

## ИНВАЗИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РАСТЕНИЙ ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ КАВКАЗА В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН

© 2022 Соколова В.В.<sup>a</sup>\*, Хомутовский М.И.<sup>b</sup>\*\*, Виноградова Ю.К.<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, 127276, Россия

<sup>b</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991, Россия

e-mail: \*soka22@mail.ru, \*\*maks-bsb@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.04.2022. После доработки 19.08.2022. Принята к публикации 02.11.2022

В статье представлены результаты изучения натурализации растений экспозиции флоры Кавказа в Главном ботаническом саду РАН (г. Москва). Для выявления признаков, способствующих потенциальному успеху инвазии, проведено сравнение натурализовавшихся и ненаатурализовавшихся видов. Из преднамеренно интродуцированных в течение 76 лет 1246 таксонов успешно натурализовались 57 видов (4.5%), а реально «сбежали» за пределы экспозиции 12 видов (менее 1%). Расселению устойчивых неприхотливых растений способствовало ослабление ухода за коллекциями в 1990-х гг. После проведённой в 2020 г. ревизии ещё 17 видов перешли в фазу натурализации. Наибольшую степень натурализации проявили виды семейств *Ariaceae* и *Boaginiaceae*. Естественное возобновление отмечено у 440 видов, причём наибольшее количество натурализовавшихся таксонов (19%) относится к растениям, возобновляющимся как вегетативно, так и самосевом, тогда как среди размножившихся только самосевом натурализовалось 16% видов, а среди распространяющихся вегетативным способом – только 6%. В наибольшей степени приспособились к условиям г. Москвы представители субальпийского высокогорья и лесных сообществ Кавказа. Ни один вид, приуроченный к полупустыням, аридным редколесьям, нагорно-ксерофитным сообществам, степям, альпийским лугам, высокогорным скалам и осыпям и субтропическим лесам Колхиды и Талыша не стал инвазионным. Среди натурализующихся растений преобладали короткокорневищные и длиннокорневищные многолетние травянистые растения. Не получило подтверждения распространённое мнение о трудности интродукции эндемичных растений. По доле натурализующихся видов они незначительно уступали широкоареальным видам, а по числу высокоинвазионных и инвазионных – превосходили их. Выявлен комплекс признаков, позволяющий прогнозировать высокую вероятность трансформации преднамеренно интродуцированных видов растений в инвазионные. Результаты анализа инвазионной активности видов Кавказа будут использованы для предотвращения введения в культуру агрессивных чужеродных растений и разработки научно обоснованного подхода к экспонированию растений.

**Ключевые слова:** чужеродные растения, натурализация, флора Кавказа, Главный ботанический сад, Москва.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-55-68

### Введение

Преднамеренная интродукция растений резко возросла за последние два столетия и не проявляет признаков замедления. По последним данным, в Европе зарегистрировано 4139 натурализовавшихся растений, что на 390 таксонов (или 9.6%) больше по сравнению с инвентаризацией, проведённой в 2000-х гг. в рамках проекта DAISIE [Rušek et al., 2022]. Знание основ инвазионной биологии необходимы работникам интродукционных учреждений для предотвращения введения в культуру потенциально агрессивных чужеродных растений [Виноградова, 2015].

В настоящее время 51% всех известных видов сосудистых растений в мире выращиваются в частных или ботанических садах, а чаще и в тех, и в других [van Kleunen et al., 2018]. Непредвиденным последствием интродукции многих тысяч растений стала их последующая натурализация и внедрение в естественные растительные сообщества. Выявлено, что те натурализовавшиеся виды, которые выращивались в частных или ботанических садах, натурализовались в большем числе регионов земного шара, чем виды, которые никогда не

культивировались. Виды, интродуцированные в садоводческих целях, натурализуются быстрее, чем чужеродные виды, интродуцированные другими путями [van Kleunen et al., 2018].

Создание ботанических садов исторически было обусловлено потребностями экономической ботаники и декоративного садоводства. В настоящее время эта роль снижается, и стратегией ботанических садов становится, в первую очередь, глобальное сохранение естественного биоразнообразия [Havens et al., 2006]. Задача по сохранению биоразнообразия в Aichi Biodiversity Target 9 сформулирована жёстко: «Инвазионные чужеродные виды и пути их проникновения в естественные сообщества должны быть идентифицированы и подвергнуты ранжированию по степени приоритетности. Наиболее угрожающие (агрессивные) виды должны жёстко контролироваться или уничтожаться, а меры по контролю путей распространения таких видов для предотвращения их интродукции и натурализации должны быть разработаны и приняты» [цит. по: Виноградова, 2012].

В связи с этим в настоящее время приоритетом является установление характеристик видов, которые способствуют потенциальному успеху инвазии [Виноградова и др., 2012; Куклина и др., 2015; Яценко, Виноградова, 2018; Швецов, 2020]. Однозначного объяснения причин того, почему чужеродные виды более обильны в регионах вторичного ареала, чем в регионах естественного ареала, до сих пор нет [Виноградова и др., 2010]. Именно в ботанических садах, как очагах первичной преднамеренной интродукции, необходимо тщательно изучать тенденцию к натурализации выращиваемых растений и выявлять полезные и негативные свойства интродуцированных видов [Богачёв и др., 2022; Харкевич, 1966]. Определение опасности инвазионных видов растений и предотвращение их распространения позволит сократить затраты на борьбу с последствиями этого процесса [Miller et al., 2006; Burt et al., 2007; Хорун, 2011; Roberts et al., 2011; Файвуш, Таманян, 2014; Виноградова и др., 2015].

К одним из наиболее агрессивных и опасных инвазионных видов относятся расте-

ния кавказского происхождения *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *H. mantegazzianum* Sommier & Levier [Pyšek et al., 2007; Дгебуадзе, 2014; Петрова, 2015; Захожий и др., 2022]. В настоящий момент среди чужеродных видов Московского региона, включающего г. Москву и Московскую область, доля растений с кавказским ареалом составляет 1.6% [Майоров и др., 2020]. Поэтому крайне важным является понимание процессов натурализации именно видов горных систем Кавказа, как района со схожими со Средней Россией климатическими условиями.

В Главном ботаническом саду РАН (г. Москва) создание ботанико-географических экспозиций отдела природной флоры началось в 1945 г. Предполагалось возможно более полно представить различные элементы растительности всей страны. Изначально экспозиция флоры Кавказа была создана на равнинной территории, а затем в 1974–1975 гг. её перенесли на другой участок, где были сформированы равнинная лесная и горная части. Исходный материал для экспозиции поступал практически из всех флористических районов и с различных высотных поясов Кавказа. Часть видов была выращена из семян, поступивших по Делектусу, в том числе из ботанических садов. На экспозиции произрастали растения из всех основных растительных сообществ Кавказа: горных лиственных и хвойных лесов, аридных редколесий, низинных и предгорных субтропических колхидских и талышских лесов, субальпийских редколесий и стлаников, субальпийских лугов, высокогорных альпийских лугов и ковров, субальпийского высокотравья, интразональных послелесных и приречных лугов, представители степной, петрофитной, нагорно-ксерофитной и прибрежно-водной растительности [Ботанико-географические экспозиции..., 2007].

В первые годы создания экспозиции флоры Кавказа происходило быстрое накопление растительного материала. Так, к 1961 г. коллекция уже включала 763 образца. При переносе экспозиции в 1974 г. не удалось сохранить 343 образца. Однако, уже к 1988 г. коллекционный фонд достиг максимального значения за все годы исследований – 887 образцов. В 1990-х гг. уход за растениями

существенно сократился, прекратились регулярные экспедиции. В результате, за период 1991–2004 гг. было утеряно 678 образцов, в основном, высокодекоративных и нуждающихся в особой агротехнике растений.

Многолетний опыт наблюдений и ослабление ухода за экспозицией в последние несколько десятилетий позволяют сделать обоснованный вывод об устойчивости оставшейся части преднамеренно интродуцированных растений в климатических условиях г. Москвы и повышает ценность коллекции растений Кавказа для изучения инвазионного процесса.

Цель настоящей работы – выявление особенностей биологии, экологии и таксономии растений флоры Кавказа, определяющих инвазионный потенциал видов в климатических условиях г. Москвы.

### Материалы и методика

Наблюдения за живыми растениями на экспозиции Кавказа и в питомнике отдела флоры проводились в 2014–2021 гг. Учтены данные, приведённые в монографиях «Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы» [Майоров и др., 2013] и «Спонтанная флора территории Главного ботанического сада как отражение динамики внедрения чужеродных видов растений в естественные экосистемы» [Виноградова и др., 2020]. Со времени создания списка спонтанной флоры территории Главного ботанического сада [Виноградова и др., 2020] выявлено ещё 17 таксонов, демонстрирующих высокий риск реализации инвазионного потенциала.

В комплексный анализ (по таксономии, жизненным формам, площади естественного ареала и др.) включено 1246 таксонов (2805 образцов) из 432 родов, относящихся к 106 семействам. Эти таксоны разделены на две группы – натурализовавшиеся в Главном ботаническом саду РАН и не натурализовавшиеся, то есть не сформировавшие спонтанные популяции. Натурализовавшиеся виды разделены на 4 группы по их инвазионному потенциалу.

В оценке инвазионного потенциала натурализовавшихся видов мы опирались на

классификацию европейских ботанических садов [Sharing information..., 2022]. Статус 1 присвоен чужеродным видам, массово распространённым как на территории ГBS РАН, так и за его пределами, статус 2 – видам, активно расселяющимся по территории ГBS, не занятой коллекцией, статус 3 – видам, сформировавшим локальные спонтанные популяции вне коллекции, а в случае вегетативного разрастания – устойчивые клоны, утратившие физическую связь с материнскими растениями, статус 4 – видам, хотя бы единожды отмеченным вне коллекционного участка.

В группу натурализовавшихся не включены растения (383 вида), которые самовозобновляются на экспозиции, но не проявляют склонности к дальнейшему расселению. Не включены также виды, которые натурализуются в границах ГBS РАН на других экспозициях (флоры Европы, дендрария, декоративных растений и на производственной территории), но на кавказской коллекции не дичали.

При анализе влияния жизненной формы на адаптационные возможности растений, использована классификация жизненных форм (с некоторыми изменениями), принятая в научном издании «Растения природной флоры Главного ботанического сада...» [Растения..., 2013]. Изученные виды отнесены к 16 биоморфологическим группам, причём многолетние травянистые растения по способности к вегетативному размножению разделены на 3 группы – вегетативно-подвижные, вегетативно-малоподвижные и вегетативно-неподвижные.

При анализе распространения растений мы подразделили виды на 3 категории: широкоареальные, узкоареальные и эндемики. Под широкоареальными понимали виды, распространённые на нескольких материках в пределах одной или нескольких смежных природных зон; под узкоареальными – распространённые на части материка; к группе эндемиков отнесены виды, приуроченные к кавказскому региону.

Ботанико-географические районы приняты в соответствии с Проектом «Конспекта флоры Кавказа» [Меницкий, 1991]. Номенклатура семейств и видов приведена в

соответствии с базой данных World Checklist of Vascular Plants (WCVP) [The World Checklist, 2022]. Подтверждающие гербарные сборы хранятся в Гербарии ГБС РАН [МНА].

### Результаты и их обсуждение

Из испытанных за 76 лет на экспозиции Кавказа 1246 таксонов проявили выраженную способность к натурализации в условиях ГБС РАН только 57 видов (4.5%). Реально за пределы экспозиции «сбежали» 12 видов, имеющие 1 и 2 категорию статуса, то есть ценотический барьер преодолело менее 1% от всех испытанных видов. За границы ГБС РАН ни один преднамеренно интродуцированный вид не вышел. Таким образом, наши данные не подтверждают гипотезу, известную как «правило 10» [Kühn et al., 2004], согласно которой только 10% чужеродных видов, преодолевших один из барьеров, преодолевают следующий барьер. Экологический и репродуктивный барьеры преодолевает большая часть преднамеренно интродуцированных растений, поскольку коллекция собирается целенаправленно и много внимания уделяется подбору устойчивых видов. Напротив, ценотический барьер преодолевает меньше 10% самовозобновляющихся растений, поскольку сотрудники ГБС РАН контролируют расселение этих видов агротехническими методами. По всей вероятности, «правило 10» касается только непреднамеренно интродуцированных растений, и в интродукционных учреждениях оно не действует.

За время существования экспозиции наибольшее количество образцов привезено из районов Центрального и Западного Кавказа, Западного, Южного и Центрального Закавказья. Натурализовавшиеся растения практически без потерь пережили перенос экспозиции в 1974 г., а в 1990-е гг. получили возможность активно распространяться. В настоящее время 66 образцов 57 видов (29%) из 229 образцов, культивируемых на экспозиции, относятся к успешно натурализовавшимся (рис. 1).

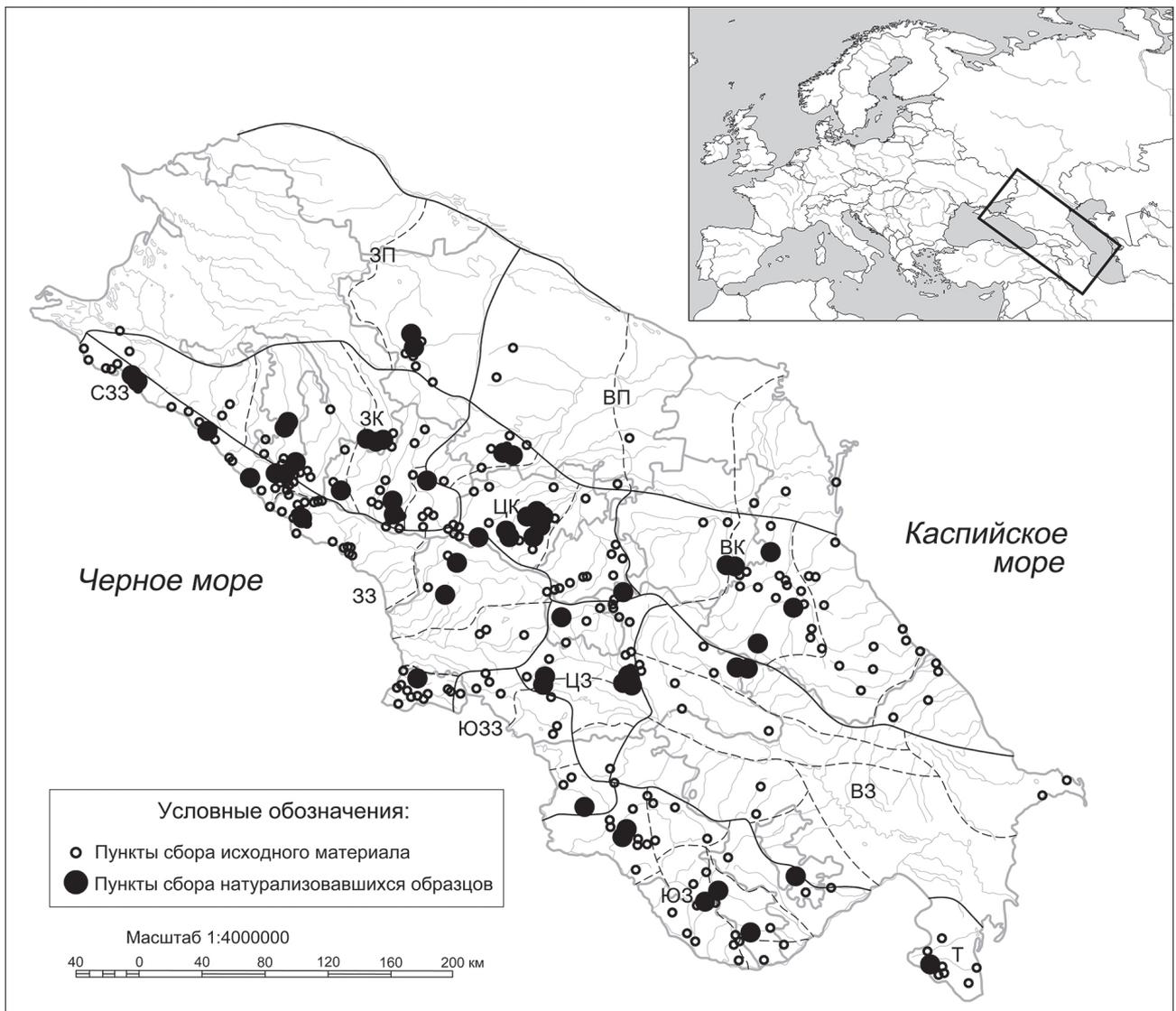
Натурализовавшиеся образцы, в основном, привезены из Центрального и Западного Кавказа (рис. 2), поэтому особое внимание по контролю расселения нужно уделять образцам именно этого происхождения. Также существенная доля натурализовавшихся на экспозиции образцов (15%) имеет своим источником не природные сообщества, а получена из других ботанических садов. Это ещё раз подтверждает гипотезу о том, что фактором, сокращающим продолжительность лаг-фазы, является преднамеренная интродукция растений из вторичного ареала вида, где уже произошёл отбор генотипов, приспособленных к новым условиям произрастания.

На основе собственных полевых наблюдений за растениями экспозиции флоры Кавказа и обобщения литературных данных нами выявлено 57 видов, демонстрирующих признаки инвазионности.

К высокоинвазионным растениям (статус 1) отнесён один вид – *Heracleum sosnowskyi*



Рис. 1. Многолетняя динамика изменения численности образцов в коллекции: всех изученных – А, из них впоследствии натурализовавшихся – В.

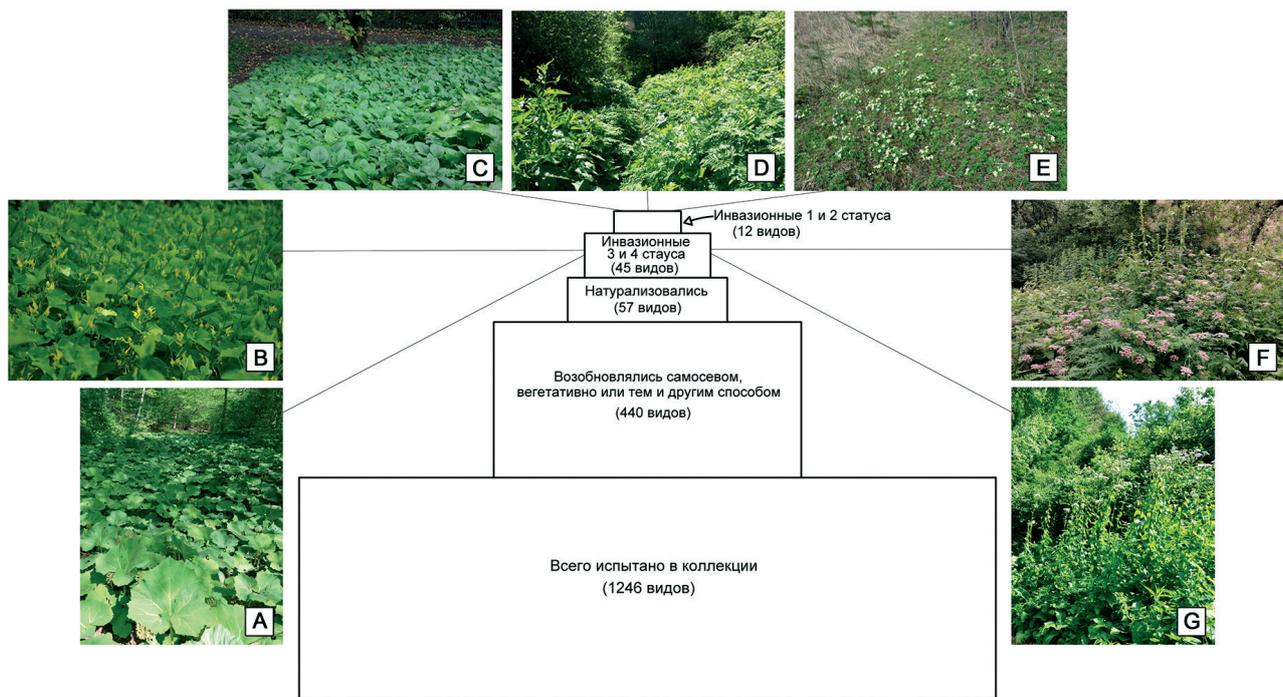


**Рис. 2.** Пункты сбора исходного материала (ЗП – Западное Предкавказье; ВП – Восточное Предкавказье; ЗК – Западный Кавказ; ЦК – Центральный Кавказ; ВК – Восточный Кавказ; СЗЗ – Северо-Западное Закавказье; ЗЗ – Западное Закавказье; ЦЗ – Центральное Закавказье; ВЗ – Восточное Закавказье; ЮЗЗ – Юго-Западное Закавказье; ЮЗ – Южное Закавказье; Т – Тальш).

Manden., привезённый в 1949 г. из Кабардино-Балкарии (Эльбрусский район, ущелье Адыр-су). Образец образует массовый самосев на экспозиции и уходит за её пределы, но на прилегающую к ботаническому саду территорию наши растения не вышли. Источником расселяющейся по Московской обл. популяции являются растения, интродуцированные не непосредственно с Кавказа, а «сбежавшие» из сельскохозяйственной культуры в 1980-е гг. В настоящее время растения на экспозиции строго контролируются и не допускаются до плодоношения.

В группу инвазионных растений со статусом 2 отнесено 11 видов. В последние

годы проявляют себя как злостные сорняки и образуют монодоминантные заросли *Chaerophyllum aureum* L., *Symphytum asperum* Lepech. и *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Vobrov. (рис. 3). Из-за высокой отавности (способности побегов быстро отрастать) применение частых скашиваний практически не останавливает их активное распространение. Расселились по всей экспозиции и местами образуют плотные заросли *Galega orientalis* Lam. и *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. Под пологом леса образовали устойчивые популяции *Allium paradoxum* (M.Bieb.) G.Don, *Cardamine quinquefolia* (M.Bieb.) Schmalh., *Phedimus stolonifer* (S.G.Gmel.) 't Hart, *Symphytum*



**Рис. 3.** Популяции натурализовавшихся растений кавказской экспозиции с проективным покрытием более 90%, угрожающие аборигенным и культивируемым видам: **A** – *Petasites albus*, **B** – *Aristolochia clematitidis*, **C** – *Dipsacus pilosus*, **D** – *Symphytum asperum* и *Chaerophyllum aureum*, **E** – *Primula vulgaris*, **F** – *Pimpinella rhodantha*, **G** – *Cicerbita macrophylla*.

*caucasicum* M.Bieb. и *Scopolia caucasica* Kolesn. ex Krayer. Активно распространяется *Primula vulgaris* Huds., местами ее проективное покрытие достигает 70%.

К группе инвазивных видов со статусом 3 отнесено 28 видов. Помимо ранее указанных [Виноградова и др., 2020], отмечено ещё 6 таксонов, активно захватывающих территорию на экспозиции. Как злостный корневищный сорняк проявляет себя *Aristolochia clematitidis* L., ежегодно на разреженных местах отмечаются густые всходы и разновозрастные самосевные экземпляры *Philadelphus coronarius* L., активно разрастается вегетативно и образует сплошные заросли *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (C.A. Mey.) Jav., расселяется самосевом и местами образует плотные колонии *Pimpinella rhodantha* Boiss., активно расселяются в питомнике *Digitalis ciliata* Trautv и *Verbascum phoeniceum* L.

К группе растений, хотя бы единожды отмеченных вне коллекционных участков (статус 4) отнесено 17 видов, из них 11 видов (возможно, в связи с изменением климата) повышают инвазивную активность в последнее время. Ежегодно расселяются самосевом

*Alcea rugosa* Alef., *Echinops sphaerocephalus* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Papaver orientale* L., *Quercus macranthera* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen., *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi, *Scabiosa columbaria* L., *Scabiosa ochroleuca* L. Активное распространение отмечено у *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Asch., *Polygonatum glaberrimum* K.Koch и *Viola somchetica* K.Koch.

Необходимо отметить, что некоторые кавказские виды, испытанные на других экспозициях ГБС РАН (в дендрарии, на экспозиции декоративных растений, флоры Европы и на производственной территории), проявляют там более высокую инвазивную активность, тогда как на экспозиции флоры Кавказа не расселяются. К таковым относятся: *Hypericum androsaemum* L., *Carpinus betulus* L., *Prunus avium* (L.) L., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Euphorbia cyparissias* L., *Fragaria viridis* Weston, *Clematis vitalba* L., *Circaea lutetiana* L., *Ligustrum vulgare* L., *Mespilus germanica* L., *Rhamnus imeretina* Booth ex G.Kirchn. Это мы объясняем не столько случайными факторами (болезни, ошибки в агротехнике и кража растений), сколько различным географическим

происхождением образцов. Подтверждается гипотеза, что инвазионный потенциал является не свойством вида, а свойством определённого генотипа. И далеко не все генотипы того или иного вида обладают высоким инвазионным потенциалом.

Проведён комплексный анализ видов экспозиции флоры Кавказа по их таксономическому положению, долготелетию в культуре, способности к размножению, эколого-ценотической приуроченности, жизненной форме и естественному ареалу.

**Таксономическое положение.** В таксономическом спектре всей группы преднамеренно интродуцированных видов наиболее широко представлены семейства Asteraceae (139 видов), Lamiaceae (88), Fabaceae (77), Poaceae (75), Rosaceae (70), Apiaceae (49), Ranunculaceae (48), Asparagaceae (47), Caryophyllaceae (45), Amaryllidaceae (38). Высокое положение семейств Fabaceae и Poaceae обусловлено их привлекательностью для интродукции в качестве кормовых растений. Самыми многочисленными являются роды *Campanula* (30 видов), *Iris* (28), *Allium* (24), *Sorbus* (18), *As-*

*tragalus* (16), *Festuca* (16), *Dianthus* (15), *Ornithogalum* (15), *Primula* (15), *Psephellus* (15), что свидетельствует о существенной декоративной направленности интродукционных работ.

В таксономическом спектре группы натурализовавшихся видов семейство Asteraceae (4 вида), понижает статус до 2 места и делит его с семейством Asparagaceae (4), а ведущую роль играют семейства Apiaceae и Caprifoliaceae (по 5 видов) (рис. 4). Семействами с высокой представленностью натурализовавшихся видов являются Boraginaceae и Parvaceae (по 3 вида), Amaryllidaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Primulaceae, Rosaceae, Sapindaceae (по 2). Наиболее же агрессивные таксоны (1, 2 статус) относятся к семействам Apiaceae и Boraginaceae (по 2 вида). Необходимо отметить, что таксономическое распределение натурализовавшихся видов экспозиции Кавказа существенно отличается от пропорций чужеродной флоры Европы [Rušek et al., 2009], и таксономического распределения инвазионных видов флоры Сред-

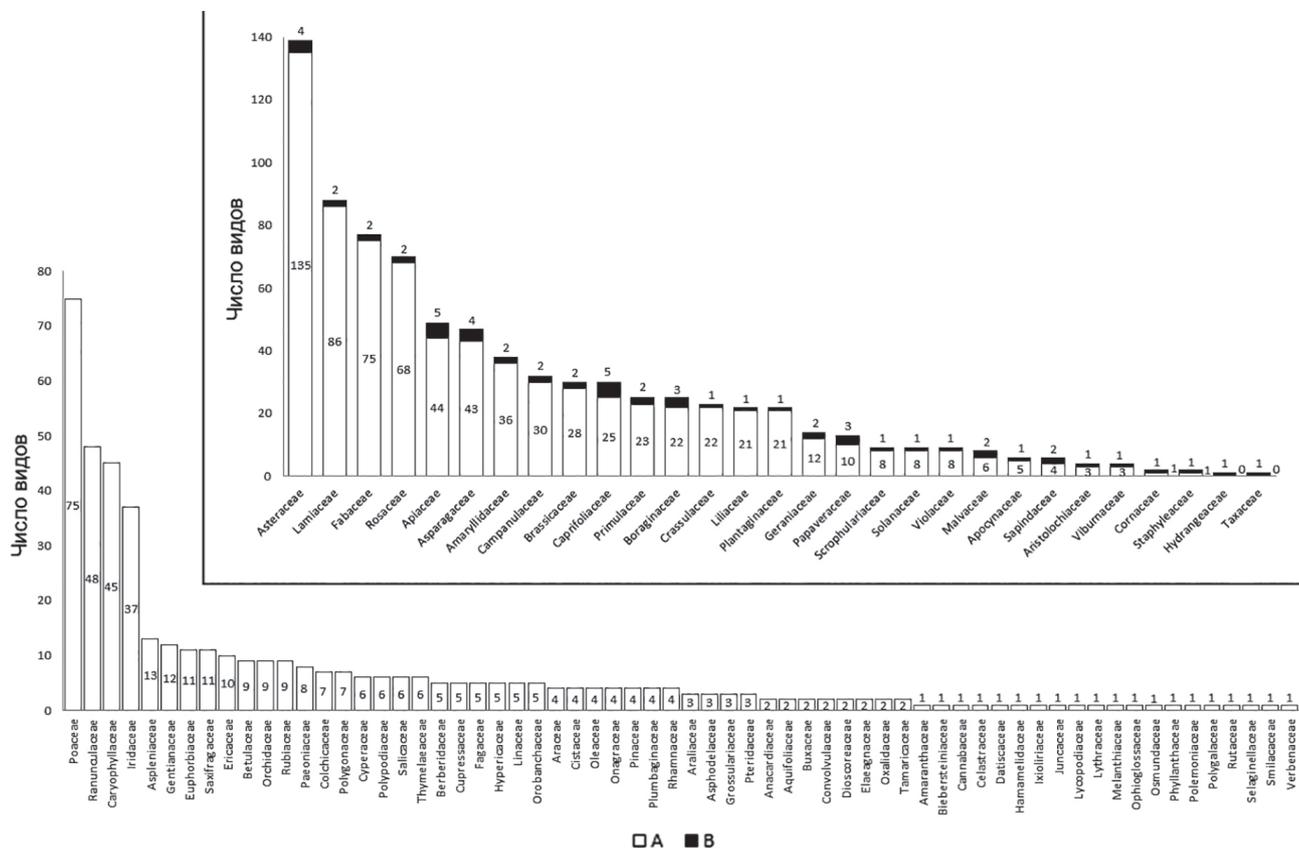


Рис. 4. Соотношение не натурализовавшихся (А) и натурализовавшихся (В) видов экспозиции флоры Кавказа.

ней России [Виноградова и др., 2010], где несомненным лидером является семейство Asteraceae. Высокое положение семейств Apiaceae и Boraginaceae объясняется тем, что одной из основных задач интродукционных работ был поиск высокоурожайных кормовых растений. Главные качества кормовых культур – большая зелёная масса, многоукосность и долголетие, эти же признаки присущи многим высокоинвазионным растениям. Самыми многочисленными родами среди натурализовавшихся видов являются *Symphytum* (3), *Acer*, *Allium*, *Campanula*, *Corydalis*, *Geranium*, *Heracleum*, *Primula*, *Scabiosa*, *Scilla* (по 2).

**Долголетие.** Неоспоримым показателем устойчивости растений в культуре является длительность жизни, под которой мы подразумеваем общий возраст сменяющих друг друга поколений. Среди растений субальпийского высокогорья отмечено наибольшее число длительно культивируемых видов – 21% из них жили более 50 лет. Несколько уступали им представители лесов – имели продолжительность жизни более 50 лет 16% видов из данной группы (таблица).

Высокую долговечность в культуре демонстрируют многие растения, приуроченные к субальпийским редколесьям, а также к субтропическим лесам Колхиды и Талыша,

из них произрастали более 50 лет – 14% и 13% видов, соответственно. Длительно культивируемые виды отмечены среди растений субальпийских лугов, скал и осыпей лесного пояса, прибрежно-водных и лугостепных растений – 5%, 5%, 4% и 3%, соответственно. Недолго удерживались в культуре растения из засушливых и высокогорных областей Кавказа, приуроченные к скальным и каменистым субстратам. Растения этих местообитаний, в основном, не переживали пятилетний возраст, среди них отсутствуют виды, культивируемые более 50 лет.

**Размножение.** Способность к размножению, несомненно, является показателем успешного приспособления растений к новым условиям. За весь период исследований не размножались 373 вида (30% от изученных), из них переходило к цветению 138 видов. Размножались только вегетативно 49 видов, 39 из них переходили к цветению, причём ни один вид из данной группы не стал инвазионным. Цветли и плодоносили 824 вида (66% от всех испытанных), из них больше половины (440 видов) переходило к самовозобновлению: 103 вида расселялись самосевом, 208 – вегетативно, а 129 – распространялись и тем и другим способом. Причём из группы растений, возобновлявшихся самосевом, натурализовалось

**Таблица.** Длительность выращивания растений из разных эколого-ценотических групп

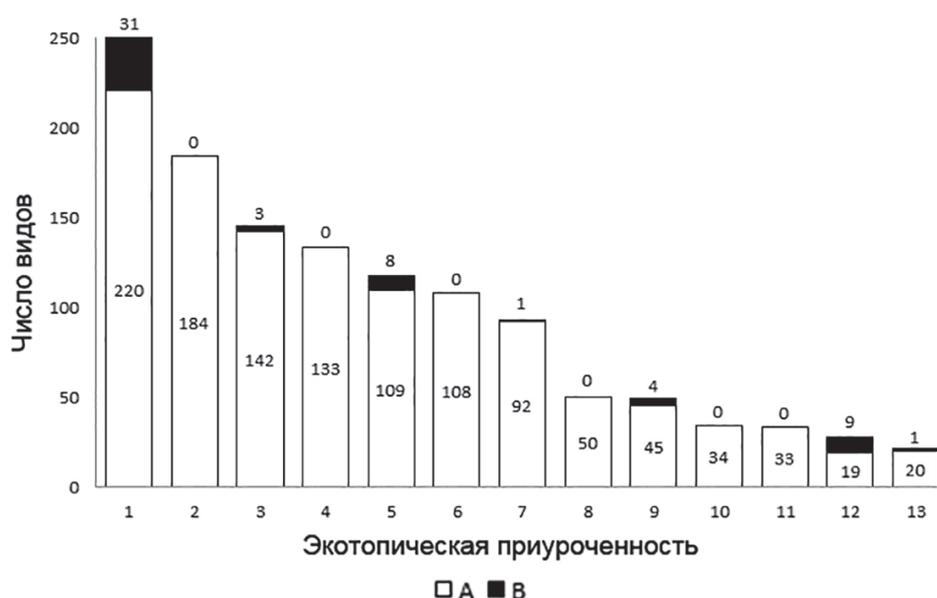
Эколого-ценотическая группа	Возраст, лет									
	до 2	3-5	6-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-75
Альпийские луга и ковры	8	8	6	16	8	1	3	0	0	0
Субальпийские луга	17	7	21	44	25	18	6	2	3	2
Высокогорные скалы и осыпи	24	17	24	48	16	4	0	0	0	0
Субальпийские леса и стланики	1	1	1	5	5	1	4	0	2	1
Субальпийское высокогорье	1	0	2	3	8	5	3	0	4	2
Скалы и осыпи лесного пояса	8	9	16	31	13	5	6	1	2	2
Леса	14	18	26	50	28	30	45	14	22	5
Лугостепи	17	11	17	32	22	4	10	3	1	0
Степи	14	9	20	35	12	12	6	0	0	0
Нагорные ксерофиты, полупустыни и аридные редколесья	50	45	26	36	19	5	3	0	0	0
Прибрежная и водная растительность	4	5	10	11	8	5	4	1	1	0
Субтропические леса Колхиды и Талыша	2	4	4	8	5	2	3	1	3	0
Луга	2	8	8	11	0	3	2	0	0	0

16% видов, а среди распространяющихся вегетативным способом – только 6%. Особый интерес представляют растения, способные размножаться как вегетативно, так и самосевом. К группе с такой широтой репродуктивных стратегий относится наибольшее количество (19%) натурализовавшихся видов.

Все представители субальпийского высококотравья цвели и плодоносили в условиях г. Москвы, 5 из них расселялись самосевом, 2 – естественно вегетативно, а 10 – возобновлялись и тем и другим способом. Среди лесных растений самовозобновление отмечено у 55% видов, и по этому показателю они уступали только растениям высококотравья (61%). Как и следовало ожидать, самовозобновление луговых и лугостепных видов было высоким – 50% и 50%, соответственно. Меньший репродуктивный потенциал был свойственен растениям скал и осыпей лесного пояса, субальпийских лугов, прибрежно-водным и степным растениям – самовозобновление отмечено у 44%, 41%, 39% и 36% видов, соответственно. Наиболее слабое возобновление отмечено у растений альпийских лугов, высокогорных скальных видов, нагорных ксерофитов, видов субтропических и субальпийских лесов – 34%, 23%, 23%, 21% и 14%, соответственно.

**Эколого-ценотическая приуроченность.** Решающую роль в успешности натурализации растений Кавказа в климатических условиях г. Москвы играла эколопическая приуроченность. Наибольшей долей натурализовавшихся видов (32%) характеризовались представители субальпийского высококотравья (рис. 5). В настоящее время именно растения высококотравья засоряют коллекцию, вытесняют как аборигенные, так и культивируемые виды и, по сути, являются трудноискоренимыми сорняками.

Одной из главных причин того, что растения наиболее инвазионно-активной группы субальпийского высококотравья быстро захватывают территорию во вторичном ареале и практически не склонны к расселению в районе естественного ареала, является их изолированное в климатическом отношении положение на родине. Высокотравье приурочено, как правило, к нижней части субальпийского пояса, где формируется в условиях умеренно холодного климата с достаточным увлажнением и хорошо выраженным зимним периодом с высоким снежным покровом, поэтому может произрастать на Кавказе только в узком диапазоне условий и не имеет возможности мигрировать как по высотному, так и по широтному градиенту из-за нарастающей



**Рис. 5.** Соотношение не натурализовавшихся (А) и натурализовавшихся видов (В) в зависимости от типа местобитания. 1 – леса; 2 – нагорные ксерофиты, аридные редколесья и полупустыни; 3 – субальпийские луга; 4 – высокогорные скалы и осыпи; 5 – лугостепи; 6 – степи; 7 – скалы и осыпи лесного пояса; 8 – альпийские луга и ковры; 9 – прибрежная и водная растительность; 10 – луга; 11 – субтропические и горные леса Колхиды и Талыша; 12 – субальпийское высококотравье; 13 – субальпийские леса и стланики.

аридизации климата. Умеренно-континентальные условия Средней полосы России с теплым, достаточно влажным летом и снежной, умеренно морозной зимой являются климатическим аналогом их природных местообитаний. Преодолевая экологический барьер посредством преднамеренной интродукции, растения высокотравья получают возможность для активного расселения во вторичном ареале.

Значительная доля натурализовавшихся растений (12%) вышла из лесных местообитаний Кавказа. Успешной натурализации прибрежно-водных и лугостепных видов способствовали аналогичные экологические факторы в условиях г. Москвы – среди них натурализовалось 8% и 7% видов, соответственно. Менее выраженной склонностью к агрессивному расселению характеризовались растения субальпийских лугов – натурализовались только 2% видов данной группы. Что касается растений субальпийских лесов и скальных видов лесного пояса, только по одному виду из каждой группы натурализовались в условиях г. Москвы. Большинство растений интразональных лугов Кавказа на-

тивно встречаются во флоре умеренной зоны, поэтому зафиксировать их дичание не представляется возможным.

Распространению растений из засушливых местообитаний, высокогорий, субтропических экотопов и петрофитных формаций препятствовала их приспособленность к определенной длине вегетационного периода, освещенности, количеству осадков, теплу и эдафической среде. Они не преодолевали экологический барьер, требовали поддержания специфических условий культивирования и, как правило, не выдерживали конкуренции с мезофильными аборигенными видами. Хотя размножение тем или иным способом было отмечено у растений из всех изученных эколого-морфологических групп, за всё время исследований ни один из видов, приуроченных к нагорно-ксерофитным местообитаниям, полупустыням, аридным редколесьям, степям, альпийским лугам и коврам, высокогорным скалам и осыпям и субтропическим лесам Колхиды и Талыша не натурализовался.

**Жизненные формы.** За весь период наблюдений среди преднамеренно интродуци-

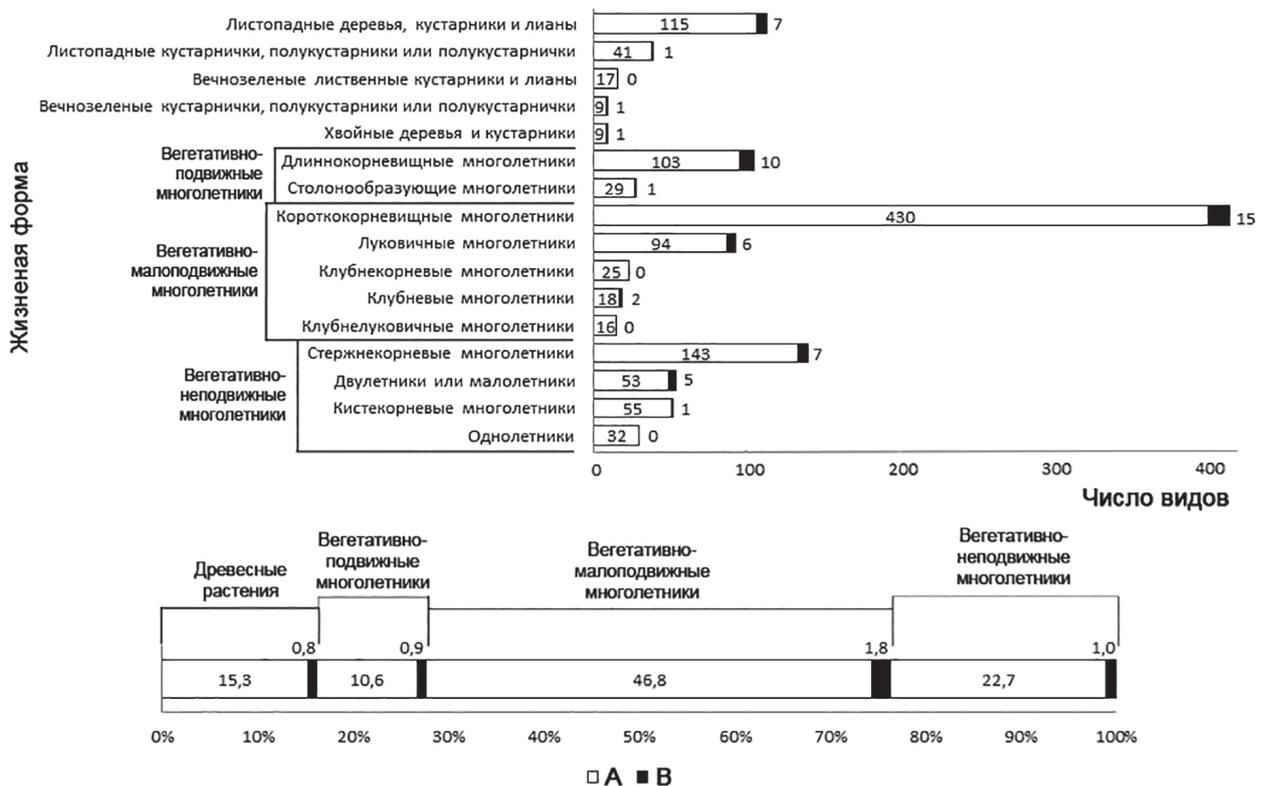


Рис. 6. Соотношение не натурализовуемых (А) и натурализовавшихся (В) растений разных жизненных форм.

рованных видов преобладали травянистые растения (81%), однако в настоящее время на экспозиции число травянистых видов только в 2 раза превышает число древесных. В группе древесных растений натурализовалось 10 видов (0.8% от всех изученных). Среди многолетних травянистых растений несколько большей активностью отличались вегетивно-малоподвижные многолетники – среди них натурализовалось 23 вида (1.8% от всех изученных), из группы вегетивно-неподвижных и вегетативно-подвижных многолетников натурализовалось 13 и 11 видов (1.0% и 0.9%), соответственно (рис. 6). Сходные результаты получены при изучении натурализации гималайских растений в городах Кашмира [Mehraj et al., 2018].

Самовозобновление было отмечено во всех группах жизненных форм, слабо возобновляются только хвойные и вечнозелёные листовые растения. Среди натурализовавшихся видов в настоящее время преобладают короткокорневищные (15 видов), длиннокорневищные многолетники (10), листопадные деревья и кустарники (7), стержнекорневые (7), луковичные многолетники (6) и двулетники (5 видов). Из групп однолетних растений, вечнозелёных листовых кустарников, корнеклубневых и клубнелуковичных растений ни один вид не натурализовался. Группу однолетних растений, в основном, составляли сорные виды засушливых местообитаний, не представляющие явной ценности для интродукции, поддержание которых в культуре требовало ежегодного посева, что сдерживало их распространение в коллекции. Многие виды в условиях ботанического сада, где высока антропогенная нагрузка, не могут в полной мере проявить инвазионные свойства. Так, высокодекоративные растения, которых особенно много среди корнеклубневых, клубнелуковичных и луковичных растений, не имеют возможности расселяться на экспозиции.

**Площадь естественного ареала.** Проведённый анализ распространения преднамеренно интродуцированных видов показал, что несколько более устойчивыми являются широкоареальные виды, однако узкоареальные и эндемичные растения по этому показателю

уступали незначительно. Так, из группы широкоареальных высокоустойчивыми и устойчивыми было 81% видов, из узкоареальных – 77%, из эндемичных – 74%. Из группы широкоареальных натурализовалось 6% видов, из узкоареальных и эндемиков – 5% и 3% видов, соответственно. В наших исследованиях гипотеза о большей способности к колонизации видов, распространённых в обоих полушариях, чем видов, с более ограниченным распространением [Smith, 1981], подтверждается только частично, так как единственный высокоинвазионный вид – *Heracleum sosnowskyi* – является эндемиком. По доле высокоинвазионных и инвазионных (статус 1 и 2) группа эндемиков не уступает широкоареальным и узкоареальным видам – 1.1% против 1.0% и 0.9%, соответственно. Таким образом, распространённое мнение о трудности интродукции эндемичных растений в наших исследованиях не получило подтверждения. На результат их переселения влиял, прежде всего, эколого-ценотический фактор, а не эндемичность как таковая.

### Заключение

Из преднамеренно интродуцированных за 76 лет 1246 таксонов экспозиции флоры Кавказа успешно натурализовались на территории ГБС РАН – 57 таксонов (4.5%). Реально за пределы экспозиции «сбежали» 12 видов (менее 1%). Донорами натурализовавшихся образцов были, в основном, районы Центрального и Западного Кавказа.

В отличие от спектра ведущих семейств преднамеренно интродуцированных видов (Asteraceae – Fabaceae – Poaceae), в таксономическом спектре натурализовавшихся видов семейство Asteraceae понижает статус до 2 места и делит его с Asparagaceae, а ведущую роль играют Apiaceae и Caprifoliaceae. Наиболее агрессивные таксоны относятся к семейству Apiaceae и Boraginaceae.

Репродуктивный барьер преодолело 66% видов. Самовозобновляются на экспозиции 41% видов: только вегетативным способом возобновляются 6% видов, только семенным – 16% видов, а наибольшая доля приходится на виды, способные самовозобновляться как самосевом, так и вегетативно (19%).

По ценотической приуроченности количество самовозобновляющихся видов снижается в ряду: виды субальпийского разнотравья (61%) → лесные (55%) → луговые → луго-степные → скальные виды лесного пояса → субальпийские луга → прибрежно-водные → степные → альпийские луга → высокогорные скалы и осыпи → растения засушливых мест → субтропические леса → субальпийские леса. Количество натурализовавшихся видов также наиболее высоко среди представителей субальпийского высокоотравья (32%) и лесов Кавказа (12%).

Древесные растения менее склонны к натурализации: инвазионными стало всего 0.8% от преднамеренно интродуцированных древесных растений, тогда как у травянистых этот показатель почти в пять раз выше – 3.7%.

Самовозобновление отмечено у видов всех жизненных форм, однако ни один вид не стал инвазионным среди однолетников, вечнозелёных листовых кустарников, корнеклубневых и клубнелуковичных растений. Однолетние виды представлены в основном ксерофильными сорняками, которые в условиях г. Москвы переходят к двухлетнему циклу развития. Высокодекоративные виды, которые преобладали среди корнеклубневых, клубнелуковичных и луковичных растений не имеют возможности спонтанно расселяться из-за высокой антропогенной нагрузки.

Наибольшее количество как устойчивых (81%), так и натурализовавшихся растений (6.2%) отмечено среди широкоареальных видов, однако гипотеза о большей способности к колонизации широкоареальных видов подтверждается только частично, так как единственный высокоинвазионный вид является эндемичным, а в группе инвазионных видов со статусом 2 эндемики, широкоареальные и узкоареальные виды присутствуют в равных долях. Распространённое мнение о трудности интродукции эндемичных растений подтверждение не получило.

Нередко инвазивность образцов одного вида разного эколого-географического происхождения существенно различается. Эти данные поддерживают гипотезу о том, что инвазионный потенциал является характеристикой определённого генотипа, а не вида.

Для снижения потерь времени и труда на борьбу с расселением агрессивных видов вслед за *Heracleum sosnowskyi* намечено сокращение площадей с последующим постоянным строгим контролем таких видов, как: *Aristolochia clematitis*, *Cephalaria gigantea*, *Chaerophyllum aureum*, *Cicerbita macrophylla*, *Dipsacus pilosus*, *Petasites albus*, *Symphytum asperum* и *Telekia speciosa*. Данные виды нельзя рекомендовать для использования в озеленении частных и общественных территорий.

Вывод:

Наибольшую вероятность трансформации из преднамеренно интродуцированных растений в инвазионные имеют виды:

– диаспоры которых получены из других интродукционных учреждений, а не из естественного ареала;

– представители субальпийского высокоотравья и лесного пояса гор Центрального и Западного Кавказа;

– представители семейств *Apiaceae*, *Carnifoliaceae*, *Asteraceae*, *Asparagaceae*;

– короткокорневищные многолетние травянистые растения, способные самовозобновляться как семенным, так и вегетативным способом.

Культивируемые растения, обладающие всем этим комплексом признаков, требуют повышенных мер контроля их расселения.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№ 122042600141-3).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

## Литература

- Богачёв И.Г., Творогов С.П., Каменева Л.А. Климатические предпосылки к натурализации *Magnolia sieboldii* S.L. в России // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 1. С. 31–40. doi: 10.35885/1996-1499-15-1-31-40
- Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. Итоги сохранения биоресурсов ex situ / Н.В. Трулевич, З.Р. Алфёрова, Ю.К. Виноградова, Н.И. Гутовская, В.М. Двораковская, Н.В. Костылёва, А.Г. Куклина, И.В. Павлова, В.Г. Шатко, А.Н. Швецов. М.: ГЕОС, 2007. 226 с.
- Виноградова Ю.К. Очередные задачи инвазионной биологии // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV междунар. науч. конференции. Ижевск, 04–07 декабря 2012 г. М.; Ижевск.: Институт компьютерных исследований, 2012. С. 56–59.
- Виноградова Ю.К. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах СНГ. М.: ГБС РАН, 2015. 68 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Бочкин В.Д. Влияние чужеродных видов растений на динамику флоры территории Главного ботанического сада РАН // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 22–41.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Яценко И.О. Спонтанная флора территории Главного ботанического сада как отражение динамики внедрения чужеродных видов растений в естественные экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 385 с.
- Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В., Бринзда Ян, Майоров С.Р., Островский Р. К биологии цветения чужеродных видов. 2. *Robinia pseudoacacia*, *R. × ambigua*, *R. neotexicana* // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 4. С. 10–26.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 1. С. 55–70.
- Куклина А.Г., Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В. К биологии цветения чужеродных видов. 3. *Caragana arborescens* Lam. и *C. laeta* Kom. // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 3. С. 22–39.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербак А.В. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 576 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы / Под ред. проф. А.С. Демидова. М.: Фитон XXI, 2013. 160 с.
- Меницкий Ю.Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513–1521.
- Петрова С.Е. Особенности ранних этапов развития *Chaerophyllum aureum* L. – чужеродного вида зонтичных (Umbelliferae) европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 81–94.
- Растения природной флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук / А.Н. Швецов., Н.В. Трулевич, В.М. Двораковская, Т.Ю. Коновалова, Т.С. Науменкова, Р.З. Саодатова, В.Г. Шатко, М.А. Галкина, Е.С. Казанцева, Л.А. Крамаренко, И.В. Павлова, Н.А. Шевырева, А.К. Мамонтов. М.: ГЕОС. 2013. 657 с.
- Файвуш Г.М., Таманян К.Г. Инвазивные и экспансивные виды растений Армении. Ереван: Институт ботаники НАН РА, 2014. 272 с.
- Харкевич С.С. Натурализация растений природной флоры Кавказа в Киеве // Бюлл. Гл. бот. сада. 1966. Вып. 61. С. 3–8.
- Хорун Л.В. О возможностях определения степени отсроченности инвазионной опасности заносных видов растений // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 3. С. 89–104.
- Швецов А.Н. *Chaerophyllum aureum* L. (Apiaceae) в Москве и Подмоскowie // Бюлл. Гл. бот. сада. 2020. Вып. 1. (206). С. 77–83. doi: 10.25791/BBGRAN.01.2020.1041
- Яценко И.О., Виноградова Ю.К. Инвазионная активность древесных растений в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 4. С. 117–131.
- Burt J.W., Muir A.A., Piovia-Scott J., Veblen K.E., Chang A.L., Grossman J.D., Weiskel H.W. Preventing horticultural introductions of invasive plants: potential efficacy of voluntary initiatives // Biol. Invasions. 2007. Vol. 9. P. 909–923. doi: 10.1007/s10530-007-9090-4.
- Havens K., Vitt P., Maunder M., Guerrant E.O., Dixon K. Ex Situ Plant Conservation and Beyond. BioScience. 2006. Vol. 56, Is. 6. P. 525–531. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[525:ESPCAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[525:ESPCAB]2.0.CO;2)
- Kühn I., Brandenburg M., Klotz S. Why do alien plant species that reproduce in natural habitats occur more frequently? // Divers. Distrib. 2004. Vol. 10. P. 417–425. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00110.x.
- Mehraj G., Khuroo A.A., Qureshi S., Muzafar I., Friedman C.R., Rashid I. Patterns of alien plant diversity in the urban landscapes of global biodiversity hotspots: a case study from the Himalayas // Biodivers Conserv. 2018. Vol. 27. P. 1055–1072. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1478-6>.
- Miller C., Kettunen M., Shine C. Scope options for EU action on invasive alien species (IAS) Final report for the European Commission., Brussels (Belgium): Institute for European Environmental Policy (IEEP), 2006. 109 p.

- Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Washington: CABI, Wallingford, 2007. 352 p.
- Pyšek P., Lambdon P.W., Arianoutsou M., Kuhn I., Pino J., Winter M. Alien Vascular Plants of Europe // In: DAISIE, Handbook of Alien Species in Europe. Dordrecht: Springer, 2009. P. 43–61.
- Pyšek P., Pergl J., Dawson W., Essl F., Kreft H., Weigelt P., Winter M., van Kleunen M. European Plant Invasions // In: Clements D.R., Upadhyaya M.K., Joshi S., Shrestha A. Global Plant Invasions, Switzerland: Springer, Cham, 2022. P. 151–165. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-89684-3\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-89684-3_7).
- Roberts W., Harrod O., Mitterdorfer B., Pheloung P. Regulating invasive plants and use of Weed Risk Assessments // Current Opinion in Environmental Sustainability. 2011. Vol. 3. P. 60–65. doi: 10.1016/j.cosust.2010.11.007.
- Sharing information and policy on the potentially invasive plants in Botanic Gardens (Electronic resource) // (<http://www.botanicgardens.eu/aliens.htm>). Проверено 15.02.2022.
- Smith I.M.B. Colonist ability, altitudinal range and origins of the flora of Mt Field, Tasmania // J. Biogeogr. 1981. Vol. 8. No. 3. P. 249–261. doi: 10.2307/2844679.
- The World Checklist of Vascular Plants (Electronic resource) // (<https://wcvp.science.kew.org/>). Проверено 15.02.2022.
- van Kleunen M., Essl F., Pergl J., Brundu G., Carboni M., Dullinger S., Early R., González-Moreno P., Groom Q., Hulme P., Kueffer C., Kühn I., Máguas C., Maurel N., Nóvoa A., Parepa M., Pyšek P., Seebens H., Tanner R., Touza J., Verbrugge L., Weber E., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Klöner G., Talluto M.V., Dehnen-Schmutz K. The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions // Biol. Rev. 2018. Vol. 93, P. 1421–1437. doi: 10.1111/brv.12402.

## INVASIVE POTENTIAL OF CAUCASUS PLANTS IN THE TSITSIN BOTANICAL GARDEN OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

© 2022 Sokolova V.V.<sup>a, \*</sup>, Khomutovskiy M.I.<sup>b, \*\*</sup>, Vinogradova Yu.K.<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russia

<sup>b</sup> Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119092, Russia

e-mail: \*soka22@mail.ru, \*\*maks-bsb@yandex.ru

The results of alien plant's naturalization in the Caucasus flora exposition of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (Moscow) are presented. In order to identify the characters contributing to the potential success of invasion, the naturalized and nonnaturalized species were compared. Out of the 1246 taxa have been intentionally introduced for 76 years, 57 species (4.5%) showed the ability to naturalize, while 12 species (less than 1%) actually "escaped" from the culture. The dispersal of resistant unpretentious plants was facilitated by the weakening of collection care in the 1990s. After the revision carried out in 2020, another 17 species have successfully naturalized. Apiaceae and Boraginaceae showed the highest degree of naturalization. Self-reproduction was observed in 440 species, and the greatest number of naturalized taxa (19%) belonged to plants that were reproduced both by vegetative propagation and by self-seeding, while among those propagated only by self-seeding, 16% of species were naturalized and among those propagated vegetatively, only 6%. Plants of subalpine tall grasses and forest communities of the Caucasus were the most adapted to the conditions of Moscow. None of the species confined to semi-deserts, arid sparse forests, upland xerophytic communities, steppes, alpine meadows, high-altitude rocks and screes and subtropical forests of Colchis and Talysh became invasive. Short-rooted and long-rooted perennial herbaceous plants prevailed among the naturalized plants. The widespread opinion about the difficulty of introducing endemic plants was not confirmed. In terms of the proportion of naturalized species, they were insignificantly inferior to wide range species, and superior to them in terms of the number of highly invasive and invasive species. The complex of characters that can predict a high probability of transformation of intentionally introduced plant species into invasive ones has been revealed. The results of the analysis of invasiveness of Caucasian species will be used to prevent the introduction of aggressive alien plants and to develop a scientifically based approach to plant exhibiting.

**Key words:** alien plants, naturalization, Caucasian flora, Main Botanical Garden, Moscow.