### Материал и методы

Исследование было выполнено в окрестностях г. Майкопа Республики Адыгея (Западный Кавказ, долина р. Белой, 180–260 м над ур. м., координаты мест сбора фактического материала: 44°36'31" с. ш., 40°03'10" в. д.; 44°34'16" с. ш., 40°08'37" в. д.; 44°36'09" с. ш., 40°02'38" в. д. и 44°34'03" с. ш., 40°05'22" в. д.) и двух населённых пунктов – Кирпичное и Агуй-Шапсуг – Туапсинского района Краснодарского края (долины рек Туапсе и Агой, 60–80 м над ур. м., координаты: 44°09'51" с. ш., 39°12'12" в. д. и 44°10'39" с. ш., 39°03'53" в. д., соответственно). Объектами исследования явились относительно однородные

участки растительного покрова площадью по 0.15–0.2 га (sampling plots – SP), включающие сообщества антропогенных местообитаний (пустырей, залежей, обочин дорог и др.). В пределах каждого из таких участков регулярным способом было заложено 100–150 учётных площадок по 1 м<sup>2</sup> (accounting plots – AP). На каждой учётной площадке была оценена роль доминирующих видов (виды, имеющие более высокое проективное покрытие, чем другие виды) в формировании травостоя по пятибалльной шкале: 1 – доминант глазомерно определить невозможно (полидоминантное сообщество); 2 – доминант глазомерно может быть определён, при этом его проективное покрытие составляет менее 40%; 3 – проективное покрытие доминирующего вида – 41–60%; 4 – 61–80%; 5 – более 80%. Общее число заложённых пробных участков (SP) составило 71 (50 – в окрестностях г. Майкопа, 21 – в Туапсинском районе), общее число учётных площадок (AP) – 9078.

На основе полученных данных были рассчитаны значения нескольких характеристик: 1) доля AP с полидоминантными сообществами в пределах пробного участка (SHwd); 2) доля AP с покрытием доминантов менее 40%, 41–60%, 61–80%, более 80%; 3) число аборигенных (Sab) и чужеродных (Sex) доминантов; 4) доли AP с доминированием чужеродных (SHex) и аборигенных (SHab) видов растений.

Для решения поставленных задач доля AP с доминированием чужеродных видов (SHex) была сопоставлена: 1) с долей AP с доминированием аборигенных видов (SHab), 2) с долей AP с полидоминантными сообществами (SHwd), 3) с соотношением SHab/SHwd, 4) с долей AP с проективным покрытием доминантов (независимо от происхождения) более 60% и 80%, 5) с числом чужеродных (Sex) и аборигенных (Sab) доминантов.

Мы предположили, что если рост частоты доминирования чужеродных видов происходит преимущественно за счёт полидоминантных сообществ, то следует ожидать отрицательной корреляции между SHex и SHwd и положительной корреляции между SHex и соотношением SHab/SHwd. Если область доминирования чужеродных видов увеличи-

вается преимущественно путём вытеснения аборигенных доминантов, то следует ожидать отрицательной корреляции между SHex и SHab в сочетании с отрицательной корреляцией между SHex и SHwd. С целью оценки характера (знака) и силы связи между значениями анализируемых характеристик

был использован коэффициент корреляции рангов Спирмена ( $R_s$ ). Он позволяет измерять степень сопряжённости между признаками независимо от закона распределения и формы связи.

Названия растений даны по: Plants of the World Online [2023].

Таблица 1. Характеристика участков синантропной растительности, расположенных в окрестностях г. Майкопа Республики Адыгея (координаты мест сбора фактического материала: 44°36'31" с. ш., 40°03'10" в. д.; 44°34'16" с. ш., 40°08'37" в. д.; 44°36'09" с. ш., 40°02'38" в. д. и 44°34'03" с. ш., 40°05'22" в. д.)

Характеристики	Группы пробных участков с разной суммарной частотой доминирования чужеродных видов (SHex, %)				
	10	10	10	10	10
Число участков	10	10	10	10	10
SHex, %	0.2 (0–0.9)	1.7 (0.9–2.6)	4.2 (2.9–5.9)	12.0 (6.0–17.0)	33.6 (20.9–48.8)
SHab, %	48.6 (30.5–74.2)	47.7 (28.6–58.4)	39.8 (20.7–64.1)	50.3 (26.4–70.1)	32.6 (15.0–51.9)
SHwd, %	51.2 (25.8–69.5)	50.5 (29.6–69.6)	56 (32.3–74.1)	37.7 (16.4–65.4)	33.7 (13.5–50.9)
Sex	0.2 (0–1)	1.3 (1–2)	1.7 (1–3)	2.2 (1–3)	2.8 (1–5)
Sab	7.7 (5–10)	9.6 (6–14)	10.1 (4–15)	8.3 (3–14)	5.7 (2–10)
Средняя частота доминирования чужеродных видов, %					
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.1	0.2	1.1	5.8	11.6
<i>Erigeron annuus</i>	0.1	0.2	2.2	1.5	2.0
<i>Solidago canadensis</i>		0.9	0.5	4.3	14.2
<i>Asclepias syriaca</i>		0.3		0.7	0.7
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>		0.1	0.1	0.1	
<i>Xanthium strumarium</i>					3.5
<i>Erigeron canadensis</i>					1.0
<i>Bidens frondosa</i>					0.1
<i>Xanthium orientale</i>			0.4		0.1
Средняя частота доминирования аборигенных видов, %					
<i>Elymus repens</i>	9.8	13.3	10.0	8.1	5.2
<i>Medicago falcata</i>	6.8	6.5	2.2	15.5	3.9
<i>Achillea millefolium</i>	3.6	2.2	1.2	1.3	0.0
<i>Eryngium campestre</i>	2.4	2.6	0.1	0.2	0.1
<i>Trifolium hybridum</i>	2.2	1.8	0.4	0.5	0.5
<i>Melilotus officinalis</i>	7.5	0.2	4.4	0.5	7.5
<i>Trifolium ambiguum</i>	0.9	2.8	4.3	5.2	0.4
<i>Agrimonia eupatoria</i>	1.8	7.5	2.6	0.2	0.1
<i>Rubus caesius</i>				8.5	5.1
<i>Trifolium repens</i>	2.7		4.2	0.1	0.4
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	0.2	0.9	0.4	1.6	2.7

Примечание. Здесь и в таблице 2: SHex, % – доля AP с доминированием чужеродных видов в процентах (средние и предельные значения для групп участков); SHab, % – доля AP с доминированием чужеродных видов, SHwd, % – доля AP с полидоминантными сообществами, Sex – число чужеродных доминантов, Sab – число аборигенных доминантов.

## Результаты

В таблицах 1 и 2 представлены данные, характеризующие изученные участки растительного покрова (SP) с разным участием чужеродных видов. При их составлении SP предварительно были ранжированы по значениям SHex, а затем разделены по сходству этих значений на группы по 10 участков

(окрестности г. Майкопа) или по 4–5 участков (Туапсинский район).

В окрестностях г. Майкопа нами было выявлено 9 чужеродных видов, доминирующих хотя бы на одной из AP (табл. 1). Среди них наиболее высокую частоту доминирования на изученных участках имели *Ambrosia artemisiifolia* и *Solidago canadensis*. Реже до-

Таблица 2. Характеристика изученных участков синантропной растительности, расположенных в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района Краснодарского края (координаты мест сбора фактического материала: 44°09'51" с. ш., 39°12'12" в. д. и 44°10'39" с. ш., 39°03'53" в. д.

Характеристики	Группы пробных участков с разной суммарной частотой доминирования чужеродных видов (SHex, %)				
	4	4	4	4	5
Число участков	4	4	4	4	5
SHex, %	3.8 (1.0–6.2)	10.8 (7.9–13.7)	16 (14.4–19)	30.3 (21.4–38.5)	58.1 (48.9–67.7)
SHab, %	51 (35.7–71.8)	54.6 (48.2–68.5)	54.2 (41.9–60.4)	41.8 (36.1–57.9)	23.1 (12.8–40.6)
SHwd, %	45.2 (27.2–58.2)	35.3 (20.7–43.9)	23.4 (10.6–39.0)	30.3 (24.6–40.5)	21.7 (5.4–36.8)
Sex	1.8 (1–3)	3.3 (1–6)	3.5 (3–5)	3.3 (2–5)	3 (2–4)
Sab	11.3 (8–15)	16 (14–18)	10 (5–18)	13.3 (11–16)	10.6 (7–18)
Средняя частота доминирования чужеродных видов, %					
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	1.6	5.6	9.3	14.8	29.7
<i>Erigeron annuus</i>	0.2	1.2	4.1	9.0	1.1
<i>Helianthus tuberosus</i>		0.8	0.7	0.7	21.3
<i>Xanthium orientale</i>	0.7	0.6	0.4	2.9	2.2
<i>Sorghum halepense</i>		1.9		0.9	0.1
<i>Solidago gigantea</i>			0.7	0.5	1.0
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>				0.9	0.5
<i>Bidens frondosa</i>		0.6	0.2	0.4	
<i>Euphorbia nutans</i>			0.2	0.2	0.1
<i>Rudbeckia hirta</i>			0.2	0.2	
<i>Paspalum dilatatum</i>	1.6				
<i>Abutilon theophrasti</i>		0.4			
<i>Amaranthus retroflexus</i>		0.2			
<i>Erigeron canadensis</i>					0.7
Средняя частота доминирования аборигенных видов, %					
<i>Lolium arundinaceum</i> subsp. <i>orientale</i>	10.4	12.1	10.0	4.2	3.0
<i>Sambucus ebulus</i>		4.2	7.5	2.5	3.8
<i>Rubus ibericus</i>	1.6	5.6	9.3	0.7	1.0
<i>Rubus caesius</i>	0.7	2.7	3.0	4.9	1.0
<i>Artemisia vulgaris</i>	0.2	0.6	0.4	2.9	1.8
<i>Cynodon dactylon</i>	6.7	0.8	1.3	1.8	1.5
<i>Trifolium repens</i>	4.0	5.0	1.8	2.4	
<i>Calamagrostis epigejos</i>	5.5	0.6	1.8	0.7	
<i>Lotus herbaceus</i>		3.1	3.2		0.3

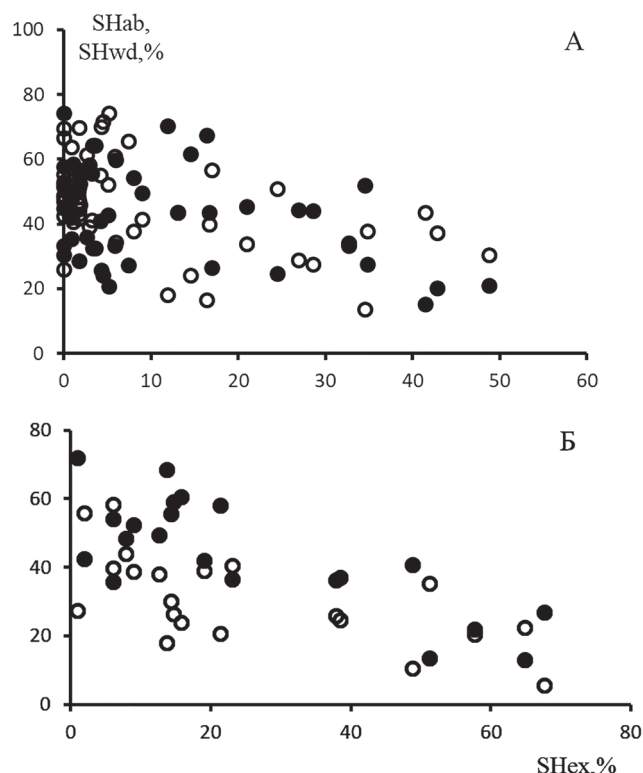
минирует *Erigeron annuus*. На большинстве участков синантропной растительности суммарная частота доминирования чужеродных видов относительно невысокая – до 6%. При этом на части участков она достигает 20–50%. На этих же участках было выявлено и наибольшее число чужеродных видов растений, способных достигать состояния доминирования. Между числом чужеродных доминантов на участках ( $S_{ex}$ ) и долей AP, на которых они доминируют ( $SH_{ex}$ ), наблюдается статистически значимая положительная корреляция ( $n = 50, R_s = 0.604, P < 0.01$ ). Среди аборигенных видов наиболее высокую частоту доминирования на обследованных участках имели *Elymus repens*, *Medicago falcata* и *Melilotus officinalis*; на отдельных участках – *Rubus caesius* и *Agrimonia eupatoria*. На участках с высоким участием чужеродных видов более часто, чем другие, доминировали эти же аборигенные виды (табл. 1).

Из таблицы 2 следует, что участки синантропной растительности, обследованные в окрестностях населённых пунктов Туапсинского района, характеризуются более высоким числом чужеродных доминантов и более высокой суммарной частотой их доминирования, чем участки, расположенные в окрестностях г. Майкопа. В частности, на 8 из 21 участка значения  $SH_{ex}$  варьировали в пределах 20–68%. При этом статистически значимая связь между  $SH_{ex}$  и  $S_{ex}$  не обнаружена ( $n = 21, R_s = 0.356$ ). Среди чужеродных видов наиболее высокую частоту доминирования на изученных участках имели *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus* и *Helianthus tuberosus*. Среди аборигенных – *Lolium arundinaceum* subsp. *orientale* (= *Festuca arundinacea* subsp. *orientalis*), *Sambucus ebulus*, *Rubus ibericus*, *R. caesius* и *Cynodon dactylon*. На участках с высоким участием чужеродных видов наиболее часто доминировали *Lolium arundinaceum* subsp. *orientale*, *Sambucus ebulus* и *R. caesius*.

На рисунке 1 А показано соотношение между долей AP с доминированием чужеродных видов ( $SH_{ex}$ ), долей AP с доминированием аборигенных видов ( $SH_{ab}$ ) и долей AP с полидоминантными сообществами ( $SH_{wd}$ ) на участках синантропной растительности окрестностей г. Майкопа. В обоих

случаях имеет место отрицательная статистически значимая корреляция. Соотношение  $SH_{ab}(SH_{ex})$ :  $n = 50, R_s = -0.33, P < 0.05$ ;  $SH_{wd}(SH_{ex})$ :  $n = 50, R_s = -0.46, P < 0.01$ . При этом связь между значениями  $SH_{ex}$  и  $SH_{ab}/SH_{wd}$  отсутствует:  $n = 50, R_s = 0.01$ . В среднем на участках синантропной растительности (SP) с  $SH_{ex}$  равной около 50% доля AP с доминированием аборигенных видов ( $SH_{ab}$ ) примерно в 1.9 раза ниже, чем на участках без чужеродных доминантов; доля AP с полидоминантными сообществами ( $SH_{wd}$ ) – в 2.1 раза ниже.

На рисунке 1 Б показано соотношение между  $SH_{ex}$ ,  $SH_{ab}$  и  $SH_{wd}$  на участках растительного покрова окрестностей населённых пунктов Туапсинского района. Характер связи между значениями данных характеристик примерно такой же, как и на участках синантропной растительности окрестностей г. Майкопа – она отрицательная и статистически значимая ( $n = 21, R_s = -0.63, P < 0.01$  и  $n = 21, R_s = -0.66, P < 0.01$ , соответственно).



**Рис. 1.** Соотношение между долей учётных площадок (AP) с доминированием чужеродных видов ( $SH_{ex}$ ), аборигенных видов ( $SH_{ab}$ ) и с полидоминантными сообществами ( $SH_{wd}$ ) на участках синантропной растительности окрестностей г. Майкопа Республики Адыгея (А) и Туапсинского района Краснодарского края (Б). Чёрные кружки –  $SH_{ab}$ , белые кружки –  $SH_{wd}$ .

Связь между значениями  $SH_{ex}$  и  $SH_{ab}/SH_{wd}$  и в этом случае отсутствует:  $n = 21$ ,  $R_s = 0.04$ . В среднем на участках синантропной растительности ( $SP$ ) с  $SH_{ex}$  равной 68% доля  $AP$  с доминированием аборигенных видов ( $SH_{ab}$ ) примерно в 3.2 раза ниже, чем на участках с низкой частотой доминирования чужеродных видов; доля  $AP$  с полидоминантными сообществами ( $SH_{wd}$ ) – в 3 раза ниже.

Дополнительно мы сопоставили долю  $AP$  с доминированием чужеродных видов ( $SH_{ex}$ ) на участках и число аборигенных доминантов ( $S_{ab}$ ), выявленных в их пределах. Статистически значимую корреляцию между значениями этих характеристик ни для одного из районов исследования обнаружить не удалось (окрестности г. Майкопа:  $n = 50$ ,  $R_s = -0.26$ , Туапсинский район:  $n = 21$ ,  $R_s = -0.19$ ).

В таблице 3 показано соотношение доли  $AP$  с разным покрытием доминирующих видов независимо от их происхождения, в среднем для 10 (окрестности г. Майкопа) или 4–5 (Туапсинский район) участков. Из неё видно, что на участках синантропной растительности с более высокими значениями  $SH_{ex}$  доля  $AP$  с суммарным покрытием доминантов более 60% и более 80% преимущественно выше, чем на участках, где значения  $SH_{ex}$  относительно низкие. Однако статистически значимая связь между этими характеристика-

ми была выявлена только для участков, расположенных в окрестностях г. Майкопа (более 60%:  $n = 50$ ,  $R_s = 0.39$ ,  $P < 0.05$ ; более 80%:  $n = 50$ ,  $R_s = 0.37$ ,  $P < 0.05$ ).

### Обсуждение

Итак, из наших данных следует, что в обоих районах исследования участки синантропной растительности с более высокой частотой доминирования чужеродных видов характеризуются в среднем более низкой частотой доминирования аборигенных видов, так же, как и более низкой (причём, примерно в той же степени) встречаемостью полидоминантных сообществ, а, соответственно, более высокой суммарной частотой встречаемости чужеродных и аборигенных видов (то есть монодоминантных сообществ в целом). Кроме того, наши результаты показали, что такие участки характеризуются также и более высокой частотой встречаемости сообществ с высоким покрытием доминантов (более 60% или 80%). Связь между числом и суммарной частотой доминирования как аборигенных, так и чужеродных видов оказалась преимущественно неопределённой.

Каким образом чужеродные виды растений достигают состояния доминирования на участках синантропной растительности? Можно предположить несколько возмож-

**Таблица 3.** Доля учётных площадок (%), характеризующихся разным проективным покрытием доминирующих видов в группах участков синантропной растительности с разным участием чужеродных видов

$SH_{ex}$ , %	Число $AP$	Классы проективного покрытия				
		no dom.	21–40%	41–60%	61–80%	81–100%
Окрестности г. Майкопа (Республика Адыгея)						
0.2 (0–0.9)	1163	49.4	29.0	11.5	6.9	3.2
1.7 (0.9–2.6)	1218	50.5	24.6	12.9	7.3	4.7
4.2 (2.9–5.9)	1316	57.8	22.9	11.7	6.0	1.5
12.0 (6.0–17.0)	1070	37.7	24.2	17.1	11.6	9.4
33.6 (20.9–48.8)	1500	33.7	27.6	14.0	13.8	10.9
Окрестности населённых пунктов Туапсинского района Краснодарского края						
3.8 (1.0–6.2)	451	45.2	9.1	18.6	12.9	14.2
10.8 (7.9–13.7)	520	40.3	17.4	19.8	14.0	8.5
16.0 (14.4–19.0)	560	24.5	16.7	19.1	19.9	19.8
30.3 (21.4–38.5)	568	27.6	21.3	23.8	15.9	11.4
58.1 (48.9–67.7)	712	19.1	15.1	16.2	20.1	29.5

*Примечание.*  $AP$  – учётные площадки (1 м<sup>2</sup>);  $SH_{ex}$ , % – доля  $AP$  с доминированием чужеродных видов (средние и предельные значения для групп участков); no dom. – доминант отсутствует.

ных вариантов: 1) они быстрее, чем местные виды, заселяют нарушенные (открытые) местообитания; 2) благодаря более эффективно-му использованию ресурсов или воздействию на местообитания они замещают в сомкнутых сообществах местные доминанты; 3) по этой же причине становятся доминантами в исходно полидоминантных сомкнутых травостоях; 4) внедряются в сомкнутые сообщества, а затем оказываются более устойчивыми, по сравнению с местными видами, к тем или иным формам антропогенного воздействия (например, к вытаптыванию, стравливанию или эвтрофированию местообитаний). В первом случае чужеродные виды должны характеризоваться более эффективным проявлением, чем аборигенные растения, *R*-стратегии, во втором и третьем – *C*-стратегии, в четвертом – *S*-стратегии.

Как следует из многих известных нам публикаций, не только расселение чужеродных видов, но и их доминирование в растительном покрове, в значительной степени связано либо с их более высокой скоростью проникновения на вновь возникшие открытые местообитания, либо устойчивостью к нарушениям [Didham et al., 2005]. В частности, это касается очень многих наиболее агрессивных чужеродных видов, например, евразийских видов *Euphorbia esula*, *Bromus tectorum*, *Centaurea diffusa* и *C. maculosa*, колонизировавших обширные районы западной части Северной Америки [Watson, Renny, 1974; Belcher, Wilson, 1989; Sheley et al., 1998; Ortega, Pearson, 2005]. Причина их успеха пока окончательно не определена, однако авторы обращают внимание на то, что интродукция этих видов в Северную Америку совпала по времени с другими драматическими изменениями в окружающей среде, связанными с быстрым распространением земледелия и использованием прерий для выпаса миллионов голов скота [Corbin, D'Antonio, 2004]. *Cenchrus ciliaris* или буйволиная трава (родина Африка, Средиземноморье, аридные районы Азии), господствующая на многих пастбищных угодьях центральной Австралии, Мексики и Техаса, также редко заселяет участки с густым травостоем [Eyre et al., 2009]. Ещё один хорошо известный в этом от-

ношении вид – *Heracleum sosnowskyi* – предпочитает антропогенные и полуестественные местообитания, поскольку для прорастания его семян необходимы открытые, нарушенные участки почвы [Виноградова и др., 2010; Кондратьев и др., 2015; Абрамова и др., 2021; Арепьева и др., 2021].

Напротив, по мнению ряда авторов, наиболее устойчивыми как к внедрению чужеродных видов, так и к достижению ими высокой численности (биомассы, покрытия), являются сообщества с доминированием местных видов, особенно способных формировать клоны [Hejda, Pyšek, 2006; Rejmánek et al., 2013; Кондратьев и др., 2015; Озерова и др., 2017]. Возможно, по этой причине случаи конкурентного вытеснения чужеродными видами аборигенных доминантов описываются или даже упоминаются не часто [Nuzzo, 1993; Tognetti et al., 2010; Гусев, 2016, 2017 а, б]. В связи с этим можно было бы предположить, что достижение чужеродными видами растений господствующего положения в сомкнутых полидоминантных сообществах происходит в среднем чаще, чем в исходно монодоминантных. Но в опубликованных работах описания таких фактов мы не обнаружили.

Учитывая особенности биологии чужеродных видов растений, достигающих на изученных нами участках растительности высокого покрытия (*Ambrosia artemisiifolia*, *Helianthus tuberosus*, *Xanthium strumarium*, *X. orientale*, *Erigeron annuus* и *Solidago canadensis*), можно предположить, что их доминирование, как и в большинстве других описанных случаях, связано скорее с присвоением пустых или плохо используемых ниш (первичное вторжение, по: [Chabrerie et al., 2019]), чем с аннексией уже занятых (вторичное вторжение). Исключением является, по-видимому, только *Solidago canadensis*, способный произрастать и доминировать в сообществах не только ранних, но и средних стадий восстановительных сукцессий [Виноградова и др., 2010]. В публикациях А.П. Гусева [2015, 2016, 2017 б] представлены факты вытеснения этим видом как аборигенных, так и чужеродных доминантов (*Calamagrostis epigejos*, *Tanacetum vulgare*, *Impatiens glandulifera*, *Oenothera biennis* и др.).

Известно, что многие из пионерных чужеродных видов обычно вытесняются местными многолетниками в течение первых 5–20 лет вторичной сукцессии [Inouye et al., 1987; Meiners et al., 2002; Rejmánek et al., 2013; Чадаева и др., 2018; и др.]. Соответственно, разная частота (площадь) доминирования чужеродных видов на изученных нами участках растительности может отражать либо разную степень её нарушенности, либо разную стадию восстановления после нарушений. Чем сильнее нарушен растительный покров и/или чем на более ранней стадии восстановительной сукцессии находится его участок, тем более значительная его часть занята сообществами с доминированием чужеродных видов, тем, как это следует из наших данных, ниже частота встречаемости полидоминантных сообществ. Таким образом, влияние оцениваемого нами фактора на фиторазнообразие ландшафтов ограничивается, по-видимому, только наиболее нарушенными их участками, площадь которых в обоих районах нашего исследования относительно невелика. Ранее мы сравнили частоту и степень доминирования чужеродных и аборигенных видов растений на девяти участках синантропной растительности юга России (окрестностей нескольких населённых пунктов Республики Адыгея и Краснодарского края). Результаты показали, что в среднем для участков чужеродные виды растений доминируют только на 12% учётных площадок, а покрытия более 80% достигают лишь на 2.9% [Акатов и др., 2022 б].

Однако, как можно судить по многим известным нам публикациям, роль чужеродных доминантов в формировании растительного покрова других регионов мира может быть существенно выше. Так, изучение большой группой исследователей обилия местных и чужеродных видов растений на 64 пастбищах в 13 странах показало, что в глобальном масштабе чужеродные виды чаще доминируют на пастбищах по сравнению с местными, в том числе в четыре раза чаще имеют максимальное покрытие более 50% и в шесть раз чаще – более 80% [Seabloom et al., 2015]. Многолетние наблюдения, проведённые на заброшенных сельскохозяйственных угодьях Внутренней Пампы (Inland Pampa) в Арген-

тине, показали, что чужеродные виды способны доминировать на всех (ранних, средних и поздних) стадиях сукцессии, демонстрируя смену жизненных форм от однолетних видов разнотравья до однолетних и многолетних злаков [Tognetti et al., 2010]. Однолетние евразийские виды, укоренившиеся на месте сильно нарушенных прерий Калифорнии, оказались очень устойчивыми к сукцессионным изменениям и доминируют в преобразованных сообществах в течение многих десятилетий. Причём, как показывают наблюдения, прекращение выпаса скота не обязательно ведёт к их исчезновению и доминированию местных многолетников [Bartolome, Gemmill, 1981; Corbin, D'Antonio, 2004]. Сходные процессы были выявлены в дубовых редколесьях Канады, полуестественных лугах Новой Зеландии, эвкалиптовых лесах Австралии и на заброшенных полях Средиземноморья [обзор: Tognetti et al., 2010]. На задержку чужеродными доминантами вторичных сукцессий обращается внимание и в других работах [Munger, 2001; Meiners et al., 2002; Виноградова и др., 2010; Rejmánek et al., 2013; Гусев, 2015, 2016, 2017 б]. Для Восточной Европы часто в этом отношении указывается *Solidago canadensis*, клональные колонии которого способны достигать возраста 100 лет. Поэтому внедрившись в то или иное местообитание, этот вид может оставаться доминантом в течение длительного периода времени [Виноградова и др., 2010; Гусев, 2015, 2016, 2017 б].

### Заключение

Наше исследование показало, что синантропная растительность со значительным участием чужеродных видов в её формировании характеризуется относительно высокой встречаемостью монодоминантных сообществ, что может иметь негативные последствия для её флористического богатства в долгосрочной перспективе. Однако, как следует из наших результатов и работ других авторов, чужеродные виды, в том числе наиболее агрессивные, чаще доминируют на сильно нарушенных местообитаниях. Данное обстоятельство ограничивает значимость оцениваемого нами фактора. С другой сторо-



ны, во многих публикациях показано, что чужеродные виды, достигнув доминирующего положения в пионерных сообществах, часто не вытесняются, как следовало бы ожидать, местными многолетниками в процессе вторичных сукцессий, а продолжают доминировать в преобразованных сообществах в течение десятилетий. При этом из данных публикаций остаётся не ясным, способствовал ли такой сценарий увеличению площади монодоминантных, а соответственно, сокращению площади полидоминантных сообществ. Поэтому исследования в данном направлении являются, по нашему мнению, весьма актуальными.

### Финансирование работы

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 20-04-00364).

### 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., Голованов Я.М., Рогожников Д.Р. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., *Ariaceae*) в Башкортостане // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 2–12.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М. Чужеродные и аборигенные доминанты оказывают сходное воздействие на видовое богатство синантропных растительных сообществ Западного Кавказа // Российский журнал биологических инвазий. 2022 а. № 2. С. 2–17 [Akotov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G. Alien and native dominants exercise similar effects on the species richness in synanthropic plant communities of the Western Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. 2022 а. Vol. 13. № 3. P. 271–283].

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г. Частота и степень доминирования чужеродных и аборигенных видов в синантропных растительных сообществах юга России // Российский журнал биологических инвазий. 2022 б. №

3. С. 2–17 [Akotov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G. Frequency of occurrence and level of dominance of alien and native species in synanthropic plant communities of southern Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022 б. Vol. 13. № 4. P. 399–411].

Арепьева Л.А., Арепьев Е.И., Казаков С.Г. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на южной границе вторичного ареала в Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 2. С. 2–15.

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.

Гусев А.П. Воздействие инвазии золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) на восстановительную сукцессию на залежах (юго-восток Беларуси) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 10–16.

Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3. С. 10–14.

Гусев А.П. Вторжение золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) в антропогенные ландшафты Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2017 а. № 4. С. 28–35.

Гусев А.П. Задержка восстановительной сукцессии инвазивными видами растений (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2017 б. № 4. С. 261–266.

Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларикина Ю.С. Физиолого-экологические механизмы инвазионного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА. 2015. Вып. 2. С. 36–49.

Озерова Н.А., Широкова В.А., Кривошеина М.Г., Петросян В.Г. Пространственное распределение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) в долинах больших и средних рек Восточно-Европейской равнины (по материалам экспедиционных исследований 2008–2016 гг.) // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 38–63.

Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоев С.Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140.

Bartolome J.W., Gemmill B. The ecological status of *Stipa pulchra* (Poaceae) in California // Madroño. 1981. Vol. 28. No. 3. P. 172–184.

Belcher E.A., Wilson S.D. Leafy spurge and the species composition of mixed-grass prairie // Journal of Range Management. 1989. Vol. P. 172–175.

Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A. Alien versus native species as drivers of recent extinctions // Frontiers Ecol. Environ. 2019. Vol. 17. No. 4. P. 203–207. <https://doi.org/10.1002/fee.2020>

- Chabrierie O., Massol F., Facon B., Thevenoux R., Hess M., Ulmer R., Pantel J.H., Braschi J., Amsellem L., Baltora-Rosset S., Tasiemski A., Grandjean F., Gibert P., Chauvat M., Affre L., Thiébaud G., Viard F., Forey E., Folcher L., Boivin T., Buisson E., Richardson D.M., Renault D. Biological invasion theories: merging perspectives from population, community and ecosystem scales // Preprints. 2019. 2019100327 (doi: 10.20944/preprints201910.0327.v1).
- Corbin J.D., D'Antonio C.M. Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion // Ecology. 2004. Vol. 85. No. 5. P. 1273–1283.
- Czarniecka-Wiera M., Kacki Z., Chytry M., Palpurina S. Diversity loss in grasslands due to the increasing dominance of alien and native competitive herbs // Biodiversity and Conservation. 2019. Vol. 28. P. 2781–2796.
- Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., et al. Don't judge species on their origins. Nature. 2011. Vol. 474. P. 153–154.
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M., Gemmill N.J. Are invasive species the drivers of ecological change // Trends in Ecology and Evolution. 2005. Vol. 20. P. 470–474. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00918.x
- Eyre T.J., Wang J., Venz M.F., Chilcott C., Whish G. Buffel grass in Queensland's semi-arid woodlands: response to local and landscape scale variables, and relationship with grass, forb and reptile species // The Rangeland Journal. 2009. Vol. 31. P. 293–305.
- Gibb H., Hochuli D.F. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages // Biol. Conserv. 2002. Vol. 106. P. 91–100.
- Heard M.J., Sax D.F., Bruno J.F. Dominance of non-native species increases over time in a historically invaded strandline community // Diversity and Distributions. 2012. Vol. 18. P. 1232–1242. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00918.x
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biological Conservation. 2006. Vol. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Sádlo J., Kutlvašr J., Petřík P., Vítková M., Vojík M., Pyšek P., Pergl J. Do invasive alien plants impact the diversity of vegetation more compared to native expansive dominants? // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: Sixth International Symposium. Book of abstracts / Ed. Yu.Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V.G. Perosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 88–89.
- Inouye R.S., Huntly N.J., Tilman D., Tester J.R., Stillwell M.A., Zinnel K.C. Old-field succession on a Minnesota sand plain // Ecology. 1987. Vol. 68. P. 12–26.
- Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R.K., Helm A., Krauss J., Lindborg R. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation // Trends Ecol. Evol. 2009. Vol. 24. P. 564–571.
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K., Lavorel S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // Proceedings of the Royal Society of London. 2003. Vol. 270. P. 775–781.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations // Ecography. 2002. Vol. 25. P. 215–233.
- Munger G.T. *Alliaria petiolata* // In: Fire Effects Information System [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). 2001 // (<https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/forb/allpet/all.html>). Accessed 22.06.2023.
- Nuzzo V.A. Current and historic distribution of garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in Illinois // The Michigan Botanist. 1993. Vol. 32. No. 1. P. 23–33.
- Ortega Y.K., Pearson D.E. Weak vs. strong invaders of natural plant communities: assessing invasibility and impact // Ecological Applications. 2005. Vol. 15. No. 2. P. 651–661. <https://doi.org/10.1890/04-0119>
- Plants of the World Online (Electronic resource) // (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Accessed 22.06.2023.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // Vegetation Ecology, Second Edition. / Eddy van der Maarel and Janet Franklin. Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
- Seabloom E.W., Borer E.T., Buckley Y.M., et al. Plant Species' Origin Predicts Dominance and Response to Nutrient Enrichment and Herbivores in Global Grasslands // Published in Nature Communications. 2015. Vol. 6. Article 7710. P. 1–8.
- Sheley, R.L., Jacobs J.S., Carpinelli M.F. Distribution, biology, and management of diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) and spotted knapweed (*Centaurea maculosa*) // Weed Technology. 1998. Vol. 12. P. 353–362.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. Habitat destruction and the extinction debt // Nature. 1994. Vol. 371. P. 65–66.
- Tognetti P.M., Chaneton E.J., Omacini M., Trebino H.J., León J.C. Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old - field succession on set - aside farmland in Argentina // Biological Conservation. 2010. Vol. 143. P. 2494–2503
- Watson A.K., Renny A.J. The biology of Canadian weeds. 6. *Centaurea diffusa* and *C. maculosa* // Can. J. Plant Sci. 1974. Vol. 54. P. 687–701.

# THE RATIO OF THE FREQUENCY OF OCCURRENCE OF MONO- AND POLYDOMINANT COMMUNITIES IN SYNANTHROPIC VEGETATION WITH DIFFERENT PARTICIPATION OF ALIEN SPECIES

© 2023 Akatov V.V.<sup>a, \*</sup>, Akatova T.V.<sup>b</sup>, Eskina T.G.<sup>b</sup>, Sazonets N.M.<sup>a</sup>, Chefranov S.G.<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Maikop State Technological University, Maikop, 385000, Russia;

<sup>b</sup>Caucasian State Biosphere Nature Reserve, Maikop, 385000, Russia;

e-mail: [\\*akatovmgti@mail.ru](mailto:*akatovmgti@mail.ru)

If the invasion of alien species into the vegetation cover leads to an increase in the area of monodominant communities, then this may have negative consequences for native plant species in the long term. We compared the frequency of occurrence of communities with the dominance of alien species, with the dominance of native species, as well as polydominant communities, in 71 sites of synanthropic vegetation in the vicinity of the settlements of the Republic of Adygea and the Krasnodar Territory (Russia). The results showed that sites with a higher frequency of alien species dominance are characterized by a predominantly lower frequency of native species dominance, as well as a lower occurrence of polydominant communities, and, accordingly, a higher occurrence of monodominant communities in general. At the same time, the peculiarities of the biology of alien plant species reaching a high coverage in the studied areas suggest that this is due, rather, to the ability of alien species to quickly populate disturbed (open) habitats than to displace native species from closed grass stands. Therefore, the influence of the factor assessed by us on the floristic richness of synanthropic vegetation in the study area can be considered as limited. However, in other regions of the world, as follows from the publications known to us, it can be significant.

**Key words:** synanthropic vegetation, projective cover, frequency of dominance, alien dominants, native dominants, polydominant communities.