

ВОЗДЕЙСТВИЕ *SOLIDAGO CANADENSIS* L. НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗНОМ ПРОСТРАНСТВЕННОМ МАСШТАБЕ

© Акатов В.В.^{а,*}, Акатова Т.В.^б, Чефранов С.Г.^а

^а Майкопский государственный технологический университет, Майкоп 385000, Россия;

^б Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп 385000, Россия;
e-mail: *akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2020. После доработки 30.10.2020. Принята к публикации 11.11.2020.

Известно, что чужеродные доминанты могут существенно ограничивать видовое богатство растительных сообществ на микроучастках. Но способны ли они влиять на видовое богатство крупных участков растительного покрова, остаётся неясным. Мы рассмотрели этот вопрос на примере 6 участков растительных сообществ с доминированием *Solidago canadensis*, расположенных на местообитаниях разных типов (долина реки Белая, Западный Кавказ, 190–210 м над ур. моря). В пределах каждого из них с 25 площадок 0.25 м² были отобраны пробы биомассы, которые затем были разобраны по видам и взвешены. Результаты анализа полученных данных показали: 1) *S. canadensis* существенно снижает число сопутствующих видов на микроучастках растительных сообществ, однако процесс вытеснения этих видов имеет преимущественно неизбирательный (случайный) характер; 2) разные по размеру участки сообществ с высокой и низкой степенью доминирования *S. canadensis*, содержащие сходный суммарный запас биомассы сопутствующих видов, включают в среднем близкое число таких видов; 3) видовое сходство растительных сообществ, расположенных на местообитаниях разных типов, не зависит от степени доминирования в них *S. canadensis*. Сделан вывод, что размер видовых пулов ценозов с высокой и низкой степенью доминирования *S. canadensis* является примерно одинаковым. Соответственно, рост участия этого вида в сообществах может непосредственно угрожать другим видам только, если площадь этих сообществ относительно невелика.

Ключевые слова: травяные сообщества, чужеродные доминанты, биомасса, видовое богатство, видовое сходство, видовой пул.

Введение

Поскольку доля чужеродных видов растений в региональных флорах непрерывно увеличивается, растёт вероятность того, что всё большее их число будет доминировать в местных ценозах [Rejmánek et al., 2013]. Причём многие из них, благодаря некоторым особенностям их биологии (высокой скорости размножения, эдификаторным способностям, устойчивости к изменению абиотических условий среды или фитофагам), смогут достигать большего участия в сообществах, чем аборигенные доминанты [Meiners et al., 2001; Callaway, Ridenour, 2004; Rejmánek et al., 2013; Seabloom et al., 2015; Liu et al., 2017; Rejmánek, Simberloff, 2017]. Но, как следует из энергетической (species–energy) гипотезы [Wright, 1983; Srivastava, Lawton, 1998], чем выше участие доминирующих видов в форми-

ровании фитоценозов, тем меньше пространства и ресурсов остаётся другим (сопутствующим) видам, тем меньшее число их особей оказывается на участках, тем ниже вероятность, что они будут относиться ко многим видам. Известно, что такой механизм в сочетании со средообразующей деятельностью доминантов, способен значительно ограничивать число видов на небольших участках растительных сообществ [Hillebrand et al., 2008; Somodi et al., 2008; Hejda et al., 2009; Csergő et al., 2013; Bartha et al., 2014; Акатов и др., 2018а, 2018б]. При этом характер такого воздействия на видовое богатство крупных участков растительного покрова остаётся неясным и является предметом острых споров [Houlahan, Findlay, 2004; Powell et al., 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Chase et al., 2015; Rejmánek, Stohlgren, 2015].

Сделано предположение, что региональные последствия локального воздействия доминантов на фитоценозы могут зависеть от того, насколько сопутствующие виды растений отличаются друг от друга по устойчивости к этому фактору [Powell et al., 2011, 2013; Акатов и др., 2017]. Если устойчивость к нему у видов не одинакова, то рост степени доминирования на микроучастках ценозов должен сопровождаться исключением из них, главным образом, одних и тех же (менее устойчивых) видов растений (избирательное или упорядоченное вымирание [Solan et al. 2004; Gross, Cardinale, 2005]), что приведёт к их исчезновению на крупных участках. Причём, по мнению Пауэлл с соавторами [Powell et al., 2011], данный эффект может быть усилен, если более устойчивыми в этом отношении окажутся обычные виды растений, или ослаблен, если редкие. Если же дифференцированность сопутствующих видов по устойчивости к доминанту выражена слабо, то его воздействие приведёт к исключению из разных микроучастков главным образом разных видов (неизбирательное или случайное вымирание [Solan et al., 2004; Gross, Cardinale, 2005]). Следствием такого процесса станет снижение встречаемости многих сопутствующих видов, но каждый из них потенциально сможет быть обнаружен на микроучастках ценоза с любым участием доминанта, а, соответственно, микроучастки с низкой и высокой степенью доминирования будут иметь примерно равные по размеру видовые пулы. В этом случае, как следует из энергетической гипотезы [Wright, 1983, Srivastava, Lawton 1998], участки сообществ с разной степенью доминирования, но, благодаря разной площади, с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов должны включать примерно равное число таких видов. Это означает, что рост участия доминантов в таких сообществах может угрожать другим видам только в случае, если их площадь относительно невелика.

Чужеродный вид *Solidago canadensis* L. (родина Северная Америка) считается одним из наиболее агрессивных видов растений России. Как в естественном, так и во вторичном ареале, он произрастает на местообита-

ниях разных типов (на заброшенных полях, по обочинам дорог, на лесных опушках, в нарушенных лесах, по берегам рек) и на всех из них способен достигать высокой плотности особей, что позволяет ему абсолютно доминировать в ценозах. Предполагают также, что золотарник канадский выделяет дитерпеноиды, которые ингибируют рост семян других видов и таким образом вытесняют их [Weber, 2000; Виноградова и др., 2009; Морозова, Виноградова, 2018].

Целью данной работы является оценка характера воздействия *Solidago canadensis* на видовое богатство растительных сообществ в разном пространственном масштабе: 1) на микроучастках, где происходит непосредственное взаимодействие между растениями (точечный уровень), 2) на более крупных участках ценозов с доминированием этого вида (ценотический уровень), 3) на нескольких участках сообществ с доминированием *S. canadensis*, сформированных на местообитаниях разных типов (инфраценотический уровень). При этом мы хотели ответить на следующие вопросы:

1. Насколько тесной является связь между степенью доминирования *S. canadensis* и видовым богатством на микроучастках растительных сообществ, сформированных на местообитаниях разных типов?

2. Случайное или упорядоченное исчезновение видов наблюдается на таких участках в результате роста участия доминирующего вида? Если результатом воздействия золотарника является случайное исчезновение видов, то каково соотношение площади участков сообществ с разной степенью его доминирования, включающих примерно равное число видов?

3. Если рост участия *S. canadensis* ведёт к полному вытеснению некоторых видов, либо снижению их встречаемости, то каким образом это может повлиять на степень сходства (или различия) видового состава растительных сообществ, расположенных на местообитаниях разных типов?

Воздействие доминирующих видов на видовое богатство сообществ в разном пространственном масштабе чаще оценивают, сопоставляя степень доминирования с видо-

вым богатством сообществ на участках разной площади [Gaertner et al., 2009; Hejda et al., 2009; Powell et al., 2011], либо путём построения кривых регрессии «площадь – число видов» для относительно крупных по размеру участков растительности с доминированием одного или нескольких видов [Richardson et al., 1989; Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Rejmánek, Stohlgren, 2015]. Однако, как показывает опыт, нередко трудно обнаружить на местности такие крупные участки сообществ [Rejmánek, Rosèn, 1992]. Кроме того, в пределах относительно крупных участков сообществ с высокой (в среднем) степенью доминирования определённых видов всегда можно найти микроучастки, где участие этих видов относительно невелико («окна») [Hejda, Rušek, 2006], что может существенно повлиять на результаты исследований. Поэтому для решения поставленной задачи мы использовали данные по сериям микроплощадок, заложенных в пределах относительно небольших участков фитоценозов с доминированием *S. canadensis*.

Материал и методика

Методы сбора фактического материала

Район исследований – Западный Кавказ, Республика Адыгея, терраса р. Белая, высота 190–210 м над ур. моря. Объектом изучения явились 6 участков растительных сообществ с хорошо выраженным доминированием *Solidago canadensis*, расположенных в местобитаниях разных типов: 1) на месте заброшенных распаханых участков (участки 1 и 2); 2) вдоль грунтовых дорог в пойменном лесу (участки 3 и 4), 3) вдоль опушек пойменного леса (участки 5 и 6). Координаты первого участка – 44°37'21" с. ш., 39°59'35" в. д., второго – 44°37'19" с. ш., 39°59'53" в. д., остальных – 44°36'12" с. ш., 40°02'35" в. д.

В пределах выбранных участков сообществ было заложено по 25 площадок размером 0.5 × 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 *S. canadensis*, которое оценивали визуально. При этом на всех площадках золотарник выступал в качестве доминанта или, по крайней мере, содоминанта. Это свидетельствовало о том, что на всех из них условия произрастания благоприятны для данного вида, и они могут быть полностью им колонизированы в будущем (аргумент из работы [Hejda, Rušek, 2006]). С каждой площадки были отобраны пробы биомассы. Для каждой из них была определена степень доминирования *S. canadensis* (относительная биомасса особей этого вида – D), сырая биомасса сопутствующих видов (W_j) и их видовое богатство (S).

Методы анализа фактического материала

Характер связи между степенью доминирования (D) и видовым богатством (S) на микроучастках ценозов (точечный уровень) определяли путём построения линейных и полиномиальных (2-й степени) моделей регрессии. Предполагалось, что статистическая значимость только линейных коэффициентов регрессии свидетельствует о линейном характере связи, линейных и квадратичных или только квадратичных – о криволинейном (использовался t -критерий Стьюдента). Тесноту этой связи определяли путём оценки нескорректированного коэффициента детерминации (использовался F -критерий Фишера).

Если рост участия доминанта, вследствие неизбежного вытеснения им других видов, не оказывает существенного влияния на видовое богатство сообщества в целом, то, в соответствии с энергетической гипотезой, участки сообществ с низкой и высокой степенью доминирования, но, благодаря разной площади, с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов должны включать примерно равное число таких видов. С целью проверки этого предположения, мы: 1) для каждого из шести участков сформировали группы из одной, двух, трёх, четырёх и пяти проб с наименьшим участием *S. canadensis* и для каждой из них определили суммарную биомассу сопутствующих видов; 2) 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; 3) сопоставили общее число видов в группах проб с высоким и низким участием *S. canadensis*, но имеющих примерно равную суммарную биомассу сопутствующих видов.

С целью оценки влияния *S. canadensis* на степень дифференцированности видового состава сообществ, расположенных на местообитаниях разных типов, мы рассчитали видовое сходство между всеми шестью участками, отдельно для вариантов с низким и высоким участием этого вида. Для этого использовали коэффициент Сьеренсена ($K_s = 2C/(A+B)$), где A и B – число видов в десяти пробах с наиболее низким (или наиболее высоким) участием этого вида, отобранных на сравниваемых участках; C – общее число видов в группах проб сравниваемых участков). Значимость различия между ними (средними значениями сходства) оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

Результаты

Результаты исследований приведены на рисунках и в таблицах. На рисунке 1 показано соотношение между степенью доминирования *S. canadensis* (D) и видовым богатством (S) на микроучастках ценозов, сформированных на местообитаниях разных типов. Из него видно, что связь между значениями этих характеристик на пяти из шести участков является преимущественно отрицательной и статистически значимой. На участках 2, 5 и 6 (залежь, лесные опушки) она линейная, 1 и 4 (залежь и участок, расположенный вдоль дороги) – криволинейная (в обоих случаях квадратичные компоненты полиномиальных моделей являются статистически значимыми на уровне $P < 0.01$). Наиболее тесная связь между D и S выявлена на участке залежи 2. На участке 3 (расположен вдоль лесной дороги) она, напротив, не обнаружена. В целом же полученный результат позволяет предположить, что в большинстве сообществ рост степени доминирования *S. canadensis* ведёт к снижению числа сопутствующих видов на микроучастках. В частности, в сообществе 2 рост доли биомассы этого вида

на микроучастках от 40–50% до более чем 90% ведёт к снижению числа сопутствующих видов на 0.25 м² от 9–15 до 4–6; в сообществе 5 – от 10–15 до 3–7 видов.

В таблице 1 представлены данные о среднем видовом богатстве отдельных проб и общем числе видов в их группах, сформированных на основе двух признаков: 1) разное участие *S. canadensis* (наиболее низкое и наиболее высокое), 2) равная суммарная (для групп проб) биомасса сопутствующих видов растений. Группы проб с низким участием золотарника состояли из одной, двух, трёх, четырёх и пяти штук (варианты 1–5); с высоким участием этого вида – 3–10, 6–13, 8–16, 10–16 и 11–18 штук, соответственно. Как видно из таблицы, среднее число видов в пробах с низким участием *S. canadensis* ожидаемо выше, чем с высоким (в пятом варианте в 1.1–2.2 раза). Однако общее число видов в сравниваемых группах проб отличается в значительно меньшей степени и разнонаправленно. В среднем для первого варианта общее число видов в группах проб с низким и высоким участием золотарника составило 12.7 и 12.8, соответственно, для второго – 15.5 и 16.0, третьего – 17.8 и 17.3, четвёртого – 19.3 и 20.0, пятого – 20.8 и 21.0. При этом, как видно из рисунка 2, разные участки несколько отличаются в этом отношении друг от друга. Так в разных вариантах первого и второго участков (залежи) общее число видов в сравниваемых группах проб отличается минимально (на 2–3 вида) и в разном направлении. На третьем и четвёртом участках (расположены вдоль лесных дорог) в группах проб с высоким участием золотарника обнаружено несколько большее число видов, чем с низким его участием (на 2–5 видов). На пятом и шестом участках (лесные опушки) – наоборот. Причём наибольшее различие наблюдается на пятом участке: в группах из трёх, четырёх и пяти проб с низким участием золотарника было обнаружено 25, 27 и 28 видов растений, против 18, 20 и 22 видов в соответствующих группах проб с высоким его участием.

В таблице 2 сведены списки видов с их постоянством для пяти проб с каждого участка с наиболее низким участием *S. canadensis* и

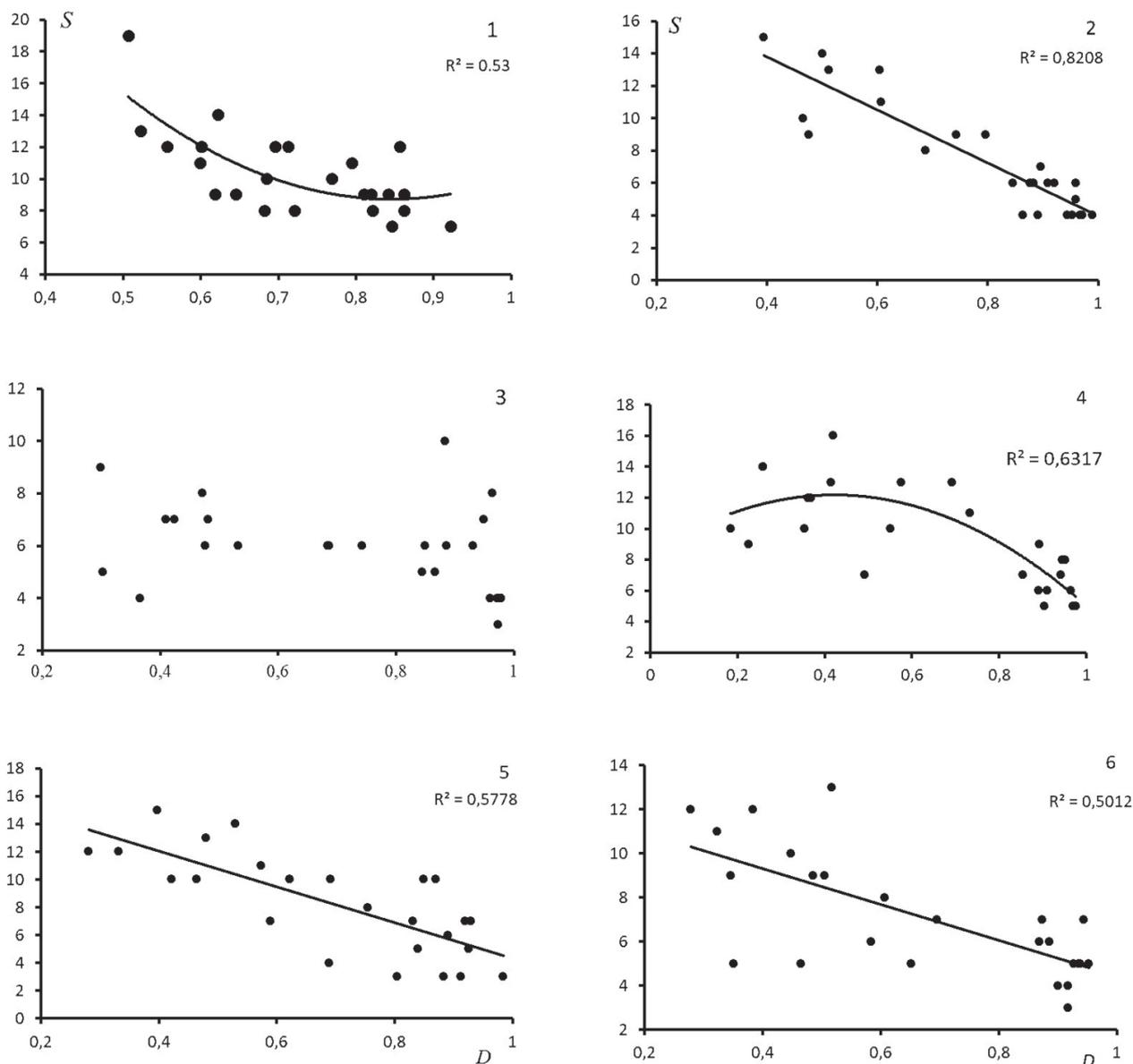


Рис. 1. Соотношение между степенью доминирования *Solidago canadensis* (D) и числом сопутствующих видов (S) на микроучастках сообществ разных типов местообитаний. В поле графика приведены статистически значимые на уровне $P < 0.05$ значения нескорректированного коэффициента детерминации (R^2). На участке 3 статистически значимая связь между D и S не обнаружена.

Таблица 1. Видовое богатство в группах проб с разным участием *Solidago canadensis*, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов

№	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
SG	с низким участием <i>S. canadensis</i>						с высоким участием <i>S. canadensis</i>					
Вариант 1												
n	1	1	1	1	1	1	3	10	7	5	5	5
D	0.51	0.39	0.30	0.19	0.28	0.28	0.86	0.95	0.95	0.94	0.93	0.93
W_s	276.5	285.2	150.4	209.4	144.2	231.4	266.8	276.4	154.5	209.4	145.0	237.6
S	16	15	9	10	14	12	8	5	5.1	6.6	6.6	5.2
N	16	15	9	10	14	12	13	13	13	15	13	10
Вариант 2												
n	2	2	2	2	2	2	6	13	12	10	8	8

<i>D</i>	0.52	0.43	0.35	0.21	0.31	0.30	0.85	0.93	0.91	0.92	0.91	0.92
<i>W_s</i>	545.9	458.8	371.0	473.2	343.6	411.8	537.4	448.8	371.5	476.4	344.4	411.0
<i>S</i>	13.5	12.5	8.0	9.5	14.5	11.5	5.1	7.8	5.2	6.7	6.8	5.4
<i>N</i>	18	18	12	13	18	14	16	17	15	17	19	12

Вариант 3

<i>n</i>	3	3	3	3	3	3	8	16	14	12	10	10
<i>D</i>	0.53	0.45	0.34	0.26	0.34	0.32	0.85	0.91	0.89	0.91	0.86	0.91
<i>W_s</i>	754.2	672.0	410.4	634.6	549.4	605.2	744.2	658.2	410.4	628.6	548.2	601.0
<i>S</i>	12.7	13.0	7.0	9.7	15.3	10.7	7.9	5.3	5.4	6.9	6.5	5.2
<i>N</i>	19	22	12	14	25	15	20	20	15	18	18	13

Вариант 4

<i>n</i>	4	4	4	4	4	4	10	16	15	13	12	12
<i>D</i>	0.55	0.45	0.35	0.26	0.36	0.32	0.83	0.89	0.87	0.87	0.86	0.87
<i>W_s</i>	948.0	828.6	586.0	810.8	708.6	835.1	960.5	822.7	580.2	814.8	704.8	828.6
<i>S</i>	12.3	10.8	6.3	12.0	15.0	9.3	8.1	5.9	5.7	7.9	6.3	5.3
<i>N</i>	19	22	13	20	27	15	22	24	17	24	20	13

Вариант 5

<i>n</i>	5	5	5	5	5	5	11	18	17	14	14	14
<i>D</i>	0.56	0.46	0.36	0.26	0.38	0.34	0.83	0.87	0.83	0.85	0.85	0.86
<i>W_s</i>	1089.0	1042.0	806.6	1075.0	857.8	1009.0	1101.0	1042.0	806.2	1083.0	855.8	1002.0
<i>S</i>	12	11.4	6.4	11.4	14.4	9.8	8.3	6.1	5.8	8.1	6.9	5.4
<i>N</i>	20	24	15	22	28	16	22	25	17	27	22	13

Примечание: № – номер участка, SG – группы проб с высоким и низким участием *S. canadensis*, *n* – число проб в группах (группы проб с низким участием *S. canadensis* состоят из одной, двух, трёх, четырёх и пяти штук – варианты 1, 2, ... 5), *D* – средняя для пробы степень доминирования (относительная биомасса) *S. canadensis*, *W_s* – суммарная в группах проб биомасса сопутствующих видов, *S* – среднее для пробы число сопутствующих видов, *N* – общее число сопутствующих видов в группах проб.

большого числа проб с каждого участка с высоким его участием. Средняя доля биомассы золотарника в пробах сравниваемых групп для всех участков равна 0.39 ± 0.02 ($n=30$) и 0.85 ± 0.01 ($n=88$), суммарная биомасса сопутствующих видов: 5878.8 г и 5888.4 г, соответственно. Из таблицы видно, что все виды, встреченные в трёх пробах из пяти с низким участием золотарника, хотя бы на одном участке (то есть с постоянством на участке 55% и более), присутствуют в пробах с высоким участием этого вида, но их постоянство в этих пробах существенно ниже. Среди видов с более низким постоянством, 23 встречены в пробах с разным участием *S. canadensis*, 9 – только в пробах первой группы и 10 – второй. При этом среди редких видов, встреченных только в пробах с низким участием золотар-

ника, присутствуют два вида, которые можно рассматривать как рудеральные: *Helianthus tuberosus* (родина Северная и Южная Америка) и *Cirsium incanum* (аборигенный); с высоким присутствием золотарника – только один вид: *Convolvulus arvensis*. Всего в 30 пробах с низким участием *S. canadensis* (отобраны с площади 7.5 м^2) было выявлено 56 видов, в 88 пробах с высоким его участием (отобраны с площади 22 м^2) – 57 видов.

Виды с низким постоянством в группах проб с разным участием *Solidago canadensis* представлены в табл. 2: *Ranunculus sp.*, *Medicago lupulina*, *Juncus tenuis*, *Plantago major*, *Mentha longifolia*, *Glechoma hederacea*, *Geranium sanguineum*, *Agrimonia eupatoria*, *Coronilla varia*, *Cruciata laevipes*, *Asclepias syriaca*, *Holcus lanatus*, *Rumex conglomeratus*, *Trifo-*

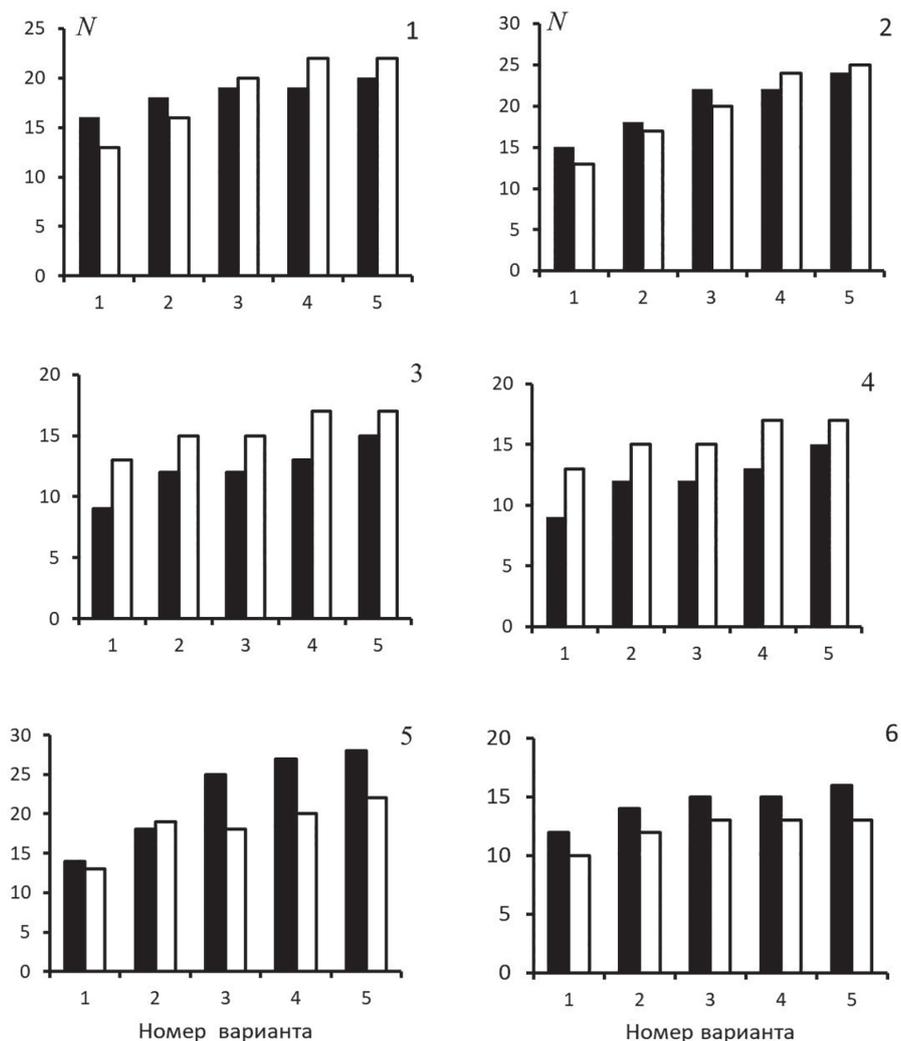


Рис. 2. Число видов в группах проб (N) с разной степенью доминирования *Solidago canadensis*, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов. Чёрный столбик – группы проб с низким участием *Solidago canadensis*, белый – с высоким. Группы проб с низким участием *S. canadensis* состоят из одной, двух, трёх, четырёх и пяти штук – варианты 1, 2, ... 5.

Таблица 2. Постоянство видов (%) в группах проб с разной степенью доминирования *Solidago canadensis*, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов

Участие <i>S. canadensis</i> (D)	Низкое						Высокое					
	0.26	0.38	0.347	0.46	0.56	0.36	0.85	0.85	0.86	0.87	0.83	0.83
Число проб	5	5	5	5	5	5	14	14	14	18	11	17
Суммарная W_s	1075	857.8	1009	1042	1089	806.6	1082	855.8	1002	1042	1101	806.2
Номер участка	4	5	6	2	1	3	4	5	6	2	1	3

Виды с высоким постоянством на трех и более участках

<i>Solidago canadensis</i>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Elytrigia repens</i>		100	100	100	100	100		100	100	94	91	94
<i>Erigeron annuus</i>	100	100		60		20	93	71	14	11		18
<i>Poa pratensis</i>	100	20	80	100	100	60	93	7	57	100	100	71
<i>Vicia sepium</i>	60	40	100	60	20	40	29	21	43	11	18	12
<i>Carex michelii</i>	100	60	80			20	100	57	64			29
<i>Trifolium repens</i>	40	40	40	40			7	7		17		

<i>Daucus carota</i>		100	100		60		7	21	21		18	6
Виды с высоким постоянством на одном-двух участках												
<i>Cychorium intybus</i>	60	40	20	20		20	36	7		6		
<i>Verbena officinalis</i>	60	60	20				7	7				
<i>Prunella vulgaris</i>	40	80					29	43				
<i>Viola sp.</i>		100				40		43				6
<i>Potentilla recta</i>		60	80	20	40	40	21	7	43		18	35
<i>Cynodon dactylon</i>			60						7			
<i>Calamagrostis epigeios</i>			40	60	20	20	36		57	17	9	18
<i>Fragaria viridis</i>				80						61	18	
<i>Eryngium campestre</i>				100	40					11		
<i>Galium verum</i>				80	60					22	36	
<i>Festuca ovina</i>				40	60		29			11	9	
<i>Equisetum telmateia</i>					80						27	
<i>Salvia tesquicola</i>					80						27	
<i>Thesium arvense</i>				20	60			21		6	18	
<i>Carex contigua</i>					60						64	
<i>Rubus cespitosus</i>	40	40			60	100	14	43		6	55	100

Примечания. В таблице **полужирным** шрифтом выделены значения постоянства, превышающие 55%. Виды с низким постоянством в группах проб с низким участием *Solidago canadensis*: *Hypericum perforatum*, *Cirsium incanum*, *Inula helenium*, *Plantago lanceolata*, *Populus alba*, *Achillea millefolium*, *Crataegus sp.*, *Koeleria luerssenii*.

Виды с низким постоянством в группах проб с высоким участием *Solidago canadensis*: *Filipendula vulgaris*, *Verbascum chaixii subsp. orientale*, *Lysimachia vulgaris*, *Juncus inflexus*, *Falcaria vulgaris*, *Seseli sp.*, *Convolvulus arvensis*, *Cornus australis*, *Geum urbanum*, *Potentilla argentea*. Названия видов даны по: [Зернов, 2006].

lium pratense, *Galeopsis tetrachit*, *Carex sp.*, *Galium aparine*, *Lotus corniculatus*, *Lathyrus tuberosus*, *Lythrum salicaria*, *Euophorbia sp.*, *Inula germanica*.

Средние значения коэффициента видового сходства Сьеренсена между участками ценозов с низким участием *S. canadensis* составили 0.44 ± 0.02 , $n = 15$, с высоким – 0.46 ± 0.02 , $n = 15$. То есть различие между ними небольшое и статистически не значимое (ANOVA, $F_{4,20} = 0.30$, $P = 0.05$). При этом, как видно из таблицы 2, рост участия золотарника ведёт к снижению в сообществах числа видов, которые можно рассматривать в качестве диагностических, например, имеющих относительно высокое постоянство (более 55–60%) на одном-двух участках. В результате сообщества с высокой степенью доминирования *Solidago canadensis*, расположенные в разных местообитаниях, практически не дифференцируются на типы на основе этого подхода, в отличие от ценозов с низким его участием.

Обсуждение

Таким образом, полученные результаты могут быть сведены к следующему:

1. Рост степени доминирования *S. canadensis* ведёт к снижению числа сопутствующих видов на микроучастках большинства изученных растительных сообществ.

2. Участки сообществ с разной степенью доминирования, но с примерно равной суммарной биомассой сопутствующих видов (благодаря их разной площади) в среднем включают примерно равное число таких видов. Это может означать, что сопутствующие виды слабо отличаются друг от друга по устойчивости к золотарнику, а поэтому рост его участия в ценозах ведёт к исключению из разных микроучастков, главным образом, разных видов. Соответственно, размер видового пула участков сообществ с разной степенью его доминирования должен быть примерно одинаковым. В результате рост участия *S. canadensis* в сообществах может

угрожать другим видам только в случае, если их площадь относительно невелика.

3. При этом, на одном из участков (№ 5, лесная опушка) группы проб с высоким участием *S. canadensis* включают существенно меньшее число сопутствующих видов, чем группы проб с низким его участием, но с примерно равной суммарной биомассой других видов. Это может свидетельствовать о некотором проявлении эффекта избирательного вытеснения видов из микроучастков сообщества. Похожая ситуация наблюдается на участке 6 (также лесная опушка), однако различие между числом видов в сравниваемых группах проб здесь выражено в меньшей степени. Обратим также внимание, что на участках 3 и 4, расположенных вдоль лесных дорог, отобранные с них пробы с более высоким участием золотарника включают несколько большее число видов, чем с низким его участием. Наиболее вероятно, что это результат более слабого воздействия *S. canadensis* на видовое богатство микроучастков этих ценозов, по сравнению с другими (рис. 1, табл. 1). Как видно из таблицы 1, среднее число видов на микроучастках этих ценозов с высоким участием *S. canadensis* выше, чем с низким в 1.1–1.4 раза; других – в 1.5–2.1 раза.

4. Поскольку на большинстве изученных участков воздействие *S. canadensis* ведёт преимущественно к случайному исключению сопутствующих видов и не влияет на размер видового пула ценозов, то соотношение площади участков сообществ с разной степенью его доминирования, но включающих примерно равное число сопутствующих видов, может быть спрогнозировано по соотношению площади участков с равной суммарной биомассой этих видов. В нашем случае, как это следует из таблицы 1, в среднем для 1-го – 4-го участков оно варьирует примерно от 1:3 (пятый вариант, где относительная биомасса золотарника в среднем равна 0.41 и 0.85, соответственно) до 1:6 (первый вариант, $D = 0.35$ и 0.92).

5. Если бы в составе растительных сообществ с высоким участием *S. canadensis* были способны произрастать в основном только определённые (устойчивые к данному фактору) виды, то можно было бы ожидать, что

влияние особенностей местообитаний на их видовой состав было бы слабее, чем на состав сообществ с низким участием данного вида. Соответственно, видовой состав ценозов со значительным участием золотарника был бы более однородным, чем с низким. Однако мы не обнаружили проявления этого эффекта. При этом, как следует из наших данных, рост участия *S. canadensis* ведёт к снижению встречаемости (постоянства) многих сопутствующих видов растений и, как следствие, снижению числа видов в ценозах, которые можно рассматривать в качестве диагностических. Результатом этого процесса является снижение ценотического разнообразия (гомогенизация) участков растительного покрова, подверженных заселению *S. canadensis*, если оно оценивается путём выделения типов сообществ на основе таких видов.

Наши результаты согласуются с выводами, которые были сделаны ранее в некоторых других работах. В частности, в обзорах Гертнер с соавторами и Пауэлл с соавторами показано, что хотя чужеродные доминанты часто снижают видовое богатство на небольших участках ценозов, сила этого эффекта ослабевает по мере увеличения пространственного масштаба исследования, а на участках более 25–100 м² его воздействие становится практически незаметным [Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011]. Аналогичные выводы были сделаны Пауэлл с соавторами [Powell et al., 2013] в результате сравнения участков лесных биомов разных типов (штаты Гавайи, Миссури и Флорида, США) с доминированием чужеродных видов растений (проективное покрытие > 90%) со сходными по условиям произрастания участками лесов, но с доминированием аборигенных растений, участие которых было ниже. Воздействие чужеродных и аборигенных видов на биоразнообразие в разном пространственном масштабе оценивали путём сопоставления кривых регрессии «площадь – число видов». Результаты показали, что сообщества с доминированием чужеродных видов характеризуются относительно низким видовым богатством на небольших участках, но более высокой скоростью накопления видов при увеличении их площади, по сравнению с сообществами с доминирова-

нием аборигенных видов. В итоге на крупных участках сообществ с доминированием чужеродных и аборигенных видов видовое богатство оказывается близким. Авторы делают вывод, что выявленная ими закономерность имеет универсальный характер и с этим согласны Чейз с соавторами [Chase et al., 2015].

Однако известны и другие результаты. В частности, по мнению Риджала с соавторами [Rijal et al., 2017], в растительных сообществах северной Скандинавии с доминированием *Heracleum persicum* (родина Иран) способны произрастать лишь несколько наиболее высоких аборигенных видов, что, по-видимому, является результатом избирательного вытеснения им других видов. В работе Стандиш с соавторами [Standish et al., 2001] показано, что местные виды широколиственных лесов Новой Зеландии отличаются своей устойчивостью к вторжению чужеродного вида *Tradescantia fluminensis* (родина Южная Америка), преимущественно благодаря разной теневыносливости. В Чехии было оценено влияние 13 чужеродных видов растений (в том числе, *Solidago gigantea*), большинство из которых достигали высокого проективного покрытия ($n = 130$, медиана покрытия – 90%), на видовое богатство фитоценозов на отдельных участках площадью 16 м² и в сериях из 10 таких участков (160 м²) [Hejda et al., 2009]. В качестве эталона использовались аналогичные серии участков с доминированием аборигенных видов, характеризующихся преимущественно более низким покрытием ($n = 130$, медиана покрытия – 40%). Результаты показали, что внедрение в сообщества иноземных доминантов, достигающих более высокого покрытия, чем аборигенные, привело к большему или меньшему (в зависимости от вида растения), но примерно пропорциональному снижению их видового богатства на отдельных участках и в их сериях. Аналогичный результат был получен ранее [Руšek, Руšek, 1995] на примере сообществ с доминированием *Heracleum mantegazzianum*.

Ричардсон с соавторами обнаружили, что сообщества биома «финбош» (Fynbos Biome, Южная Африка) с доминированием чужеродных видов деревьев и кустарников характе-

ризуются более низким видовым богатством на небольших участках, чем те, в которых доминируют аборигенные виды. При этом наклон линий регрессии «площадь – число видов» на участках с доминированием видов разного происхождения существенно не отличался [Richardson et al., 1989]. Рейманек и Стохлгрэн на основе анализа двух больших групп данных по лесным, луговым и пустынным ценозам территории Северной Америки (США) пришли к выводу, что имеет место широкий континуум в соотношении реакции растительных сообществ на воздействие чужеродных доминантов в разном пространственном масштабе [Stohlgren, Rejmánek, 2014; Rejmánek, Stohlgren, 2015].

Неоднозначность результатов по данной проблеме может быть вызвана особенностями характера воздействия разных чужеродных доминантов на местные виды [Richardson et al., 2000; Standish et al., 2001; Hejda, Pyšek, 2006; Hejda et al., 2009; Rejmánek et al., 2013]. В одних случаях это выражается в сокращении ими на микроучастках пространства и объёма ресурсов, в других – в трансформации местообитаний путём накопления слоя опада, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы и т. д. Сделано предположение, что среди чужеродных видов растений только около 10% могут быть отнесены к таким «трансформерам» [Rejmánek et al., 2013]. Но пример *S. canadensis*, а этот вид тоже относят к этой категории [Виноградова и др., 2009], показывает, что, по-видимому, не все из них способны избирательно вытеснять другие виды, а, соответственно, оказывать значительное воздействие на видовое богатство крупных участков растительных сообществ.

Кроме того, воздействие одних и тех же чужеродных доминантов может иметь разные последствия в разных условиях среды, либо в сообществах разных типов [Hejda et al., 2017; Vítková et al., 2017]. Об этом свидетельствуют и наши результаты, поскольку на одном из шести изученных участков признаки избирательного вытеснения золотарником других видов, по-видимому, все же были обнаружены. Но в целом знания об этом аспекте рассматриваемой проблемы также остаются ограниченными.

Благодарности

Мы благодарны профессору М. Рейманеку (Rejmánek M.) за рекомендацию обратить внимание на роль доминантов в ограничении видового богатства на крупных участках растительного покрова и за помощь в поиске публикаций по этой проблеме.

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., Чефранов С.Г. Степень доминирования и видовое богатство в растительных сообществах с высокой и низкой интенсивностью межвидовой конкуренции // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78. № 4. С. 52–64 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Degree of dominance and species richness in plant communities with high and low intensity of interspecies competition // Biol. Bull. Rev. 2018. Vol. 8. No. 5. P. 389–400].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью // Сиб. экол. журнал. 2018а. № 4. С. 397–410 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Relationship between Degree of Dominance and Species Richness in Grass Communities with Different Productivities // Contemp. Probl. Ecol. 2018. Vol. 11, No. 4. P. 355–365].
- 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. 2018б. № 4. С. 264–274 [Akaton 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 // Russ. J. Ecol. 2018. Vol. 49. No. 4. P. 296–305].
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494с.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Морозова О.В., Виноградова Ю.К. *Solidago canadensis* – Золотарник канадский // Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебугадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. С. 207–211.
- 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.
- 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 biodiversity cannot overcome confounded analyses: a comment on Stohlgren and Rejmánek (2014) // Biol. Lett. 2015. 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. doi:10.1371.
- 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.
- Gross K., Cardinale B.J. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. P. 409–418.
- 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., 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.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology. 2008. Vol. 89. No. 6. P. 1510–1520.
- 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.
- Liu Y., Oduor A.M.O., Zhang Z., Manea A., Tooth I.M., Leishman M.R., Xu X., Kleunen M.V. Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? // Global Change Biology. 2017. Vol. 23. No. 8. P. 3363–3370. doi: 10.1111/gcb.13579

- 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.
- 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.
- Pyšek P., Pyšek, M. Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic // *J. Veget. Sci*. 1995. 6. 711–718.
- 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., Rosèn E. Cycles of heterogeneity during succession: a premature generalization? // *Ecology*. 1992. Vol. 73. No. 6. 2329–2331.
- 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.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- 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.
- 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. 6. 1–8.
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S. Extinction and ecosystem function in the marine benthos // *Science*. 2004. Vol. 306. P. 1177–1180.
- Somodi I., Virágh K., Podani J. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland // *Applied Vegetation Science*. 2008. Vol. 11. P. 187–194.
- Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // *American Naturalist*. 1998. Vol. 152. 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. 38. 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.
- Weber E. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. // *Flora. Switzerland*. 2000. Vol. 195. P. 123–134.
- Wright D.H. Species-energy theory – an extension of species-area theory // *Oikos*. 1983. Vol. 41. P. 496–506.