

УДК 574+551.4+634.1

СВЯЗИ ВИДОВОГО БОГАТСТВА АДВЕНТИВНОЙ И АБОРИГЕННОЙ ФРАКЦИЙ ФЛОР С ХАРАКТЕРИСТИКАМИ КЛИМАТА И РЕЛЬЕФА В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2024 г. Л. С. Шарая^{а, *}, А. В. Иванова^б, П. А. Шарый^с, Р. С. Кузнецова^б,
Н. В. Костина^б, Г. С. Розенберг^б

^а Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.В. Прянишникова,
Россия 127434 Москва, ул. Прянишникова, 31

^б Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия 445003 Самарская обл.,
Тольятти, ул. Комзина, 10

^с Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Россия 142290 Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 2

* e-mail: l_sharaya@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2023 г.

После доработки 24.03.2024 г.

Принята к публикации 31.03.2024 г.

Проанализированы 34 локальные флоры сосудистых растений на полигонах Среднего Поволжья площадью 400 км². Выявлены заметные отличия в характере корреляционных связей между числом видов адвентивной и аборигенной фракций флоры и факторами внешней среды — климатом и рельефом. В регионе число аборигенных видов отрицательно связано с температурой воздуха, показателями испарения и дефицитом воды, в то время как для адвентивных видов показана положительная связь с этими характеристиками. Адвентивные виды чаще встречаются в пологих низинах на полигонах, характеризующихся увеличенными значениями перепада высот и водосборной площади. В целом адвентивные виды больше ассоциированы с полупустынными условиями на полигонах с относительно высокими диапазонами факторов среды и стандартным отклонением. Множественная регрессия показала, что адвентивные виды более тесно связаны с факторами среды, чем аборигенные. В регионе адвентивные виды распределяются преимущественно в местах (в экотопах) с повышенной неоднородностью среды. Анализ связей с факторами среды изученных фракций может свидетельствовать о том, что их распределение на полигонах согласовано, вследствие чего они не обнаруживают противостояния, что подтверждается также слабой положительной связью между богатствами их видов.

Ключевые слова: сосудистые растения, адвентивные виды, аборигенные виды, факторы среды, гетерогенность среды, Среднее Поволжье

DOI: 10.31857/S0367059724040054 EDN: BIRQZI

Адвентивные (пришлые, чужеземные) виды неизменно сопутствуют деятельности человека. Благодаря истории изучения адвентизации флоры различных регионов можно наблюдать “антропогенную гомогенизацию биосферы” [1]. В то же время на примере флор средней полосы Европейской России было показано увеличение разнообразия и дифференциации флор, возникающих в результате внедрения адвентивных видов [2].

Нередко адвентивная фракция флоры представляет заметную ее часть, составляя во флорах разных районов мира ~16%, причем на материках она равна 11%, а на островах — 31% видового состава флоры [3]. Характер заселения адвентивных видов на вновь осваиваемых ими террито-

риях различен, на основании чего предложена их классификация [1, 4, 5]. Зачастую они приурочены к локальным местообитаниям и сорным растительным сообществам, причем их инвазионная активность непостоянна. Для некоторых адвентивных видов характерна активная инвазия в местные растительные сообщества — в этом случае они могут вытеснять аборигенные виды растений [6]. Попытки выявить набор признаков, помогающих видам внедряться в растительные сообщества того или иного района, имели ограниченный успех по причине множества признаков, различающихся в разных районах [1].

Вместе с тем связь адвентивных видов с такими абиотическими условиями среды, как климат,

и с биотическими, как обилие местной растительности, позволила построить карты (включая прогнозные) пространственного распределения адвентивных видов на глобальном [7] и материковом уровнях, например Австралии [8, 9], и на уровне регионов/стран: Западной Европы [10], Гималаев [11], Индии [12], Кореи [13], Непала [14], США [15], ЮАР [16] и некоторых других. Однако детальное изучение связи адвентивных видов с факторами среды (климатом, рельефом, солнечной радиацией и т.п.) на региональном уровне столкнулось с трудностями, вызванными недостаточной подробностью таких баз данных, как GloNAF (Global Naturalized Alien Flora) [17], необходимостью привлечения моделей распределения видов, а иногда и недостаточностью набора факторов среды, приводящей к слабой связи адвентивных видов с ними [18]. Пока такие исследования ограничены в основном регионами Австралии [19] и Швейцарии [20].

Хотя в некоторых, сравнительно редких случаях может наблюдаться отрицательная связь числа адвентивных видов с числом аборигенных видов, анализ данных GloNAF показал, что на глобальном уровне связь между ними положительна [17]. Знак связи может объясняться наличием “свободных мест” в сообществе или его “неполноценностью” [21], вызванной, например, нарушениями, способствующими инвазии [1].

Число видов сосудистых растений на полигоне увеличивается с ростом его площади, однако скорость этого процесса замедляется с ростом площади полигона. Поэтому флору полигона, увеличение площади которого в 2 раза приводит к возрастанию числа видов на 20% или меньше, стали называть конкретной флорой [22]. Конкретная флора относительно слабо зависит от площади, с чем и связано ее практическое значение. В изучаемом регионе Среднего Поволжья наименьшая площадь для определения конкретной флоры оценена как 400 км² [23].

Адвентивная фракция флоры, сформировавшаяся из чужеземных видов, представляет собой ее специфическую часть, скорее всего отличающуюся по реакции на природные факторы от аборигенной части. Предполагается, что адвентивные виды связаны с факторами среды иначе, чем местные [17, 21].

Цель настоящей работы — изучение зависимости числа видов адвентивных и аборигенных сосудистых растений в Среднем Поволжье от фак-

торов среды. Проверяется гипотеза о различии этих зависимостей и выясняется, в чем именно различие состоит.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общий подход. Анализ связей числа видов (или, что то же самое, видового богатства, ВБ) с климатом и рельефом выполнен на видовых списках локальных флор, которые описаны на 34 участках (полигонах) площадью по 400 км² каждый и представлены числом видов от 584 до 835. Ниже число адвентивных видов мы обозначаем как N_{s_adv} , а аборигенных — как N_{s_nat} . В нашем понимании локальная флора соответствует следующим параметрам: площадь ее выявления должна обеспечивать возможность произрастания такого числа видов, чтобы в общих чертах представлять региональную флору. В этом случае мы можем утверждать, что, анализируя списки видов данного объема, имеем дело именно с флорой, т.е. с совокупностью видов “вполне однородной, дифференцированной только экологически (но не географически!)”, которую А.И. Толмачев предложил называть “конкретной или элементарной флорой” [22, с. 185]. Минимальная площадь выявления флоры в определенной степени аналогична понятию минимального ареала флоры, который способен дать “основной флористический «портрет» конкретной флоры” [24]. О размере площади выявления флоры имеются некоторые сведения в литературе. Возможный диапазон данной величины “для зоны широколиственного леса или лесостепи, степи... до 400–450 км²” указывает Р.В. Камелин [25, с. 154]. В изучаемом регионе Среднего Поволжья наименьшая площадь для определения конкретной флоры оценена как 400 км² [23]. В настоящей работе мы используем полигоны этой площади.

Изучаемые полигоны располагаются в пределах меридианов 43° и 53° в. д. и 51° и 56° с. ш. и покрывают площадь ≈ 250 тыс. км² (рис. 1). Они охватывают территории Самарской, Ульяновской, Пензенской областей, Республик Мордовия и Чувашия. Изучаемая территория принадлежит Среднему Поволжью. Покрываемые лесами в регионе низкое. Для изучаемого региона характерны три типа почв: черноземы на юге, серые лесные в средней части и дерново-подзолистые на севере.

Флористические данные. Исходным флористическим материалом для формирования списков локальных флор послужили списки, составленные на местности в процессе экспедиционных

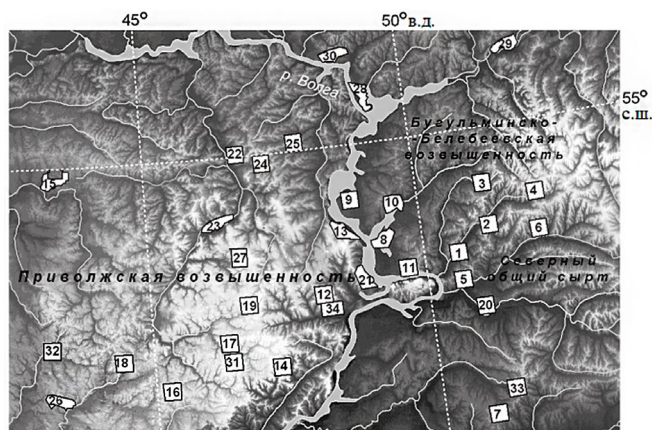


Рис. 1. Расположение полигонов на территории Среднего Поволжья.

исследований 2004–2022 гг. для отдельных географических пунктов с использованием маршрутного метода. В каждой локальной флоре, рассматриваемой в пределах 400 км², насчитывалось 10–15 таких пунктов (для максимального охвата экотопов), посещение которых включало разные вегетационные периоды. Впоследствии списки дополняли информацией повторных посещений, а также обработкой собранного гербарного материала. Часть этих списков опубликована [26–30 и др.]. Для девяти из этих полигонов использовали также списки видов, опубликованные авторами, изучавшими соответствующие территории: Мордовский заповедник [31], национальный парк “Смольный” [32], участки Волжско-Камского заповедника [33], национальный парк “Чаваш вармане” [34] и др. При окончательном формировании списков локальных флор учитывались последующие дополнения к первоначальным спискам [35] и др. Адвентивную фракцию для каждой из локальных флор определяли согласно опубликованному списку, адвентивных видов Среднего Поволжья. Согласно этому списку на данной территории зарегистрирован 461 вид [36].

Описание климата и рельефа. Средние многолетние данные месячных осадков и температур, сезонные суммы осадков и температур, а также значения 19 биоклиматических переменных, как, например, среднегодовая сумма осадков и ее коэффициент вариации, взяты из базы данных WorldClim [37]. В этой базе месячные температуры и осадки усреднены за 50 лет (1950–2000 гг.) и даны с разрешением 900 м. Размерность показателей была в градусах для температур, в мм — для показателей осадков, в мм/год — для испарения AET (actual evapotranspiration), испаряемости PET (potential evapotranspiration) и дефицита воды WD (water deficit), в м — для высоты Z; в градусах

— для крутизны склонов GA; в м² — для водосборной площади MCA (maximal catchment area; описывает, с какой максимальной площади может собираться вода в данный элемент матрицы); в % падения солнечных лучей (100% при перпендикулярном падении на земную поверхность) — для освещенностей при разных азимутах: юго-восточном F135, южном F180 и юго-западном F225; вегетационный индекс NDVI (normalized difference vegetation index) и коэффициент увлажнения MI (moisture index, определенный как MAP/PET, где MAP есть среднегодовая сумма осадков) являются безразмерными.

Для исследовательских полигонов использовали матрицы климата (разрешение 600 м), из которых выделяли изучаемые нами полигоны площадью 400 км². Для этого в программе “ГИС Эко” имеются функции, позволяющие различать элементы матрицы, отвечающие внутренней и внешней частям полигона. Для каждого полигона рассчитывали средние, минимальные и максимальные значения климатических показателей, их перепады или диапазоны (dT — для температур, dP — для осадков, dMCA, dWD и т.п.) и стандартное отклонение SD. Перепады и SD использовали как характеристики гетерогенности климата. Показатели гидротермического баланса (PET, AET, MI и WD) рассчитывали на основании WorldClim по методикам, описанным в [38].

Статистический анализ данных. Поскольку обилие видов часто имеет нелинейные связи с условиями среды, для оценки парных связей мы использовали квадратичную регрессию средствами MS Excel версии SP-2, уровень значимости находили с помощью “Аналитической ГИС Эко” [39], а знак парной связи (который формально положителен для квадратичной регрессии) приводили тот же, что для линейной, с целью сохранить информацию о знаке связи. Характеристики рельефа, их преобразование для анализа, а также множественную регрессию рассчитывали в программе “Аналитическая ГИС Эко” [39] по методикам работ [40, 41].

Отметим, однако, специальный отбор предикторов. В программе “Аналитическая ГИС Эко” перебирали все подмножества из четырех линейно независимых предикторов (пятый обычно незначим в модели) по критерию работы [40], из них выбирали четыре с наибольшим коэффициентом детерминации R². Этот (эмпирический) критерий заключался в том, что максимальный из четырех так называемых факторов вспухания

дисперсии (variance inflation factors) не должен превышать 5.15, т.е. предикторы не должны быть близки к линейно зависимым. Используя эту процедуру, мы ставили целью нахождение такого ансамбля предикторов, который был бы определен объективно. Таким образом, отбор предикторов не зависел от предпочтений авторов. Значимость предикторов оценивали по t -статистикам Стьюдента [41], а в приводимых ниже уравнениях регрессии предикторы расположены в порядке убывания значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среднее значение общего видового богатства ($Ns_{nat} + Ns_{adv}$) на полигонах составляет 675 видов (от 584 до 835), из них аборигенных Ns_{nat} — 568 (от 477 до 721, коэффициент вариации 10.6%), адвентивных видов Ns_{adv} — 107 (от 63 до 204, коэффициент вариации 36.1%). Число адвентивных видов Ns_{adv} составило 10–30% от общего числа видов (среднее значение 15.6%). Связь между Ns_{adv} и Ns_{nat} в Среднем Поволжье незначима ($R^2 = 0.03$). Среднее Ns_{adv} в 5.3 раза меньше, чем Ns_{nat} , а коэффициент вариации в 3 раза больше, поэтому следовало ожидать заметного влияния гетерогенности факторов среды на Ns_{adv} .

При движении в изучаемом регионе по географическим направлениям наиболее быстро Ns_{nat} и Ns_{adv} меняются на север, причем Ns_{adv} убывает в этом направлении, а Ns_{nat} — возрастает (рис. 2а), следовательно, юг региона больше способствует инвазии адвентивных видов. Причину этого следует естественно искать в различии связи видового богатства двух групп с температурой (рис. 2б): Ns_{nat} связано с температурами отрицательно (за исключением января и февраля), а Ns_{adv} — положительно, т.е. высокие температуры теплого периода способствуют повышению Ns_{adv} и снижению Ns_{nat} . Это значит, что в более теплых условиях юга Среднего Поволжья инвазия активнее, что увеличивает число адвентивных видов. Следует отметить, что результаты анализа связей между богатством видов аборигенной и адвентивной фракций на рис. 2–6 с факторами среды не всегда показывают достаточно высокую значимость по причине относительно небольшого объема выборки, но мы приводим их, поскольку в исследовании нам интересно было сравнение реакций двух групп даже на уровне тенденций.

Не только температура, но и ее гетерогенность может влиять на видовое богатство [42]. На каж-

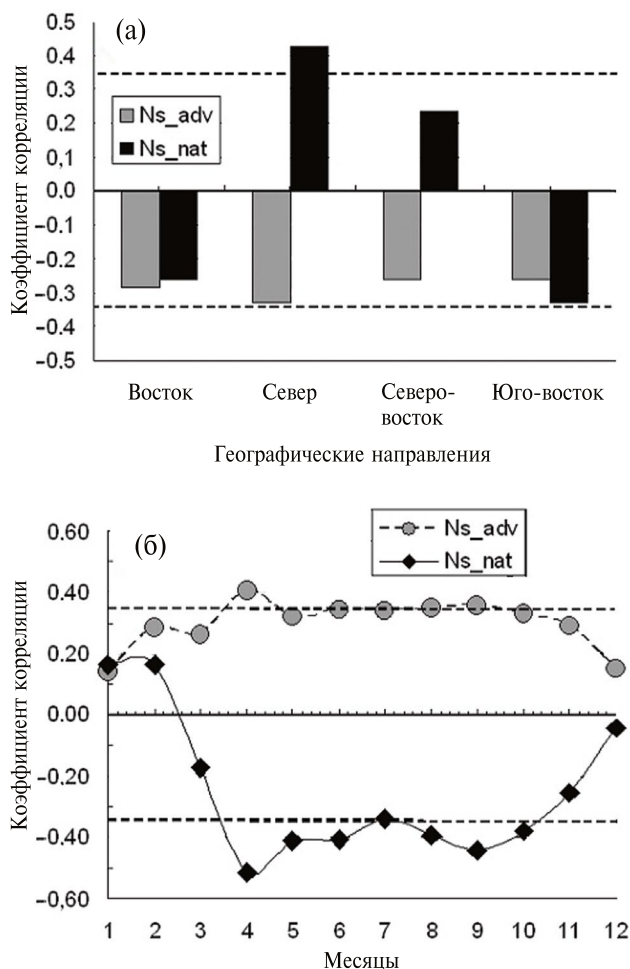


Рис. 2. Связи числа адвентивных (Ns_{adv}) и аборигенных (Ns_{nat}) видов с географическими направлениями (а) и со среднемесячными температурами (б). Пунктирной чертой здесь и далее на рисунках обозначена значимость $P = 0.05$.

дом полигоне мы характеризовали неоднородность условий среды перепадом (диапазоном) температур dT (см. “Материал и методы”). Связи Ns_{nat} и Ns_{adv} с dT показаны на рис. 3. Связи с dT в теплое время года для адвентивных видов являются даже более тесными, чем с температурами (сравни с рис. 2б). Отметим, что связи с dT положительны как для Ns_{adv} , так и для Ns_{nat} , но для Ns_{adv} они значительно более тесные. Поэтому неоднородность температурных условий играет для видового богатства адвентивных растений большую роль, чем для Ns_{nat} .

Среднегодовая сумма осадков на территории изучаемого региона меняется от 424 до 602 мм при среднем — 540 мм. Февраль и март характеризуются самыми низкими количествами осадков в виде снега (28 и 27 мм соответственно), июнь и июль — самыми высокими (62 и 65 мм

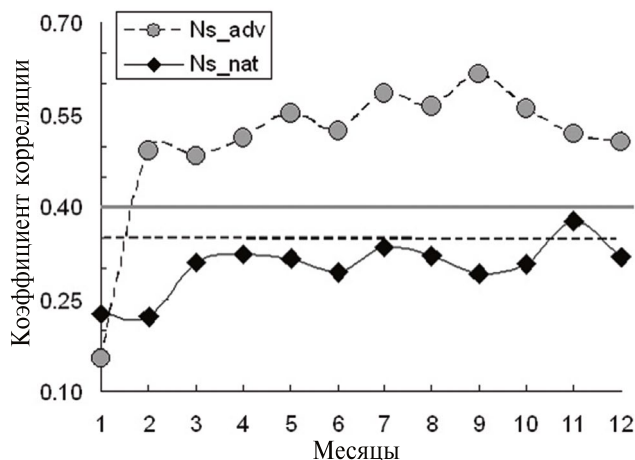


Рис. 3. Связь диапазонов среднемесячных температур на полигонах с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

соответственно). Реакции числа видов аборигенной и адвентивной флоры на изменение количества осадков в основном подобны. Рост осадков в холодный период приводит к небольшому снижению видового богатства (слабая отрицательная связь), а в теплый период — к возрастанию (рис. 4). Исключение составляет июль — месяц наибольшего количества осадков в году, когда связь для адвентивных видов резко меняет знак с положительного на отрицательный, указывая на то, что снижение количества осадков в этом месяце вызывает увеличение Ns_adv в противоположность Ns_nat. Такая реакция может давать преимущество адвентивным видам в периоды сухого лета или засухи. Связи Ns_nat и Ns_adv с перепадами осадков на полигонах выражены слабее, чем с перепадами температур.

Данные о связях Ns_nat и Ns_adv с гидротермическими балансовыми показателями представлены на рис. 5. Видно, что влияние гидротермического баланса на число видов изучаемых групп растений существенно различается: с испарением AET (среднее в регионе 309 мм/год), испаряемостью PET (среднее 643 мм/год) и дефицитом воды WD (среднее 323 мм/год) Ns_nat связано отрицательно, а Ns_adv — положительно, с коэффициентом увлажнения MI (среднее 0.85) — наоборот. Это означает, например, что увеличенный дефицит воды WD негативно влияет на видовое богатство аборигенных видов, но дает преимущество адвентивным.

Рассмотрим также влияние рельефа на число видов адвентивной и аборигенной флоры (рис. 6): Ns_nat слабо связано с рельефом — коэффициенты корреляции с высотой, крутизной и площадью

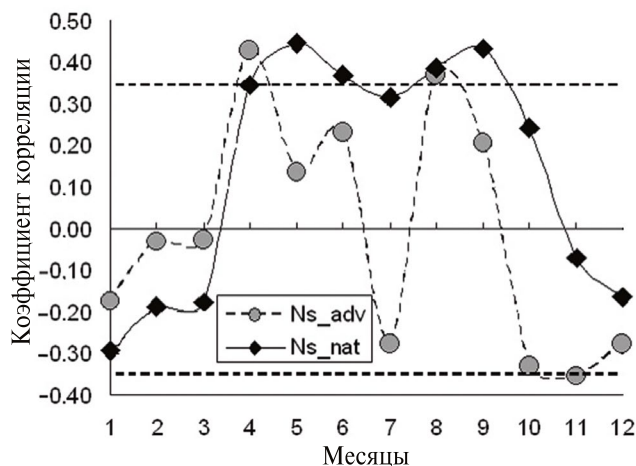


Рис. 4. Связь среднемесячных сумм осадков с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

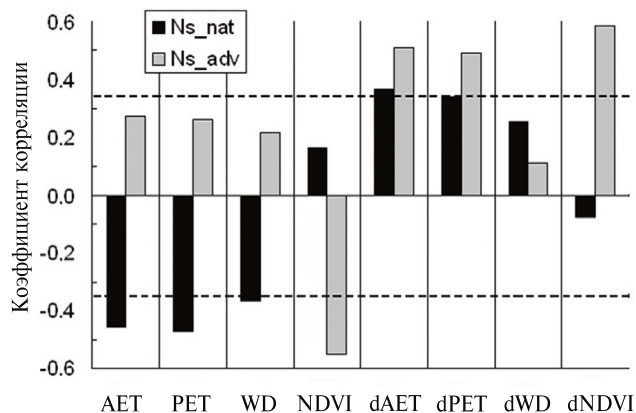


Рис. 5. Связи испарения AET, испаряемости PET, дефицита воды WD и вегетационного индекса NDVI, а также их перепадов внутри полигонов (dAET, dPET, dWD, dNDVI) с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

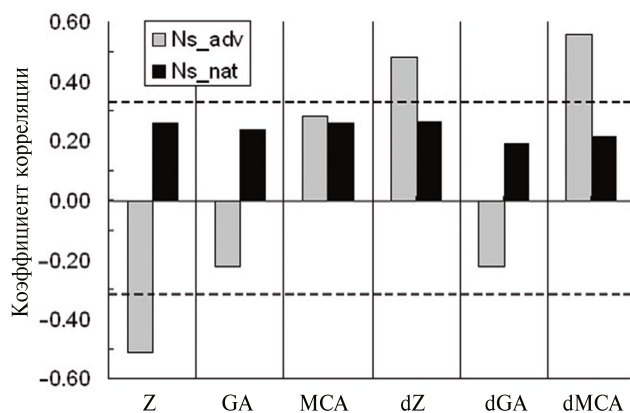


Рис. 6. Связи высоты Z, крутизны склонов GA, площади сбора MCA, а также их перепадов (dZ, dGA, dMCA) внутри полигонов с числом адвентивных (Ns_adv) и аборигенных (Ns_nat) видов.

сбора, а также с перепадами этих характеристик меньше 0.3; Ns_adv заметно уменьшается с высотой, однако увеличивается с ростом перепадов высот и площади сбора МСА. В итоге получается, что число адвентивных видов увеличивается на полигонах с относительно небольшой высотой, пологими склонами и заметными перепадами водосборной площади МСА. Высокие перепады МСА обычно связаны с наличием водотоков или с их близостью.

Наконец, мы можем сопоставить влияние всех факторов среды на видовое богатство той и другой фракций флоры с помощью множественной регрессии:

$$Ns_nat = 15.3P05_{min} + 19.8SD(AET) - 1.19MAP_{mean} + 26.0SD(MCA) + 482; \quad (1)$$

$$R^2 = 0.559, P < 10^{-4};$$

$$Ns_adv = 1.68dF180^2 + 169dNDVI + 4.28P04_{min} - 1.15MCA_{max}^2 + 121; \quad (2)$$

$$R^2 = 0.680, P < 10^{-5}.$$

Видно, что 68% дисперсии Ns_adv объясняют факторами среды, но меньше (56%) — дисперсии Ns_nat . Таким образом, число адвентивных видов более тесно связано с использованными для анализа факторами среды, чем аборигенных.

Уравнение (1) показывает, что, чем выше минимальные осадки мая $P05_{min}$, больше гетерогенность испарения $SD(AET)$ и площади сбора $SD(MCA)$ при снижении средней суммы годовых осадков MAP_{mean} , тем выше богатство аборигенных видов. Богатство адвентивных видов (уравнение 2) увеличивается с ростом перепада вегетационного индекса $dNDVI$, минимальных осадков апреля $P04_{min}$, а также нелинейно изменяется с ростом перепада освещенности склонов с юга $dF180$ и наибольшей площади сбора MCA_{max} . Ns_adv больше зависит от осадков апреля, а Ns_nat — от осадков мая.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выше было показано, что неоднородность температурных условий играет для видового богатства адвентивных растений Ns_adv большую роль, чем для числа аборигенных видов Ns_nat . Поэтому адвентивные виды, видимо, могут про-

никать в сообщество аборигенных видов через “проходы”, сформированные гетерогенностью температур, причем это явление усиливается на юге региона. Самая тесная связь Ns_adv и Ns_nat с температурами отмечается в апреле (см. рис. 2б), и в этом же месяце наблюдается максимум среднего по полигонам dT ($0.9^\circ C$).

Неоднократно отмечалось, что для растений важны не просто температуры и осадки, но величины, описывающие гидротермический баланс между испаряемостью PET и испарением AET , определяя тем самым дефицит воды WD [43, 44] и коэффициент увлажнения MI [45]. С ростом температуры WD увеличивается даже при постоянных осадках [46]. Однако PET не измеряется на метеостанциях и требует специальных расчетов [38]. В составе адвентивной флоры Среднего Поволжья преобладают виды европейско-азиатской и азиатской флорогенетических групп [36], т.е. южного происхождения. Это, по-видимому, объясняет более успешное приспособление адвентивных видов к полуаридным условиям и на новой для них территории. С перепадами значений этих показателей внутри полигонов видовое богатство обеих групп связано слабее. В итоге на полигонах с высоким испарением, испаряемостью, дефицитом воды и заметной гетерогенностью этих показателей возрастает видовое богатство адвентивной флоры.

Связь числа адвентивных видов Ns_adv с летним вегетационным индексом $NDVI$ — характеристикой обилия растительности — отрицательная, а связь $NDVI$ с Ns_nat — положительная. Напротив, связь с перепадами $dNDVI$ для Ns_adv положительная (чем более гетерогенный полигон по данному показателю, тем больше адвентивных видов). Это согласуется с тем, что высокая продуктивность сообщества обычно препятствует инвазии [1].

За последние 20 лет среднегодовая температура в регионе повысилась на $0.98^\circ C$, а среднегодовые осадки снизились на 5% [47]. Полагают [1, 10], что потепление усилит инвазию. Наше изучение определяемых климатом и рельефом экологических условий произрастания адвентивных видов в Среднем Поволжье показало, что в отличие от условий произрастания аборигенных видов они ближе к полуаридным. Из этого следует, что наблюдаемый термоаридный тренд изменяющегося климата может благоприятствовать инвазии адвентивных видов в регионе. В литературе отмечалось [1, 6] агрессивное поведение

некоторых адвентивных видов по отношению к аборигенным видам. Выявленная в настоящей работе дифференциация в пространстве адвентивных и аборигенных видов, определяемая разным, часто противоположным, следованием климатическим и рельефным характеристикам, указывает на возможность согласованного разделения экотопов между этими фракциями. По нашему мнению [48], такая пространственная дифференциация может являться одним из механизмов снижения конкуренции в растительном сообществе. Подтверждением может служить слабая положительная связь между видовым богатством аборигенных и адвентивных видов ($R^2 = 0.03$) на изученных нами полигонах.

Описаны случаи, когда адвентивные виды оказывают на растительное сообщество позитивное влияние, увеличивая продуктивность, и даже бывают полезными: так, повсеместно растущий на Южном Урале адвентивный вид *Acer negundo* заселяет овраги и останавливает процесс их дальнейшего роста [1].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что существенную роль для числа адвентивных видов играют не только сами характеристики климата и рельефа, но и их гетерогенность. Тем не менее общая тенденция состоит в том, что число адвентивных видов положительно связано с температурой в отличие от аборигенных видов. Противоположны также связи числа адвентивных и аборигенных видов с характеристиками гидротермического баланса в регионе. Показательно, что возрастание дефицита воды приводит к увеличению числа адвентивных видов и снижению числа аборигенных; при этом известно, что дефицит воды возрастает с ростом температуры даже при постоянных осадках.

Поэтому при сохранении термоаридного тренда в регионе можно ожидать в ближайшие десятилетия интенсификацию процессов инвазии, прежде всего в южной части Среднего Поволжья.

Отметим, что вегетационный индекс NDVI отрицательно связан с числом адвентивных видов и положительно — с числом аборигенных. Поэтому если при потеплении аборигенные виды приведут к увеличению продуктивности растительного сообщества, то это может ослабить процессы инвазии.

Выявлены значительные различия в зависимости числа адвентивных и аборигенных видов

от факторов среды в Среднем Поволжье; эти различия указывают на согласованную дифференциацию в пространстве изученных фракций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна”, рег. номер 1021060107217-0-1.5.19.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института экологии Волжского бассейна РАН за помощь в полевых работах и рецензенту за сделанные замечания и предложенные коррективы текста.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: “Гилем”, 2012. 488 с.
2. Морозова О.В. Натурализовавшиеся чужеродные виды во флорах средней полосы Европейской России: гомогенизация или дифференциация? // Росс. журн. биол. инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 88–98.
3. Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility // Ecology. 1999. V.80. № 5. P. 1522–1536.
4. Kornaš J. Remarks on the analysis of a synanthropic flora // Acta Bot. Slovaca. Ser. A. Taxonomica, geobotanica. 1978. V. 3. P. 385–393.
5. Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Уральского ун-та, 1988. 124 с.
6. Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324–330.
7. Drake J.M., Lodge D.M. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management // Proceedings of the Royal Society of London. 2004. Ser. B. V. 271. P. 575–580.

- <https://doi.org/10.31857/S0006813620120133>
8. O'Donnell J., Gallagher R.V., Wilson et al. Invasion hotspots for non-native plants in Australia under current and future climates // *Global Change Biology*. 2012. V. 18. P. 617–629.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02537.x>
 9. Duursma D.E., Gallagher R.V., Roger E. et al. Next-generation invaders? Hotspots for naturalised sleeper weeds in Australia under future climates // *PLoS One*. 2013. V. 8. Art. e84222.
 10. Dullinger I., Wessely J., Bossdorf O. et al. Climate change will increase the naturalization risk from garden plants in Europe // *Global Ecology and Biogeography*. 2017. V. 26. P. 43–53.
<https://doi.org/10.1111/geb.12512>
 11. Lamsal P., Kumar L., Aryal A., Atreya K. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change // *Ambio*. 2018. V. 47. P. 697–710.
 12. Adhikari D., Tiwary R., Barik S.K. Modelling hotspots for invasive alien plants in India // *PLoS One*. 2015. V. 10. Art. e0134665.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134665>
 13. Adhikari P., Jeon J.-Y., Kim H.W. et al. Potential impact of climate change on plant invasion in the Republic of Korea // *Journal of Ecology and Environment*. 2019. V. 43. Art. 36.
<https://doi.org/10.1186/s41610-019-0134-3>
 14. Shrestha U.B., Shrestha B.B. Climate change amplifies plant invasion hotspots in Nepal // *Diversity and Distributions*. 2019. V. 25. P. 1599–1612.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12963>
 15. Allen J.M., Bradley B.A. Out of the weeds? Reduced plant invasion risk with climate change in the continental United States // *Biological Conservation*. 2016. V. 203. P. 306–312.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.015>
 16. Bezeng B.S., Morales-Castilla I., van der Bank M. et al. Climate change may reduce the spread of non-native species // *Ecosphere*. 2017. V. 8. Art. e01694.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.1694>
 17. Pyšek P., Pergl J., Essl F. et al. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // *Preslia*. 2017. V. 89. P. 203–274.
<https://doi.org/10.23855/preslia.2020.353>
 18. Pyšek P., Kučera T., Jarošič V. Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape // *Global Ecology and Biogeography*. 2002. V. 11. P. 279–289.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00288.x>
 19. Catford J.A., Vesk P.A., White M.D., Wintle B.A. Hotspots of plant invasion predicted by propagule pressure and ecosystem characteristics // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 1099–1110.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00794.x>
 20. Petitpierre B., McDougall K., Seipel T. et al. Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? // *Ecological Applications*. 2016. V. 26. P. 530–544.
<https://doi.org/10.1890/14-1871>
 21. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже Е.А. Уровень полноты и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // *Журн. общ. биол.* 2009. Т. 70. № 4. С. 328–340.
 22. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
 23. Иванова А.В., Костина Н.В. Выявление площади минимум-ареала конкретной флоры с учетом антропогенной трансформации территории // *Изв. Самарского научного центра РАН*. 2015. Т. 17. № 4. С. 77–80.
 24. Юрцев Б.А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // *Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Мат-лы II рабочего совещания по сравнительной флористике*. Л.: Наука, 1987. С. 47–66.
 25. Камелин Р.В. География растений. Учеб. пос. СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. 306 с.
 26. Иванова А.В., Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. Материалы к флоре урочища Байтуган Камышлинского района Самарской области // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2011. № 9. С. 187–217.
 27. Раков Н.С. Флора села Большое Нагаткино (Ульяновское Предволжье) // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 2015. Т. 24. № 2. С. 125–154.
 28. Савенко О.В., Саксонов С.В., Сенатор С.А. Материалы для флоры Узюковского лесного массива // *Исследования в области естественных наук и образования*. Самара, 2011. Вып. 2. С. 48–53.
 29. Саксонов С.В., Савенко О.В., Иванова А.В., Конева Н.В. Флора Сусканского заказника в Самарской области (Низменное Заволжье, Мелекесско-Ставропольский флористический район) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2007. № 2. С. 125–156.
 30. Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. и др. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2015. Т. 9. № 1. С. 32–101.
 31. Варгот Е.В., Хапугин А.А., Чугунов Г.Г., Гришуткин О.Г. Сосудистые растения Мордовского заповедника (аннотированный список видов). Изд. 2-е, переработанное и дополненное. Под ред. Силаевой Т.Б. М.: Комиссия РАН по сохранению биол. разнообразия, ИПЭЭ РАН, 2016. 68 с.
 32. Силаева Т.Б., Чугунов Г.Г., Кирюхин И.В. и др. Флора национального парка “Смольный”. Мхи

- и сосудистые растения: аннотированный список видов / Под ред. Новикова В.С. и Силаевой Т.Б. М.: Комиссия РАН по сохранению биол. разнообразия. 2011. 128 с.
33. Список сосудистых растений Раифского леса, составленный Л.Н. Васильевой и А.Д. Плетневой-Соколовой (по материалам исследований 1925 г.), дополненный данными А.П. Ильинского (1943 г.) // Труды Волжско-Камского государственного заповедника. Казань, 1968. Вып. 1. С. 40–59.
 34. Гафурова М.М. Флора национального парка “Чаваш вармане”. Сосудистые растения: аннотированный список видов // Научные труды национального парка “Чаваш вармане”. Чебоксары, 2012. Т. 4. 162 с.
 35. Прохоров В.Е., Рогова Т.В. Дополнение к флоре Саралинского участка Волжско-Камского заповедника // Труды Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Казань: Фолиант, 2016. Вып. 7. С. 173–175.
 36. Сенатор С.А., Васюков В.М. Конспект чужеродных растений Среднего Поволжья // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 4. С. 353–396.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10057>
 37. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. V. 25. P. 1965–1978.
<https://doi.org/10.1002/joc.1276>
 38. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В. Связь NDVI лесов и характеристик климата Волжского бассейна // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2020. Т. 17. № 4. С. 154–163.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2020-17-4-154-163>.
 39. Wood J. Overview of software packages used in geomorphometry / Eds. Hengl T., Reuter H.I. Geomorphometry: Concepts, software, applications. Amsterdam: Elsevier, 2009. V. 33. P. 257–267.
[https://doi.org/10.1016/S0166-2381\(08\)00010-x](https://doi.org/10.1016/S0166-2381(08)00010-x)
 40. Шарый П.А., Пинский Д.Л. Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1344–1356. DOI: 10.7868/S0032180X13090104 [Shary P.A., Pinskiy D.L. Statistical evaluation of the relationships between spatial variability in the organic carbon content in gray forest soils, soil density, concentrations of heavy metals, and topography // Eurasian Soil Science. 2013. V. 46. P. 1076–1087. DOI: 10.1134/S1064229313090044]
 41. Montgomery D.C., Peck E.A. Introduction to linear regression analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.
 42. Currie D.J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant- species richness // The American Naturalist. 1991. V. 137. P. 27–49.
 43. Lutz J.A., van Wageningen J.W., Franklin J.F. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park // Journal of Biogeography. 2010. V. 37. P. 936–950.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02268.x>
 44. Hoyleman Z.H., Jencso K.G., Hu J. et al. The topographic signature of ecosystem climate sensitivity in the western United States // Geophysical Research Letters. 2019. V. 46. P. 14508–14520.
<https://doi.org/10.1029/2019GL085546>
 45. Будыко М.И. Тепловой баланс земной поверхности. Л.: Гидрометеиздат, 1956. 256 с.
 46. Шарая Л.С. Прогнозное картографирование лесных экосистем (ландшафтно-экологический подход) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 38–47.
 47. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет, 2020. 97 с.
 48. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В., Саксонов С.В. Влияние факторов среды на разнообразие жизненных форм травянистой растительности юга лесостепи // Экология. 2020. № 1. С. 16–24. DOI: 10.31857/S0367059720010126 [Shary P.A., Sharaya L.S., Sidiyakina L.V., Saksonov S.V. Impact of environmental factors on the life-form diversity of grassland vegetation in the southern forest-steppe // Russ. J. of Ecology. 2020. V. 51. P. 13–21. DOI: 10.1134/S1067413620010129]

RELATIONS OF THE SPECIES WEALTH OF ADVENTIVE AND ABORIGINAL FRACTIONS OF FLORAS WITH THE CHARACTERISTICS OF CLIMATE AND RELIEF IN THE MIDDLE VOLGA REGION

L. S. Sharaya^{a, *}, A. V. Ivanova^b, P. A. Shariy^c, R. S. Kuznetsova^b, N. V. Kostina^b,
and G. S. Rosenberg^b

^a *All-Russian Research Institute of Agrochemistry, Russia, 127434 Moscow*

^b *Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences, Russia, 445003 Samara region, Tolyatti*

^c *Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Russia 142290 Moscow region, Pushchino*

* e-mail: l_sharaya@mail.ru

Abstract — Overall, 34 local floras of vascular plants were analyzed at testing sites in the Middle Volga region with an area of 400 km². Noticeable differences were revealed in the nature of correlations between the number of species of adventitious and native flora fractions and environmental factors: climate and relief. In the region, the number of native species is negatively related to air temperature, evaporation rates, and water deficit, while adventive species show a positive relationship with these characteristics. Adventive species are more often found in gently sloping lowlands in polygons characterized by increased elevation differences and drainage area. In general, adventitious species are more associated with semi-arid conditions in sites with relatively high ranges of environmental factors and standard deviation. Multiple regression showed that adventive species are more closely related to environmental factors than native species. In the region, adventive species are distributed predominantly in places (ecotopes) with increased environmental heterogeneity. An analysis of the relationships with environmental factors of the studied fractions may indicate that their distribution on the test sites is consistent, as a result of which they do not show opposition, which is also confirmed by the weak positive relationship between the richness of their species.

Keywords: vascular plants, adventive species, native species, environmental factors, environmental heterogeneity, Middle Volga region