

# ЧУЖЕРОДНЫЕ И АБОРИГЕННЫЕ ДОМИНАНТЫ ОКАЗЫВАЮТ СХОДНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО СИНАНТРОПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

©2022 Акатов В.В.<sup>а, \*</sup>, Акатова Т.В.<sup>б</sup>, Ескина Т.Г.<sup>б</sup>, Сазонец Н.М.<sup>а</sup>

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

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

e-mail: \*akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2020. После доработки 16.04.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Остается неясным, действительно ли чужеродные доминанты в среднем оказывают более сильное воздействие на видовое богатство растительных сообществ, чем аборигенные. Мы рассмотрели этот вопрос на примере 20 участков синантропных растительных сообществ с доминированием видов разного биогеографического происхождения (район исследований – Западный Кавказ, долина р. Белая, 190–680 м над ур. м.). В пределах каждого из них с 25–30 площадок 0.25 м<sup>2</sup> с разным покрытием доминантов были отобраны пробы надземной биомассы, которые затем были разобраны по видам и взвешены. Анализ данных показал: 1. Среднее число видов на участках сообществ с высоким участием чужеродных и аборигенных доминантов различается незначимо. 2. Теснота связи между степенью доминирования чужеродных видов и видовым богатством оказалась в среднем примерно такой же, как и между степенью доминирования аборигенных видов и видовым богатством. 3. Связь между этими характеристиками в большинстве случаев можно удовлетворительно объяснить на основе «energy-diversity» гипотезы. 4. Доля синантропных видов растений в сообществах с высоким участием как чужеродных, так и аборигенных доминантов, не выше, чем в сообществах с низким их участием. В целом – наши результаты указывают на сходный и преимущественно неизбирательный характер воздействия чужеродных и аборигенных доминантов на сопутствующие виды растительных сообществ.

**Ключевые слова:** синантропные сообщества, чужеродные доминанты, аборигенные доминанты, биомасса, видовое богатство, видовой пул.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-2-17

## Введение

Согласно энергетической (energy-diversity) гипотезе [Wright, 1983] и объясняющей её гипотезе «большого числа особей» (larger number of individuals) [Srivastava, Lawton, 1998], чем выше продуктивность местообитаний, тем выше суммарная биомасса особей на участках сообществ и, соответственно, их плотность, тем выше вероятность, что эти особи будут относиться ко многим видам. Результаты полевых исследований преимущественно подтверждают правомерность этих предположений применительно к растительным сообществам, кроме тех случаев, когда они характеризуются разными по размеру видовыми пулами и в среднем существенно разной высотой (размером) особей [Grime, 1973; Garsia et al., 1993; Oksanen, 1996; Zobel, Partel, 2008; Šimová et al., 2013].

Из этих гипотез также следует, что чем выше участие доминантов в формировании растительных сообществ (степень доминирования), тем меньше ресурсов остаётся другим (сопутствующим) видам, тем ниже суммарная биомасса и число таких видов. Таким способом можно объяснить тесную связь между степенью доминирования и видовым богатством, которая часто наблюдается на небольших участках фитоценозов, в том числе синантропных, особенно если они относятся к конкурентному типу (CRS-модель организации) [Mirkin, 1994; Миркин и др., 2007; Акатов и др., 2018; 2019]. При этом данный механизм предполагает, что рост участия доминантов ведёт к неизбирательному (случайному) вытеснению из участков других (сопутствующих) видов. Результатом такого воздействия может стать существенное сни-

жение их встречаемости, однако любой из этих видов будет иметь определённую вероятность быть обнаруженным на любом участке фитоценоза с любым участием доминанта. Это означает, что размер видовой пулы этих участков будет примерно одинаковым. В этом случае определённая биомасса сопутствующих видов растений, отобранная на участках сообщества с высоким участием доминанта, должна включать примерно такое же число видов, как и сходная по запасу биомасса, отобранная на участках сообществ с низкой степенью его доминирования.

Однако доминанты могут влиять на сопутствующие виды и другими способами, например, путём трансформации экотопа (накопление ветоши, изменение светового и гидрологического режимов, физико-химических свойств почвы и т.д.) или аллелопатии [Работнов, 1983; Levine et al., 2003; Callaway, Ridenour, 2004; Reinhart et al., 2005; Csörgő et al., 2013; Lanta et al., 2013; Bartha et al., 2014; Gioria, Osborne, 2014; Blackburn et al., 2019]. Средообразующая деятельность доминантов может препятствовать произрастанию в сообществах одних (неустойчивых) видов, но не влиять на другие (устойчивые) виды – избирательное воздействие. В результате размер видовой пулы участков фитоценозов с высокой степенью доминирования будет меньше, чем участков с низкой степенью доминирования. В этом случае определённая биомасса сопутствующих видов растений, отобранная на участках сообщества с высоким участием доминанта, должна включать меньшее число видов, чем сходная по запасу биомасса, отобранная на участках сообществ с низкой степенью его доминирования. Можно также предположить, что связь между степенью доминирования и видовым богатством сообществ в этом случае должна быть более тесной, чем если бы она определялась только объёмом ресурсов, доступных для сопутствующих видов.

Одним из последствий насыщения регионов чужеродными видами является ситуация, когда в фитоценозах они становятся доминирующими [Rejmánek et al., 2013]. Обычно это происходит после серьёзного нарушения сообществ [Reinhart et al., 2005; Smith et al.,

2009], но, по-видимому, нельзя исключить и другие варианты. По ряду причин этот процесс может представлять угрозу фиторазнообразию регионов-реципиентов. Во-первых, чужеродные виды могут оказаться более сильными конкурентами за ресурсы по сравнению с аборигенными, обычно доминирующими в таких местообитаниях, и достигать более высокого обилия. При этом чем более высокой степени доминирования достигают чужеродные виды, тем сильнее их воздействие на другие виды [Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Hejda et al., 2009; Seabloom et al., 2015]. Во-вторых, известны факты, что местные виды растений более устойчивы к средообразующему воздействию аборигенных доминантов, чем чужеродных, поскольку имеют с ними длительный период совместного существования (сопряжённой эволюции) [Работнов, 1983; Meiners et al., 2001; Rejmánek, Simberloff, 2017; Hejda et al., 2017; Blackburn et al., 2019]. Наконец, в некоторых работах было показано, что смена аборигенных доминантов чужеродными нередко ведёт к росту доли синантропных растений среди сопутствующих видов из-за их большей устойчивости к воздействию данного фактора [Hejda, Rušek, 2006; обзоры: Гусев, 2017а; Веселкин, Дубровин, 2019]. Результатом этого процесса может стать существенно разный видовой состав (низкое видовое сходство) сообществ с низким и высоким участием чужеродного доминанта [Hejda et al., 2009].

Но действительно ли результат воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ зависит от того, являются они чужеродными или аборигенными? Многие исследования свидетельствуют в пользу этого предположения [Richardson et al., 1989; Standish et al., 2001; Акатов и др., 2012; Lanta et al., 2013; Hejda et al., 2017; Rijal et al., 2017; Vítková et al., 2017; Гусев, 2016, 2017а, б; Blackburn et al., 2019; Веселкин и др., 2020; и др.]. Между тем высказывается мнение, что поскольку объектами сравнения редко становились представительные выборки сообществ с доминантами разного происхождения, для положительного ответа на этот вопрос, несмотря на его значение для природоохранной практики, всё ещё нет

достаточных оснований [Houlahan, Findlay, 2004; Sagoff, 2005; Davis et al., 2011; Blackburn et al., 2019; Hejda et al., 2021]. Кроме того, информация о характере воздействия доминантов – как чужеродных, так и аборигенных – на крупные участки растительного покрова остаётся ограниченной и неопределённой [Richardson et al., 1989; Powell et al., 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Chase et al., 2015; Rejmánek, Stohlgren, 2015].

Мы рассмотрели эту проблему на примере 20 участков синантропных растительных сообществ нижнегорного пояса Западного Кавказа с хорошо выраженным доминированием чужеродных и аборигенных видов. При этом мы постарались ответить на следующие вопросы:

1. Действительно ли связь между степенью доминирования чужеродных видов и видовым богатством сообществ является в среднем более тесной, чем между значениями данных параметров в сообществах с доминированием аборигенных видов?

2. Действительно ли воздействие чужеродных доминантов на сопутствующие виды является в среднем более избирательным, а, соответственно, имеет более существенные последствия для крупных участков сообществ (размера их видовых пулов), чем воздействие аборигенных доминантов?

3. Действительно ли сообщества с высокой степенью доминирования чужеродных видов характеризуются более высокой долей синантропных видов в их составе, чем сообщества с низким участием таких доминантов, либо сообщества с высокой степенью доминирования аборигенных видов?

## Материал и методика

### Методы сбора фактического материала

Район исследований – Западный Кавказ, бассейн р. Белая от г. Майкопа (190–220 м над ур. м.) до пос. Гузерибль (660–680 м). Объекты изучения – 20 участков синантропных растительных сообществ площадью 40–60 м<sup>2</sup> каждый. В том числе: 10 участков с хорошо выраженным доминированием чужеродных видов (*Asclepias syriaca* – 2 участка, *Solidago canadensis* – 2 участка, *Ambrosia artemisiifolia*,

*Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *Paspalum thunbergii*, *Silphium perfoliatum* и *Xanthium albinum* – по одному участку) и 10 участков с доминированием аборигенных видов (*Botriochloa ischaemum*, *Calamagrostis epigeios*, *Echium vulgare*, *Equisetum telmateia*, *Melilotus officinalis*, *Rubus caesius*, *Setaria viridis*, *Sisymbrium loeselii*, *Trifolium pratense* и *T. arvense* – по одному участку). Названия видов сосудистых растений даны по А.С. Зернову [2006]. Естественный ареал многих чужеродных видов (*Helianthus tuberosus*, *Asclepias syriaca*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Silphium perfoliatum*) находится в Северной Америке, центром происхождения *Xanthium albinum* считается Южная и Центральная Америка, *Impatiens glandulifera* – Гималаи, *Paspalum thunbergii* – Дальний Восток. Подавляющее большинство этих видов (*Impatiens glandulifera*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Helianthus tuberosus* и *Xanthium albinum*) считаются инвазионными [Виноградова и др., 2009]. По нашим наблюдениям, в районе исследований *Asclepias syriaca* также может быть отнесён к этой группе растений, поскольку встречается и местами достигает высокого обилия в сообществах лесных полей на террасах рек.

Участки были расположены в местообитаниях разных типов: 1. На месте заброшенных полей и огородов в окрестностях г. Майкопа (два участка с доминированием *Asclepias syriaca*, по одному участку с доминированием *Solidago canadensis*, *Calamagrostis epigeios*, *Melilotus officinalis*, *Echium vulgare*, *Trifolium pratense*, *T. arvense*, 200 м над ур. м.), а также в окрестностях пос. Каменноостровский (один участок с *Silphium perfoliatum*, 370 м) и в пос. Гузерибль (по одному участку с доминированием *Helianthus tuberosus* и *Impatiens glandulifera*, 660 м). 2. Вдоль грунтовых дорог в окрестностях г. Майкопа (по одному участку с доминированием *Ambrosia artemisiifolia*, *Botriochloa ischaemum* и *Equisetum telmateia*, 200–220 м) и пос. Краснооктябрьский (один участок с *Sisymbrium loeselii*, 280 м). 3. Вдоль опушек нарушенных участков леса на террасе р. Белая в окрестностях г. Майкопа (по одному участку с доминированием *Solidago canadensis* и *Rubus caesius*, 200 м). 4. На лес-

ной поляне, используемой для выпаса лошадей в окрестностях пос. Гузерипль (с доминированием *Paspalum thunbergii*, 680 м). 5. На прирусловой отмели р. Белая в окрестностях г. Майкопа (два участка с доминированием *Xanthium albinum* и *Setaria viridis*, 190 м).

В пределах выбранных участков сообществ было заложено по 25–30 площадок размером  $0.5 \times 0.5$  м. Часть из них была заложена регулярным способом в виде одной-двух трансект, включающих по 10 площадок, другие – сериями по 5–15 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и низким проективным покрытием доминирующего вида, которое оценивали визуально. При этом на площадках с низким его участием ни один из других видов не имел хорошо выраженного преимущества перед другими видами. С каждой площадки были отобраны пробы надземной биомассы. Для каждой из них были определены: 1) вес сырой надземной биомассы в целом ( $W$ ), биомассы доминирующего вида ( $W_d$ ) и сопутствующих видов ( $W_s$ ); 2) общее число видов ( $S$ ) и число сопутствующих видов ( $S_s$ ); 3) степень доминирования ( $D = W_d / W$ ). Кроме того, для каждой серии проб мы определили общее число видов ( $N$ ) и общее число сопутствующих видов ( $N_s$ ).

### Методы анализа фактического материала

Анализ фактических данных включал следующие процедуры:

1. Используя коэффициент ранговой корреляции Спирмена, для каждого участка был оценён характер (знак) и теснота связи между значениями: 1)  $D$  и  $S_s$ ; 2)  $D$  и  $W_s$ , 3)  $W_s$  и  $S_s$ ; 4)  $D$  и  $S_r$ , где  $S_r$  – доля вариации переменной  $S_s$ , не объяснённая с помощью уравнения регрессии (линейного или степенного типа) между  $S_s$  и  $W_s$ . То есть – это отклонение фактических значений  $S_s$  от рассчитанных на основе данного уравнения.

2. Путём построения регрессионных моделей и расчёта коэффициента корреляции Пирсона оценили характер и тесноту связи между значениями  $D$  и  $S_s$ ;  $D$  и  $W_s$ ,  $W_s$  и  $S_s$ ,  $D$  и  $S_r$  для сообществ с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов

в целом. Дополнительно мы сравнили среднее число сопутствующих видов растений в пробах биомассы со сходной степенью доминирования (менее 0.20, 0.20–0.39, 0.40–0.59, 0.60–0.79 и  $\geq 0.80$ ) чужеродных и аборигенных видов. Статистическую значимость различия средних значений этой характеристики оценивали с использованием критерия  $F$  (ANOVA).

3. Для каждого участка (серии проб) сформировали группы из пяти проб с наименьшим участием доминанта и для каждой из этих групп определили суммарную биомассу сопутствующих видов (1); сформировали группы проб с наиболее высоким участием этого вида, в которых суммарная биомасса сопутствующих видов примерно соответствовала значениям этой характеристики в группах проб с низким его участием (2); сопоставили общее число видов в группах проб с высоким и с низким участием доминантов ( $N'_s$ ), но имеющих примерно равную суммарную биомассу сопутствующих видов (3). Соотношение числа видов, обнаруженных ( $N'_s$ ) и необнаруженных ( $N_s - N'_s$ ) в пробах с низким участием доминанта, рассматривали как ожидаемое для проб с высоким его участием. Статистическую значимость различий этих соотношений оценивали с использованием критерия  $\chi^2$ . Кроме того, мы оценили сходство видового состава групп проб биомассы с высоким и с низким участием доминантов. Для этого использовали коэффициент Сьеренсена  $K_s = 2C / (A+B)$ , где  $A$  и  $B$  – числа видов в сравниваемых группах проб;  $C$  – число видов, выявленных одновременно в обоих сравниваемых группах проб. Статистическую значимость разницы между средними значениями этой характеристики ( $K_s$ ) для участков с доминированием чужеродных и аборигенных видов оценивали с использованием  $U$ -критерия (Манна – Уитни).

4. Дополнительно мы объединили пробы биомассы с разных участков сообществ в четыре группы и сравнили их видовое богатство и сходство. Две из них включали пробы с наименьшим участием чужеродных и аборигенных доминантов (по 50 проб), две другие – с наиболее высоким их участием (включали 145 и 121 пробу, соответственно). Объём



динённые группы проб с высоким и низким участием чужеродных доминантов характеризовались сходной суммарной биомассой сопутствующих видов, так же как группы проб с высоким и с низким участием аборигенных доминантов.

5. Для объединённых групп проб с низким и с высоким участием аборигенных и чужеродных доминантов мы сформировали сводные списки видов и для каждого из них определили долю синантропных (как облигатных, так и факультативных) видов, а также доли видов других флороценоэлементов. Отнесение видов к определённым флороценоэлементам было выполнено по А.Л. Иванову [2019]. Мы также сопоставили встречаемость синантропных и несинантропных видов в группах проб с разным участием аборигенных и чужеродных доминантов.

Если связь между участием доминанта и видовым богатством нельзя полностью объяснить на основе «energy-diversity» и «the more individuals» гипотез (то есть только тем, что число сопутствующих видов является положительной функцией их биомассы, а их биомасса – отрицательной функцией относительного обилия доминанта), то можно ожидать, что связь между  $D$  и  $S_r$  будет значимой отрицательной, а группа проб с высоким участием определённого доминанта будет включать существенно меньшее число видов, чем сходная по суммарной биомассе сопутствующих видов группа проб с низким его участием. В свою очередь, данные эффекты можно рассматривать как признаки избирательного воздействия доминантов на сопутствующие виды. Об этом же может свидетельствовать более высокая доля синантропных видов в сообществах со значительным участием доминанта, чем в сообществах с низким его участием [Hejda, Rušek, 2006; Hejda et al., 2009; Веселкин, Дубровин, 2019], также как низкое видовое сходство участков с высокой и низкой степенью доминирования [Hejda et al., 2009].

Таким образом, если чужеродные доминанты представляют более серьёзную угрозу для видового богатства растительных сообществ, чем аборигенные, то следует ожидать: 1. Теснота связи между  $D$  и  $S_r$ , так же как меж-

ду  $D$  и  $S_r$ , будет выше на участках с доминированием чужеродных видов, чем на участках с аборигенными доминантами. 2. Ситуация, когда группа проб с высокой степенью доминирования включает существенно меньшее число видов, чем сходная по суммарной биомассе сопутствующих видов группа проб с низкой степенью доминирования, должна чаще наблюдаться на участках сообществ с доминированием чужеродных видов, чем с аборигенными доминантами. 3. Участие синантропных видов в составе фитоценозов с высоким и низким участием чужеродных доминантов будет различаться в большей степени, чем в сообществах с высокой и низкой степенью доминирования местных видов. 4. Сходство видового состава групп проб с высоким и с низким участием чужеродных доминантов должно быть в среднем меньше, чем с высоким и с низким доминированием аборигенных видов.

## Результаты

В таблице 1 представлена информация об участии доминантов и числе сопутствующих видов растений в пробах биомассы, отобранных на 20 участках синантропной растительности. Из неё видно, что чужеродные доминанты на изученных участках сообществ характеризуются в среднем более высокой биомассой, чем аборигенные. Наиболее высокой биомассой (в среднем) характеризуются *Silphium perfoliatum*, *Helianthus tuberosus* и *Impatiens glandulifera*, то есть чужеродные виды. Биомасса некоторых аборигенных видов – *Echium vulgare*, *Equisetum telmateia* и *Sisymbrium loeselii* – также значительна, но ниже. Из этой таблицы также видно, что во всех изученных сообществах, по крайней мере на некоторых их участках 0.25 м<sup>2</sup>, доминанты имеют очень высокое участие – их доля в пробах биомассы достигает более 90%. Причём в среднем доля чужеродных доминантов в пробах биомассы несколько выше, чем аборигенных. Число видов, обнаруженных в отдельных пробах биомассы, отобранных в сообществах с доминированием чужеродных и аборигенных видов, в среднем примерно одинаково, так же, как и число видов в сериях проб.

**Таблица 1.** Участие доминирующих видов и видовое богатство на участках синантропных растительных сообществ

Доминирующие виды	$n$	$W_d$	$D$	$S$	$N$
Чужеродные					
<i>Helianthus tuberosus</i>	30	961/116/2353	0.62/0.18/0.99	10.2/2/19	37
<i>Asclepias syriaca</i>	30	380/34/1318	0.64/0.09/0.96	6.0/3/10	19
<i>Asclepias syriaca</i>	30	391/26/1026	0.64/0.12/0.94	5.8/3/9	21
<i>Silphium perfoliatum</i>	30	1143/81/2633	0.85/0.19/0.99	10.1/3/24	50
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	25	422/52/862	0.56/0.11/0.95	7.8/5/11	25
<i>Solidago canadensis</i>	25	269/56/455	0.70/0.28/0.98	9.2/4/16	34
<i>Solidago canadensis</i>	25	381/151/582	0.78/0.39/0.99	7.5/4/15	33
<i>Paspalum thunbergii</i>	25	266/107/449	0.71/0.32/0.91	10.3/8/15	26
<i>Impatiens glandulifera</i>	30	800/165/1815	0.70/0.36/0.95	11.4/5/18	29
<i>Xanthium albinum</i>	25	219/63/513	0.81/0.53/0.99	5.4/3/9	37
В среднем для всех участков	275	542.6±30.9	0.70±0.01	8.4±0.23	31.1±2.9
Аборигенные					
<i>Botriochloa ischaemum</i>	25	57/9/109	0.47/0.12/0.84	7.4/4/11	32
<i>Trifolium pratense</i>	30	310/11/562	0.57/0.04/0.89	8.3/4/16	27
<i>Melilotus officinalis</i>	30	297/59/576	0.66/0.29/0.97	7.2/3/12	34
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	157/59/278	0.59/0.28/0.93	6.4/3/12	28
<i>Echium vulgare</i>	30	645/24/2174	0.77/0.09/0.99	8.2/5/12	29
<i>Sisymbrium loeselii</i>	30	520/48/1290	0.54/0.09/0.91	16.8/9/24	31
<i>Trifolium arvense</i>	25	239/58/448	0.60/0.18/0.85	7.1/4/11	47
<i>Equisetum telmateia</i>	25	422/23/1337	0.70/0.18/0.94	9.9/6/16	42
<i>Rubus caesius</i>	30	308/38/713	0.60/0.14/0.98	6.9/4/13	28
<i>Setaria viridis</i>	25	57/21/114	0.74/0.45/0.98	4.9/8/9	20
В среднем для всех участков	280	308.8±17.2	0.62±0.01	8.4±0.25	31.8±2.4

Примечание:  $n$  – число проб в группах;  $W_d$  – биомасса доминирующего вида (среднее/минимальное/максимальное значения);  $D$  – степень доминирования;  $S$  – число видов на 0.25 м<sup>2</sup>;  $N$  – общее число видов в серии проб.

В таблице 2 показано соотношение между значениями:  $D$  и  $S_s$ ,  $D$  и  $W_s$ ,  $W_s$  и  $S_s$ , а также  $D$  и  $S_r$ . Из неё следует: 1) в большинстве сообществ с доминированием как чужеродных, так и аборигенных видов между  $D$  и  $S_s$  наблюдается умеренная или тесная отрицательная связь; 2) между  $D$  и  $W_s$  – тесная или умеренная отрицательная; 3) между  $W_s$  и  $S_s$  – тесная, умеренная или слабая положительная; 4) между  $D$  и  $S_r$  – статистически значимая отрицательная связь наблюдается только на двух участках. Причём в обоих случаях с доминированием аборигенных видов: *Melilotus officinalis* и *Rubus caesius*. В среднем теснота связи (значения коэффициента корреляции рангов) между всеми рассматриваемыми характери-

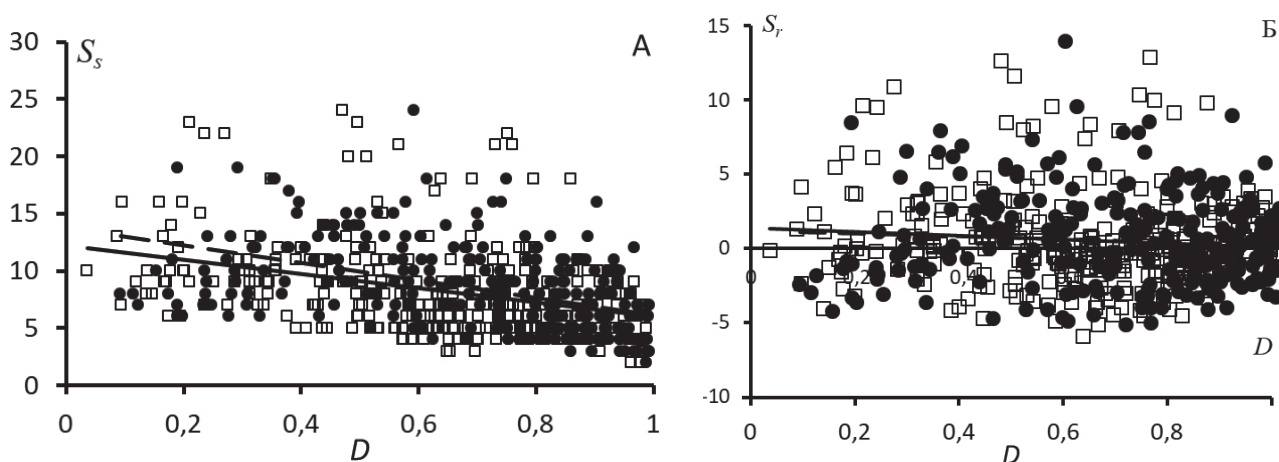
стиками ( $D$  и  $S_s$ ,  $D$  и  $W_s$ ,  $W_s$  и  $S_s$ ,  $D$  и  $S_r$ ) на участках с чужеродными и с аборигенными доминантами отличается незначимо (для проверки нулевой гипотезы использовался непараметрический  $U$ -критерий Манна – Уитни).

В таблице 3 показаны соотношения между значениями  $D$  и  $S_s$ ,  $D$  и  $W_s$ ,  $W_s$  и  $S_s$ , а также  $D$  и  $S_r$  в сообществах с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов в целом. Видно, что характер этих соотношений в сообществах с доминантами разного происхождения является сходным: первые три соотношения в обоих случаях характеризуются относительно невысокой, но статистически значимой корреляцией; связь между  $D$  и  $S_r$  в обоих случаях отсутствует.

**Таблица 2.** Значения коэффициента корреляции рангов Спирмена для соотношений  $S_s(D)$ ,  $W_s(D)$ ,  $S_s(W_s)$  и  $S_r(D)$

Доминирующие виды	n	Соотношения			
		$S_s(D)$	$W_s(D)$	$S_s(W_s)$	$S_r(D)$
Чужеродные					
<i>Helianthus tuberosus</i>	30	-0.654**	-0.772**	0.665**	0.167
<i>Asclepias syriaca</i>	30	-0.567**	-0.904**	0.566**	-0.294
<i>Asclepias syriaca</i>	30	-0.683**	-0.847**	0.620**	-0.060
<i>Silphium perfoliatum</i>	30	-0.893**	-0.950**	0.844**	-0.188
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	25	-0.368	-0.750**	0.410*	-0.073
<i>Solidago canadensis</i>	25	-0.661**	-0.943**	0.714**	-0.080
<i>Solidago canadensis</i>	25	-0.857**	-0.974**	0.894**	0.037
<i>Paspalum thunbergii</i>	25	-0.297	-0.932**	0.270	0.000
<i>Impatiens glandulifera</i>	30	-0.653**	-0.806**	0.362*	-0.357
<i>Xanthium albinum</i>	25	-0.642**	-0.882**	0.759**	-0.025
Аборигенные					
<i>Botriochloa ischaemum</i>	25	-0.749**	-0.736**	0.866**	-0.255
<i>Trifolium pratense</i>	30	-0.607**	-0.889**	0.572**	-0.108
<i>Melilotus officinalis</i>	30	-0.648**	-0.746**	0.344	-0.413*
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	-0.698**	-0.874**	0.265	-0.017
<i>Echium vulgare</i>	30	-0.190	-0.928**	0.112	0.020
<i>Sisymbrium loeselii</i>	30	-0.247	-0.820**	0.349	0.120
<i>Trifolium arvense</i>	25	-0.638**	-0.920**	0.670**	-0.039
<i>Equisetum telmateia</i>	25	-0.604**	-0.569**	0.341	-0.366
<i>Rubus caesius</i>	30	-0.630**	-0.624**	0.506**	-0.496**
<i>Setaria viridis</i>	25	-0.647**	-0.901**	0.699**	-0.153

Примечание: n – число проб биомассы, \* – значения коэффициента корреляции рангов, которые являются статистически значимыми при  $P < 0.05$ , \*\* – при  $P < 0.01$ .



**Рис. 1.** Соотношения  $S_s(D)$  и  $S_r(D)$  в сообществах с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов в целом. Чёрные кружки, пунктирная линия регрессии – пробы биомассы с доминированием чужеродных видов; белые квадраты, сплошная линия регрессии – с доминированием аборигенных видов.

**Таблица 3.** Характер соотношений  $S_s(D)$ ,  $W_s(D)$ ,  $S_s(W_s)$  и  $S_r(D)$  в сообществах с доминированием чужеродных видов в целом и аборигенных видов в целом

Соотношение	Доминирующие виды					
	чужеродные			аборигенные		
	$n$	Модель	$r$	$n$	Модель	$r$
$S_s(D)$	275	$S_s = -7.68D + 13.77$	-0.477**	280	$S_s = -6.23D + 12.25$	-0.347**
$W_s(D)$	275	$W_s = -436.15D + 470.89$	-0.685**	280	$W_s = -319.83D + 325.37$	-0.540**
$S_s(W_s)$	275	$\lg S_s = 0.29 \lg W_s + 1.99$	0.623**	280	$\lg S_s = 0.28 \lg W_s + 2.10$	0.628**
$S_r(D)$	275	$S_r = -0.93 D + 1.16$	-0.071	280	$S_r = -1.29D + 1.34$	-0.090

Примечание:  $n$  – число проб биомассы,  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона (\*\* – значения  $r$  являются статистически значимыми при  $P < 0.01$ ).

**Таблица 4.** Среднее видовое богатство растительных сообществ для участков 0.25 м<sup>2</sup> с разной степенью доминирования чужеродных и аборигенных видов

Показатели	Степень доминирования ( $D$ )				
	<0.20	0.20–0.39	0.40–0.59	0.60–0.79	≥0.80
Чужеродные доминанты					
$n$	10	30	48	66	121
$S$	9.0±1.2	11.2±0.7	10.9±0.5	8.9±0.4	6.4±0.2
Аборигенные доминанты					
$n$	16	29	56	101	73
$S$	10.6±0.8	10.8±0.8	9.3±0.6	7.8±0.4	6.5±0.3
$F$	1.45	0.15	4.08*	3.11	0.07

Примечание:  $F$  – критерий Фишера (ANOVA), \* – фактическое значение  $F$  выше критического для  $P < 0.05$ .

На рисунке 1 показаны соотношения между значениями  $D$  и  $S_s$ , а также  $D$  и  $S_r$ . Видно, что линии регрессии в поле графиков либо расположены близко друг от друга (рис. 1А), либо совпадают (рис. 1Б). Как следует из таблицы 4, среднее видовое богатство проб со сходной степенью доминирования чужеродных и аборигенных видов различается преимущественно незначимо.

В таблице 5 представлены данные об общем числе сопутствующих видов растений ( $N'_s$ ) в группах проб биомассы с наиболее высоким и с наиболее низким участием доминантов ( $D$ ). Группы проб с низким участием доминантов состояли из пяти проб, с высоким – из 8–21 пробы. При этом суммарная биомасса сопутствующих видов ( $W_s$ ) в сравниваемых группах проб является сходной. Как видно из таблицы, только в пяти группах проб с высоким участием доминантов (чужеродных: *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis*; аборигенных: *Trifolium arvense*, *Equisetum telmateia*

и *Rubus caesius*) обнаружено существенно меньшее число видов, чем в группах проб с низким их участием (разница достоверна для  $P < 0.05$ ). Объединённые группы проб биомассы с относительно низким участием доминантов состояли из 50 проб (отобраны с площадок с общей площадью равной 12.5 м<sup>2</sup>), с относительно высоким – из 145 проб с доминированием чужеродных видов (отобраны с 36.25 м<sup>2</sup>) и 121 пробы с аборигенными доминантами (отобраны с 30.25 м<sup>2</sup>). Как видно из таблицы, общее число видов растений в сравниваемых группах проб ( $N'_s$ ) различается незначимо.

Сходство видового состава ( $K_s$ ) групп проб с высоким и с низким участием определённых чужеродных доминантов в среднем для 10 участков составило 0.69±0.04, с высоким и с низким участием определённых аборигенных доминантов (также в среднем для 10 участков) – 0.63±0.03. Разница между этими значениями является статистически незначи-



**Таблица 5.** Общее число сопутствующих видов растений в группах проб с низким и с высоким участием доминантов

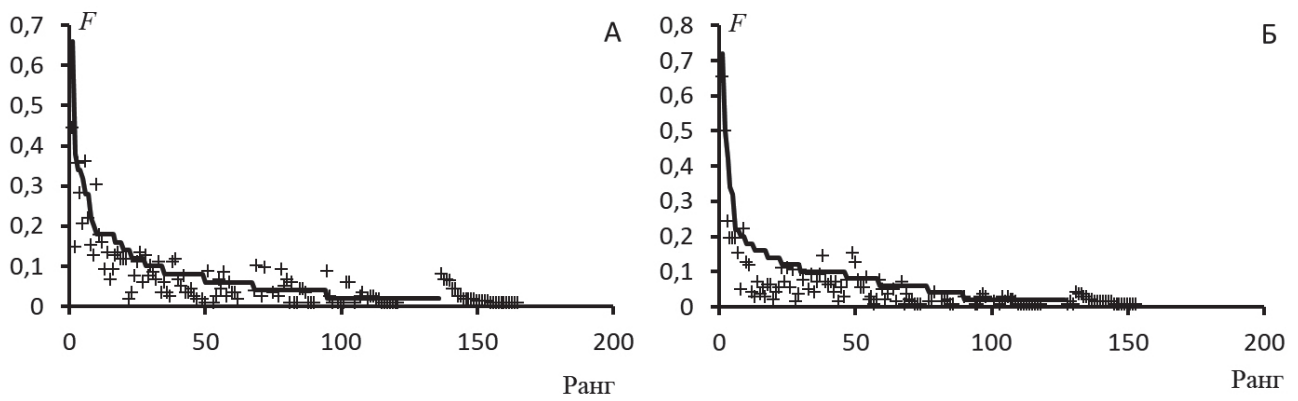
Доминирующие виды	$N_s$	Низкое участие доминанта					Высокое участие доминанта				
		$n$	$D$	$W_s$	$S_s$	$N'_s$	$n$	$D$	$W_s$	$S_s$	$N'_s$
Чужеродные											
<i>Helianthus tuberosus</i>	37	5	0.24	2598	11.8	21	15	0.9	2607	6.3	23
<i>Asclepias syriaca</i>	19	5	0.2	1024	5.8	11	13	0.87	1020	4.2	10
<i>Asclepias syriaca</i>	21	5	0.2	1268	6.6	15	14	0.86	1268	4	10*
<i>Silphium perfoliatum</i>	50	5	0.47	1329	17.4	37	21	0.95	1330	6.6	31
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	25	5	0.23	2560	8	16	11	0.72	2546	5.9	16
<i>Solidago canadensis</i>	34	5	0.38	858	14.4	28	14	0.85	856	6.9	22**
<i>Solidago canadensis</i>	33	5	0.46	1042	11.4	24	18	0.87	1042	6.1	25
<i>Xanthium albinum</i>	26	5	0.58	451	6.2	16	16	0.9	455	3.8	18
<i>Paspalum thunbergii</i>	29	5	0.5	998	9.6	17	13	0.79	996	8.6	21
<i>Impatiens glandulifera</i>	37	5	0.42	1704	14.2	24	10	0.88	1701	7.6	26
В целом	150	50	0.40	13831	10.8	121	145	0.86	13833	6.5	117
Аборигенные											
<i>Botriochloa ischaemum</i>	32	5	0.24	479.8	9.2	21	11	0.64	478.6	5.4	17
<i>Trifolium pratense</i>	27	5	0.15	1527.2	10.8	17	12	0.78	1527.6	7.3	17
<i>Melilotus officinalis</i>	34	5	0.37	902.6	9.2	21	11	0.84	902.2	6.1	21
<i>Calamagrostis epigeios</i>	28	5	0.38	880.8	8	23	13	0.74	887.4	6.1	21
<i>Echium vulgare</i>	29	5	0.15	994	7.6	19	16	0.93	994	7.1	26
<i>Trifolium arvense</i>	31	5	0.27	1231	8.8	21	12	0.75	1228	4.9	15*
<i>Sisymbrium loeselii</i>	47	5	0.15	3413	15.2	32	13	0.74	3404	15.6	38
<i>Equisetum telmateia</i>	42	5	0.38	772	12.6	32	8	0.87	777	7.5	24*
<i>Rubus caesius</i>	27	5	0.23	427.8	10.0	20	10	0.78	427.2	5.5	9**
<i>Setaria viridis</i>	20	5	0.51	48.3	6.4	14	15	0.83	48.4	4.3	15
В целом	163	50	0.28	11827	10.8	130	121	0.78	11826	7.3	126

Примечание:  $n$  – число проб в группах;  $D$  – средняя для пробы степень доминирования;  $W_s$  – суммарная биомасса сопутствующих видов в группах проб;  $S_s$  – среднее для пробы число сопутствующих видов;  $N_s$  – общее число сопутствующих видов в сериях проб;  $N'_s$  – число сопутствующих видов, обнаруженных в группах проб с разным участием доминанта; \* – соотношение  $N'_s$  и  $(N_s - N'_s)$  в группах проб с высоким участием доминанта ниже, чем в группах проб с низким его участием, причём это различие статистически значимо на уровне  $P < 0.05$ , \*\* – на уровне  $P < 0.01$  (критерий  $\chi^2$ ).

мой (критерий Манна – Уитни,  $U = 37$ ). Наиболее низкое сходство видового состава выявлено между группами проб с высоким и с низким участием аборигенных доминантов – *Melilotus officinalis*, *Trifolium arvense* и *Rubus caesius* (0.50–0.55). Сходство видового состава ( $K_s$ ) объединённых групп проб с высоким и с низким участием чужеродных доминантов составило 0.80, аборигенных – 0.76.

На рисунке 2 показано, что встречаемость сопутствующих видов растений в объеди-

нённых группах проб с высоким участием чужеродных и аборигенных доминантов преимущественно ниже, чем в группах проб с низким их участием. Кроме того, мы определили, что доля синантропных видов (облигатных и факультативных), имеющих более высокую встречаемость в объединённой группе проб с низким участием аборигенных доминантов, чем в группе проб с высоким их участием, составляет 0.81, несинантропных – 0.77 (разница статистически незначима,  $t$



**Рис. 2.** Встречаемость сопутствующих видов растений ( $F$ ) в объединённых группах проб биомассы с низкой и высокой степенью участия аборигенных (А) и чужеродных (Б) доминантов. По оси абсцисс – ранги видов по встречаемости ( $F$ ) в пробах биомассы с низким участием доминантов. Значения  $F$  видов в таких пробах обозначены сплошной линией; значения  $F$  тех же видов в пробах с высоким участием доминантов обозначены крестиками.

= 0.57,  $P < 0.05$ ); для групп проб с доминированием чужеродных видов значения этих показателей равны 0.86 и 0.88, соответственно (разница также незначима,  $t = 0.32$ ,  $P < 0.05$ ). В таблице 6 показано распределение по флороценоэлементам видов, выявленных в группах проб биомассы с низким и высоким участием аборигенных и чужеродных доминантов. Из неё следует, что доля синантропных (рудеральных) видов растений в сообществах с доминированием чужеродных видов несколько ниже, а луговых несколько выше, чем в сообществах с аборигенными доминантами, причём как на участках с низким, так и с высоким их участием.

### Обсуждение

Итак, на изученных нами участках синантропных сообществ чужеродные доминанты характеризуются существенно более высокими значениями надземной биомассы и несколько более высокими значениями степени доминирования, чем аборигенные доминанты. При этом: 1. Среднее число видов на участках сообществ  $0.25 \text{ м}^2$  с высоким участием чужеродных и аборигенных доминантов оказалось примерно одинаковым. 2. Теснота связи между степенью доминирования чужеродных видов и видовым богатством оказалась в среднем примерно такой же, как и между степенью доминирования аборигенных

**Таблица 6.** Распределение по флороценоэлементам видов, выявленных в группах проб биомассы с низким и высоким участием аборигенных и чужеродных доминантов

Доминанты	Аборигенные		Чужеродные	
	Средняя степень доминирования	Число проб	Средняя степень доминирования	Число проб
Средняя степень доминирования	0.28	121	0.40	145
Число проб	50	121	50	145
Общее число видов в пробах биомассы	130	126	121	117
Рудеральный облигатный (R)	0.24	0.24	0.19	0.18
Рудеральный факультативный (RP, RS, RA)	0.23	0.21	0.17	0.16
Лесной (S)	0.14	0.14	0.09	0.12
Лесо-луговой (SP)	0.01	0.02	0.07	0.06
Луговой (P)	0.24	0.25	0.32	0.33
Степной (ST)	0.12	0.10	0.09	0.09
Аквальный (A)	0.03	0.04	0.07	0.06

*Примечание:* в поле таблицы – доля видов определённого флороценоэлемента от общего числа видов (отнесение видов к определённым флороценоэлементам было выполнено по А.Л. Иванову [2019]).

видов и видовым богатством. 3. Связь между этими характеристиками как на отдельных участках, так и в целом для всех проб биомассы с доминированием чужеродных видов, а также для всех проб с доминированием аборигенных видов, можно удовлетворительно объяснить на основе «energy-diversity» и «the more individuals» гипотез. Исключение – два участка сообществ, причём оба с доминированием аборигенных видов (*Melilotus officinalis* и *Rubus caesius*).

Кроме того, общее число видов, выявленных в объединённых группах проб биомассы с высоким участием как аборигенных, так и чужеродных видов, оказалось примерно таким же, как и в сходных по суммарной биомассе группах проб с низким уровнем их доминирования. Если рассматривать участки сообществ с доминированием определённых видов, то только на пяти из них в группах проб с относительно высоким участием доминантов (в двух случаях с доминированием чужеродных видов, в трёх – аборигенных) обнаружено существенно меньшее число видов, чем в сходных с ними по запасу биомассы сопутствующих видов группах проб с низким их участием. Причём обратим внимание, что для изучения *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis* было использовано по два участка, и результаты оказались для них разными. Это может быть связано как со случайными процессами, так и, возможно, с тем, что воздействие одних и тех же доминантов может иметь разные последствия в разных сообществах [Hejda et al., 2017; Vítková et al., 2017].

Наконец, как следует из наших данных, в результате роста участия как аборигенных, так и чужеродных доминантов происходит снижение встречаемости большинства сопутствующих видов. Причём в обоих случаях синантропные виды снижают встречаемость в той же степени, что и несинантропные. Поэтому доля первых в сообществах с высоким участием как чужеродных, так и аборигенных доминантов не выше, чем в сообществах с низким их участием. Кроме того, сходство видового состава групп проб с высоким и с низким участием чужеродных доминантов оказалось примерно таким же, как групп проб с высоким и с низким участием местных доминантов.

Таким образом, результаты, полученные нами путём анализа данных с использованием разных приёмов, в целом хорошо согласуются между собой и указывают на сходный и преимущественно неизбирательный характер воздействия чужеродных и аборигенных доминантов на сопутствующие виды сообществ. Соответственно, мы не обнаружили свидетельств, что чужеродные доминанты представляют более серьёзную угрозу для видового богатства растительных сообществ, чем аборигенные. Единственным видом, для которого наши результаты согласованно показали признаки избирательного воздействия на другие виды, оказался *Rubus caesius*, доминирующий в опушечном сообществе. Это аборигенный низкий многолетний кустарник со стелющимися по субстрату и укореняющимися побегами, формирующими плотный полог. По-видимому, рост сомкнутости этого полога ведёт к исчезновению преимущественно видов, неустойчивых к низкой освещённости, в частности, *Convolvulus arvensis*, *Achillea millefolium*, *Vicia pannonica*, *V. hirsuta*, *Plantago lanceolata*, *Inula germanica*, *Torilis arvensis*. На участках с высокой долей биомассы ожины, а, соответственно, с высокой сомкнутостью её полога, сохраняются *Poa pratensis*, *Elytrigia repens*, *Calystegia silvatica*, *Stellaria holostea* и некоторые другие. Из них *Calystegia silvatica* и *Stellaria holostea* – виды лесов, зарослей кустарников, а *Elytrigia repens* в районе исследований часто является доминантом опушечных фитоценозов. Можно предположить три возможные причины, почему этот кустарник оказывает более избирательное воздействие на сопутствующие виды растений по сравнению с травянистыми видами: 1) из-за преимущественно горизонтального расположения листьев; 2) плотный полог, который формирует этот кустарник над травостоем, возможно, механически препятствует росту трав вверх; 3) в состав опушечных сообществ входят виды, более дифференцированные по устойчивости к затенению, чем, например, сообществ пустырей и залежей.

По мнению М. Гейды с соавторами [Hejda et al., 2009], виды, способные образовывать высокие и плотные заросли, малопригодные

для произрастания неустойчивых к затенению растений, оказывают наиболее сильное воздействие на сопутствующие виды травяных ценозов. На это указывается и в обзорах, представленных в Чёрной книге флоры Средней России [Виноградова и др., 2009]. В обзорах М. Гиории, Б.А. Осборн [Gioria, Osborne, 2014] и М. Чарнецкой-Вьера с соавторами [Czarniecka-Wiera et al., 2019], отмечается, что эффект затенения, создаваемый чужеродными видами благодаря их значительной биомассе, является одним из основных способов их воздействия на сообщества-реципиенты. Поэтому, учитывая, что биомасса чужеродных доминантов на изученных участках в среднем более значительна, чем аборигенных, можно было бы ожидать разных последствий их воздействия на синантропные сообщества. В связи с этим подчеркнём, что полученные нами результаты не обязательно свидетельствуют о полном отсутствии различий в этом отношении. Но из них следует, что роль этих различий в формировании изученных нами сообществ по сравнению с ролью других экологических процессов (флуктуаций абиотической среды, нарушений, поступления зачатков и т. д.), по-видимому, относительно невелика.

Полученные нами результаты не являются неожиданными, поскольку аналогичные выводы были сделаны и другими авторами. В частности, в работе Дж.Э. Хулахана, К.С. Финдли [2004] было показано, что на 58 внутренних водно-болотных угодьях Онтарио (Северная Америка) доля чужеродных доминантов, оказавших значительное отрицательное воздействие на местные растительные сообщества, была такой же, как и доля аборигенных доминантов, оказывающих сходное воздействие [Houlahan, Findlay, 2004]. М. Гейда с соавторами оценили характер влияния на растительные сообщества Центральной Европы нескольких аборигенных и чужеродных доминантов и не обнаружили между ними значительных различий в этом отношении [Hejda et al., 2021]. К.И. Пауэлл с соавторами сравнили участки лесных биомов разных типов (штаты Гавайи, Миссури и Флорида, США) с доминированием чужеродных видов древесных растений со сходными

по условиям произрастания участками лесов, но с доминированием аборигенных растений, участие которых было ниже [Powell et al., 2013]. Результаты показали, что на небольших участках сообщества с доминированием чужеродных видов характеризуются более низким видовым богатством, чем однотипные сообщества с аборигенными доминантами, однако на крупных участках сообществ с доминантами разного происхождения видовое богатство оказывалось близким. Аналогичные выводы были сделаны в результате изучения растительных сообществ заброшенных пастбищ Польши [Czarniecka-Wiera et al., 2019]. На отсутствие существенных последствий роста числа и численности чужеродных видов растений для фиторазнообразия регионов-реципиентов обращается внимание также в ряде обзорных работ [Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011; Rejmánek et al., 2013].

Однако следует ещё раз отметить, что известны и другие результаты, свидетельствующие о более сильном воздействии на сообщества чужеродных видов, чем аборигенных, и/или об избирательном характере такого воздействия [Richardson et al., 1989; Standish et al., 2001; Hejda et al., 2009; Акатов и др., 2012; Гусев, 2016, 2017; Rijal et al., 2017; Веселкин и др., 2020; и др.]. Кроме того, следует также обратить внимание на два обстоятельства, которые, по нашему мнению, могут быть причиной некоторой недооценки последствий воздействия доминантов – как чужеродных, так и аборигенных – на другие виды. Первое из них касается как наших результатов, так и результатов других авторов. Оно связано с тем, что влияние доминирующих видов на видовое богатство растительных сообществ в разном пространственном масштабе чаще оценивают на основе данных по относительно крупным их участкам [Richardson et al., 1989; Hejda et al., 2009; Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Rejmánek, Stohlgren, 2015]. Однако в пределах таких относительно крупных участков сообществ с высоким (в среднем) проективным покрытием доминантов нередко можно найти микроучастки, где их покрытие относительно невелико («окна»), что может повлиять на результаты оценки эффекта доминирования



[Hejda, Pyšek, 2006]. Поэтому в нашем исследовании мы использовали данные по сериям однородных микроплощадок (0.25 м<sup>2</sup>), заложенных как регулярным, так и типическим способом в пределах более крупных участков фитоценозов с доминированием определённого вида. При этом целенаправленный отбор проб был использован для усиления контрастности выборок по степени участия доминантов. Но даже в этом случае сформированные нами группы проб биомассы с высоким в среднем участием доминирующих видов нередко включали пробы с умеренным доминированием, которые могли включать виды, неустойчивые к воздействию данного фактора.

Второе обстоятельство связано с механизмом, который в соответствии с «the more individuals» гипотезой обуславливает связь между продуктивностью и видовым богатством сообществ: продуктивность ограничивает плотность особей, а плотность особей – число видов. Ключевым звеном в этой причинно-следственной цепочке является плотность особей. Однако количество особей на небольших участках сообществ зависит не только от веса надземной биомассы, но и от их размера, который предположительно может снижаться на градиенте роста участия доминанта. Поэтому возможно, что число особей и, соответственно, видов в пробах биомассы со значительным участием доминантов в некоторых случаях оказывалось несколько более высоким, чем это можно было бы ожидать в соответствии с её запасом.

### Заключение

Таким образом, наши результаты свидетельствуют в пользу предположения, что чужеродные и аборигенные доминанты оказывают в среднем сходное воздействие на синантропные растительные сообщества, а также что рост их участия ведёт преимущественно к неизбирательному (случайному) вытеснению из сообществ сопутствующих видов. Такое воздействие не способно существенно повлиять на размер видового пула фитоценозов, а, соответственно, на видовое богатство крупных участков растительного покрова. При этом в сообществах с высо-

ким участием доминантов большинство сопутствующих видов характеризуются более низкой встречаемостью, чем в сообществах с низким их участием. Это делает их более уязвимыми к воздействию других факторов, например, фитофагов, флуктуаций среды, фрагментации и т. д. Однако, поскольку характер такого воздействия слабо зависит от происхождения доминантов, смена в растительном покрове местных доминантов чужеродными преимущественно не должна иметь значительных последствий для сопутствующих видов, по крайней мере, если рассматривать крупные по площади участки местности.

При этом следует обратить внимание на то, что по нескольким причинам увеличение площади участков растительного покрова с доминированием травянистых чужеродных видов всё же нельзя рассматривать как абсолютно безопасное для фиторазнообразия регионов-реципиентов. Во-первых, в том случае, если чужеродные доминанты способны достигать существенно более высокого обилия, чем местные. Во-вторых, известно, что травяные сообщества, в том числе синантропные, нередко характеризуются отсутствием хорошо выраженных доминантов. Так, в районе наших исследований они занимают около 40% площади рудеральной растительности. Проникновение в такие сообщества и последующий рост участия чужеродных видов, по-видимому, будет иметь более значительные последствия для их видового богатства, чем усиление позиций чужеродных доминантов в исходно монодоминантных ценозах. В-третьих, имеются данные, что чужеродные доминанты способны на длительный период времени останавливать восстановительные сукцессии на стадии бедных видами монодоминантных сообществ [Гусев, 2016, 2017б]. Наконец, результат воздействия на сообщества чужеродных доминантов чаще оценивают по отношению к сопутствующим видам растений. При этом более уязвимыми к такому воздействию могут быть местные доминанты. В пользу этого предположения свидетельствуют представления Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой [2012] об организации травяных фитоценозов. По их мнению, они структурированы разными механизмами:

конкуренцией между доминантами (С-стратегами) и случайными процессами в группах менее обильных видов (S- и R-стратегов). Однако нам неизвестны работы, посвящённые взаимоотношениям между доминантами травяных сообществ разного происхождения в крупном пространственном масштабе.

### Финансирование работы

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 16-04-00228 и № 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

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Сазонец Н.М., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г. Природа связи между степенью доминирования и видовым богатством в растительных сообществах разных типов: биологические или случайные процессы? // Экология. 2019. № 5. С. 332–340 [Akotov V.V., Akatova T.V., Afanas'ev D.F., Sazonets N.M., Sushkova E.G., Chefranov S.G. The nature of correlation between the degree of dominance and species richness in plant communities of different types: are the processes biological or stochastic? // Russ. J. Ecol. 2019. Vol. 50. No. 5. P. 422–430. DOI: 10.1134/S1067413619040039].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. 2018. № 4. С. 264–274 [Akotov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // Rus. J. of Ecol. 2018. Vol. 49. No. 4. P. 296–305.]
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных видов // Экология. 2012. № 4. С. 276–283 [Akotov V.V., Akatova T.V., Shadzhe A.E. Species richness of tree and shrub layers in riparian forests of the Western Caucasus dominated by alien species // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43. No. 4. P. 294–301].
- Веселкин Д.В., Дубровин Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323–331 [Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Russ. J. Ecol. 2019. Vol. 50. No. 5. P. 413–421].
- Веселкин Д.В., Золотарева Н.В., Липихина Ю.А., Подгаевская Е.Н., Киселева О.А. Разнообразие растений в зарослях инвазивного *Sorbaria sorbifolia*: разный эффект для травяно-кустарничкового яруса и банка семян // Экология. 2020. № 6. С. 417–426.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- 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. 2017а. № 4. С. 28–35.
- Гусев А.П. Задержка восстановительной сукцессии инвазивными видами растений (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2017б. № 4. С. 261–266.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
- Иванов А.Л. Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь: Изд-во СКФУ, 2019. 341 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 3. С. 227–238.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г. Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 6. С. 435–443.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Házi J., Zimmermann Z., Molnár Cs., Dancza I., Margóczy K., Pál R., Purger D., Schmidt D., Óvári M., Komoly C., Sutyinszki Zs., Szabó G., Csathó A.I., Juhász M., Penksza K., Molnár Zs. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Applied vegetation science. 2014. Vol. 17. No. 2. P. 201–213.
- 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>
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. No. 2. P. 433–436.
- Chase J.M., Powell K.I., Knight T.M. 'Bigger data' on scale-dependent effects of invasive species on biodiver-

- sity cannot overcome confounded analyses: a comment on Stohlgren and Rejmánek (2014) // *Biol. Lett.* 2015. Vol. 10. 20150103. DOI:10.1098/rsbl.2015.0103.
- Csergő A.M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. No. 8: e73533.oi:10.1371.
- 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.
- Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*. 2009. Vol. 33. P. 319–338.
- García L.V., Marañón T., Moreno F., Clemente L. Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh // *Journal of Vegetation Science*. 1993. Vol. 4. P. 417–424.
- Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // *Front. Plant Sci.* 2014. Vol. 5. No. 501. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
- Grime J.P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // *Nature*. 1973. Vol. 242. P. 344–347.
- 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., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // *J. Ecol.* 2009. Vol. 97. P. 3393–3403.
- 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. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 88–89.
- Hejda M., Štajerová K., Pyšek P. Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? // *Journal of Biogeography*. 2017. Vol. 44. P. 18–27.
- Houlahan J.E., Findlay C.S. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // *Conservation Biology*. 2004. Vol. 18. No. 4. P. 1132–1138.
- Lanta V., Hyvonen T., Norrdahl K. Non-native and native shrubs have differing impacts on species diversity and composition of associated plant communities // *Plant Ecol.* 2013. Vol. 214. No. 12. P. 1517–1528. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0272-0>
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M. et al. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003. Vol. 270. P. 775–781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // *Ecography*. 2001. Vol. 24. P. 633–644.
- Mirkin B.M. Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5. No. 2. P. 283–284.
- Oksanen J. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? // *Journal of Ecology*. 1996. Vol. 84. P. 293–295.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am J Bot.* 2011. Vol. 98. No. 3. P. 539–548.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *Science*. 2013. Vol. 339. P. 316–318.
- Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. 2005. Vol. 28. P. 573–582.
- 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.
- Rejmánek M., Simberloff D. Origin matters // *Environmental Conservation*. 2017. Vol. 44. No. 2. P. 97–99.
- Rejmánek M., Stohlgren T.J. Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. *Biol. Lett.* 2015. Vol. 11: 20150402. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0402>
- Richardson D.M., Macdonald I.A.W., Forsyth G.G. Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome // *South African Forestry Journal*. 1989. Vol. 149. P. 1–8.
- Rijal D.P., Alm T., Inger L.N., Alsos G. Giant invasive *Heracleum persicum*: Friend or foe of plant diversity? // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7. P. 4936–4950.
- Sagoff M. Do non-native species threaten the natural environment? // *J Agric Environ Ethics*. 2005. Vol. 18. P. 215–236.
- 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 // *Nature Communications*. 2015. Vol. 6. P. 1–8.
- Silliman B.R., Bertness M.D. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes // *Conservation Biology*. 2004. Vol. 18. P. 1424–1434.
- Šímová I., Li Y.M., Storch D. Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. P. 161–170.
- Smith D.M., Finch D.M., Gunning C. et al. Post-wildfire recovery of riparian vegetation during a period of water scarcity in the Southwestern USA // *Fire Ecology Special Issue*. 2009. Vol. 5. No 1. P. 38–55.
- Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // *Am. Nat.* 1998. Vol. 152. P. 510–529.
- Standish R.J., Robertson A.W., Williams P.A. The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native

- forest regeneration // Journal of Applied Ecology. 2001. Vol. 38. P. 1253–1263.
- Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // Biol. Lett. 2014. Vol. 10: 20130939. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0939>.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 384. P. 287–302.
- Wright D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory // Oikos. 1983. Vol. 41. P. 496–506.
- Zobel M., Partel M. What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? // Global Ecology and Biogeography. 2008. Vol. 17. P. 679–684.

## ALIEN AND NATIVE DOMINANTS HAVE A SIMILAR EFFECT ON THE SPECIES RICHNESS OF SYNANTHROPIC PLANT COMMUNITIES OF THE WESTERN CAUCASUS

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

It remains unclear whether alien dominants, on average, have a stronger effect on the species richness of plant communities than native ones. We examined this issue on the example of 20 areas of synanthropic plant communities dominated by species of different biogeographic origin (the study area is the Western Caucasus, the Belaya River valley, 190–680 m above the sea level). Within each of them, samples of aboveground biomass were taken from 25–30 plots of 0.25 m<sup>2</sup> with different coverings of dominants, which were then sorted by species and weighed. Analysis of the data has shown: 1) the average species richness of samples with a similar degree of dominance of alien and native species differs mainly insignificantly; 2) the close relationship between the degree of dominance of alien species and species richness is, on average, about the same as between the degree of dominance of native species and species richness; 3) the relationship between these characteristics in most cases can be satisfactorily explained on the basis of “energy-diversity” hypothesis; 4) the share of synanthropic plant species in communities with high participation of both alien and aboriginal dominants is not higher than in communities with low participation of these dominants. On the whole, our results indicate a similar and predominantly nonselective nature of the impact of alien and native dominants on accompanying species of communities.

**Key words:** synanthropic communities, alien dominants, native dominants, biomass, species richness, species pool.