

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 581.9+581.527.7+632.51

doi: 10.26907/2542-064X.2021.1.115-136

ЗАКОНОМЕРНОСТИ АДВЕНТИВИЗАЦИИ ПРИДОРОЖНЫХ СООБЩЕСТВ ЮГА РОССИЙСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

В.А. Чадаева, Р.Х. Пшегузов

*Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
г. Нальчик, 360051, Россия*

Аннотация

Придорожные травяные фитоценозы юга Российского Причерноморья характеризуются относительно высоким уровнем адвентивизации при низком уровне инвазивности. Благоприятные условия для адвентивизации сообществ создаются за счет большого числа чужеродных в регионе, способных внедряться в фитоценозы данного типа, и их более высокой конкурентоспособности. Значение имеет также суммарное проективное покрытие содоминантов из числа чужеродных видов, увеличение которого приводит к снижению уровня адвентивизации и инвазивности сообществ. Наибольшая концентрация придорожных фитоценозов с относительно более конкурентоспособными чужеродными видами наблюдается на побережье Черного моря в междуречье рек Мзымта и Шахе в условиях умеренно влажного субтропического климата. При продвижении от побережья в горы локализация таких сообществ отмечена по пологим речным долинам (индекс неровности местности с вероятностью нахождения сообществ более 50%).

Ключевые слова: конкурентоспособность чужеродных видов растений, инвазивность придорожных фитоценозов, Российское Причерноморье, MaxEnt, пространственное моделирование

Введение

Способность растительных сообществ противостоять биологическим инвазиям имеет в настоящее время особое значение с исследовательской и административной точек зрения в связи с необходимостью эффективно противодействовать биогенным угрозам, с которыми они сталкиваются ([1–4] и др.). Наряду с антропогенными нарушениями экосистем и современными климатическими изменениями внедрению чужеродных видов на конкретные территории в значительной мере способствует наличие дорожно-тропиночной сети, по мере удаления от которой видовое богатство адвентивных растений в сообществах, как правило, снижается ([5–8] и др.). Среди причин относительно высокой инвазивности придорожных фитоценозов можно выделить следующие: снижение конкуренции со стороны аборигенных видов; увеличение доступности питательных веществ (обогащение ресурсами или их высвобождение) и изменение гидрологии почв на нарушенных участках обочин дорог; перенос семян транспортом, на подошвах обуви, домашними животными [5, 6, 9–14]. Кроме того, на распространение чужеродных видов растений в придорожных сообществах, как

и в любых других, большое влияние могут оказывать природно-климатические условия района исследований (температурный и водный режимы, рельеф местности и т. п.). Все это говорит о том, что вопрос о восприимчивости придорожных растительных сообществ к инвазиям носит сложный характер, а его решение требует комплексного подхода с привлечением методов изучения биотических и абиотических факторов, определяющих способность сообществ противостоять внедрению и распространению адвентивных видов.

Район исследований (юг Российского Причерноморья от г. Туапсе до г. Адлер) является удобной модельной площадкой для изучения закономерностей инвазионных процессов в придорожных фитоценозах. Разнообразие почв, рельефа, благоприятные климатические условия, постоянное увеличение видового богатства интродуцированных растений, высокая степень хозяйственной освоенности ландшафтов способствуют активной натурализации и распространению в регионе чужеродных видов [15–17], общее число которых, по некоторым данным [16], превышает 2000, причем от 170 [17] до 182 [16] видов способны внедряться в различной степени нарушенные экосистемы. Кроме того, имеются сведения [18] о том, что на юге Российского Причерноморья самостоятельно распространяются более 160 древесных адвентивных видов. При этом развитая дорожно-тропиночная сеть, связывающая многочисленные населенные пункты побережья, пронизывающая прибрежные и горные лесные, луговые экосистемы, создает «коридоры инвазий», по которым происходит расселение чужеродных видов растений как в пределах прибрежной полосы, так и вглубь горных территорий.

Цель настоящей работы – выявить факторы, влияющие на распространение чужеродных видов растений в придорожных фитоценозах юга Российского Причерноморья. В задачи исследования входила оценка относительной конкурентоспособности адвентивных видов в придорожных сообществах, установление биотических факторов, определяющих степень локальной насыщенности чужеродными видами и уровень инвазibility фитоценозов, а также анализ абиотических факторов, характеризующих пространственное расположение сообществ с большей конкурентоспособностью адвентивных видов растений относительно аборигенных.

1. Материалы и методы

Полевые исследования проводили ежегодно (в мае, июле и октябре) с 2018 по 2020 г. на юге российской части Черноморского побережья Кавказа, представляющей собой почти 400-километровую полосу от Таманского полуострова на северо-западе до границы с Республикой Абхазия по р. Псоу на юго-востоке. Это неоднородная по природно-климатическим условиям территория с перепадом высот более 3000 м, характеризующаяся наличием участков как с умеренным, так и с влажным субтропическим климатом [19]. Район исследований охватил юг Российского Причерноморья от г. Туапсе до г. Адлер, включая Туапсинский район Краснодарского края, Лазоревский, Хостинский, Адлерский районы муниципального образования, город-курорт Сочи (рис. 1). Это самая северная в мире и единственная в Российской Федерации область влажных субтропиков.

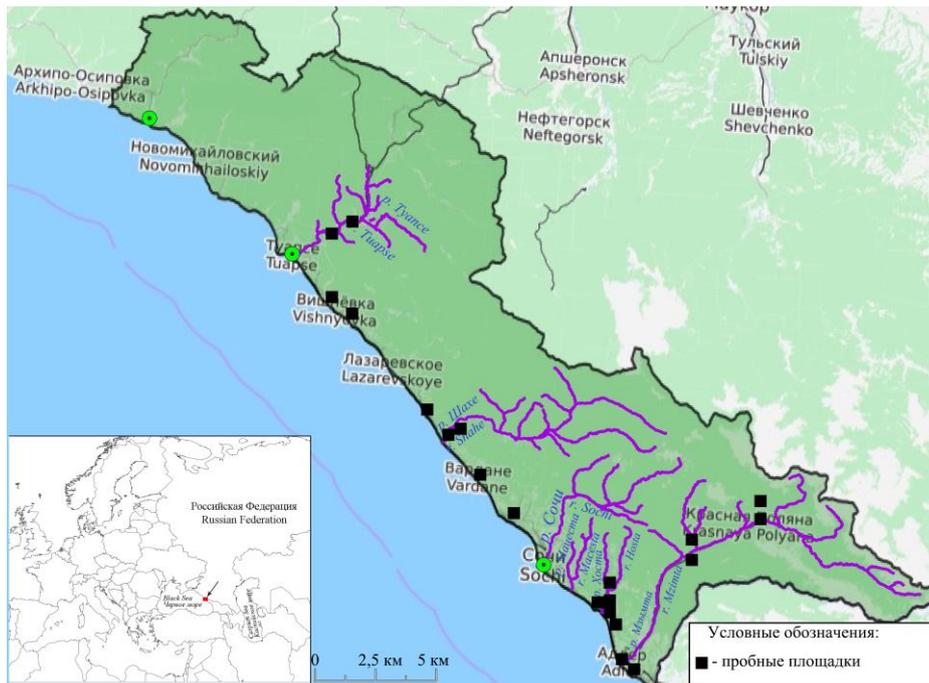


Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследований

Большую климатообразующую роль здесь играют горные барьеры Большого Кавказа, защищающие от поступления холодных воздушных масс с севера, а также незамерзающее Черное море. Соответственно, для данного района характерны присущие влажной субтропической зоне обилие тепла (среднегодовая температура воздуха $+13\text{ }^{\circ}\text{C} \dots +14.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, средняя многолетняя температура января $+5\text{ }^{\circ}\text{C} \dots +6.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, июля и августа – $+22\text{ }^{\circ}\text{C} \dots +24\text{ }^{\circ}\text{C}$, длительность безморозного периода 8–10 месяцев) и высокая влажность воздуха (70–98%) при среднегодовом количестве осадков в пределах 1350–1550 мм [19, 20].

Объектом исследования послужили 30 придорожных растительных сообществ в ниже- и среднегорной зонах: луговые фитоценозы, опушки и вырубki на обочинах дорог, рудеральные сообщества по откосам железнодорожных путей и на придорожных пустырях. Данные фитоценозы были отобраны на основе следующих основных критериев: по наличию в составе чужеродных видов растений, расположению в непосредственной близости (не более 1–2 м) от полотна автомобильных или железных дорог, отсутствию развитого древесного яруса (рассматривали участки с преимущественно травянистой и кустарниковой растительностью), величине площади с достаточно однородным растительным покровом (не менее 100 м^2).

При описании каждого фитоценоза в границах пробной площадки (ПП) размером 100 м^2 регулярным способом закладывали 30 микроплощадок (МП) размером 0.5 м^2 . На ПП и МП отмечали виды травянистых растений, кустарников и лиан, оценивали их проективное покрытие. На основе этих данных, в соответствии с выбранной методикой изучения факторов адвентивизации растительных сообществ [21–24], были определены значения следующих показателей:

общее число видов (N) и число чужеродных видов (Na) на ПП, среднее число всех видов (S) и только чужеродных видов (Sa) на МП, общее проективное покрытие всех растений (Cov , %), адвентивных видов (Cov_a , %) и суммарное проективное покрытие содоминантов сообществ (Cov_d , %), встречаемость чужеродных видов на площадках 0.5 м^2 (отношение числа МП, на которых обнаружен вид, к общему числу площадок, %). Вычисляли также балл постоянства (константности) адвентивных видов как отношение числа сообществ, в которых обнаружен вид, к их общему числу: V – вид встречается на более 80% ПП, IV – на 60–80% ПП, III – 40–60%, II – 20–40%, I – до 20% ПП.

Относительную конкурентоспособность чужеродных видов в сообществе оценивали по показателю Sa/ESa , где ожидаемое среднее число адвентивных видов на микроплощадках $ESa = Na(S/N)$. В случае, если чужеродные виды равноценны аборигенным по их способностям к расселению и выживанию (основное допущение модели), соотношение Sa/ESa больше единицы свидетельствует о более высокой конкурентоспособности адвентивных видов по отношению к аборигенным, меньше единицы – наоборот [21, 24].

Потенциал инвазивности изученных фитоценозов (отражает вероятность внедрения в них новых чужеродных видов) оценивали по относительному уровню видовой полночленности сообществ, выражаемому через соотношение S/N [21, 22, 24]. В основе данной методики лежит предположение, что рост относительного уровня полночленности фитоценозов, как правило, идет в направлении достижения максимального видового разнообразия при минимально возможной встречаемости (численности особей) отдельных видов. Соответственно, чем выше значения S по отношению к N , тем выше средняя встречаемость видов в сообществах с определенным видовым богатством, а также тем ниже полночленность сообществ и выше вероятность внедрения в них новых видов, в том числе чужеродных, без вытеснения старых [21, 22, 24].

Для моделирования пространственного распределения в границах района исследований придорожных растительных сообществ с большей конкурентоспособностью адвентивных видов относительно аборигенных использовали метод максимальной энтропии MaxEnt (MaxEnt software, v 3.4.1) [25–27]. Метод MaxEnt позволяет по распределениям значений свойств среды выделить участки территории, аналогичные тем, на которых сформированы исследуемые сообщества, в том числе участки с наибольшей вероятностью обнаружения фитоценозов. Для оценки основных факторов, обуславливающих распространение сообществ с высокой конкурентоспособностью адвентивных видов растений, использовали расширенный набор биоклиматических и топографических характеристик ENVIREM (ENVIronmental Rasters for Ecological Modeling) [28]. В целом данный набор дополняет уже широко используемую базу данных WorldClim и в значительной степени является производным из нее [29], при этом содержит новую информацию, не вошедшую в WorldClim. В частности, переменные ENVIREM включают концептуально новые климатические переменные, которые могут более точно отражать конкретные экологические и физиологические процессы, а также топографические переменные, отличные от высоты и уклона и представляющие в ряде случаев неклиматические аспекты ниши вида в местном или региональном масштабе [28].

Табл. 1

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) для попарного сравнения переменных ENVIREM после удаления высоко коррелированных параметров

Переменные	Annual PET	Thornthwaite Aridity Index	Climate Moisture Index	PET Seasonality	Topographic Wetness Index	Terrain Ruggedness Index
Annual PET	1.00	0.40	0.12	0.63	0.64	-0.62
Thornthwaite Aridity Index	–	1.00	-0.62	0.66	0.61	-0.59
Climate Moisture Index	–	–	1.00	-0.64	-0.17	0.18
PET Seasonality	–	–	–	1.00	0.51	-0.53
Topographic Wetness Index	–	–	–	–	1.00	-0.80
Terrain Ruggedness Index	–	–	–	–	–	1.00

Примечание: Annual PET – годовая потенциальная эвапотранспирация, мм/год; Thornthwaite Aridity Index (индекс засушливости Торнтвейта) – показатель степени дефицита воды ниже потребности в воде; Climate Moisture Index – показатель относительной влажности климата; PET Seasonality – ежемесячная изменчивость потенциальной эвапотранспирации; Topographic Wetness Index – топографический индекс влажности; Terrain Ruggedness Index – индекс неровности местности.

Все использованные в работе переменные приведены к разрешению 30 м/пикс программным методом бикубической интерполяции сплайнами (более точный, чем методы ближайшего соседа или билинейной интерполяции, но и более требовательный к вычислительным ресурсам [30]).

Для получения адекватной модели проводили расчет в шести повторностях, используя 1000 итераций по каждому пикселю всей анализируемой области и автоматический режим выбора типа функции. Распределение тренировочной и тестовой выборки при таком количестве повторностей составляет 80% : 20% соответственно. Автоматически выбрано сочетание функций – шарнирный, линейный, квадратичный (hinge, linear, quadratic). Визуализация вероятности нахождения фитоценоза с заданными параметрами на конкретной территории в пределах района исследований осуществлялась по ранжированным значениям в градации цветов от белого (вероятность «0») до красного (вероятность «1») путем преобразования выходного файла программы MaxEnt в NetCDF файл с последующей визуализацией в программе PanoplyWin (v 5.9) [31].

Для адекватного выявления вклада переменных и предотвращения переобучения модели с помощью программы ENMTools (v 1.0.4) [32] рассчитан коэффициент корреляции Пирсона для каждого попарного сравнения растровых файлов. В результате высоко коррелированные переменные ($r \geq |0.85|$) были исключены из анализа. После проведения данной процедуры для моделирования использованы только шесть факторов (табл. 1).

При обработке первичных данных применяли корреляционный и множественный регрессионный анализы в пакете программ Statistica 10. Уровень статистической значимости – стандартный для биологических исследований ($p < 0.05$). Номенклатура видов дана в соответствии с международной таксономической базой The Plant List [33].

2. Результаты

При изучении видового состава чужеродных растений 30 придорожных фитоценозов юга Российского Причерноморья выявлено 47 видов травянистых растений, кустарников и лиан, из которых наиболее распространенными являются *Erigeron annuus* (L.) Pers. (балл постоянства V), *Acalypha australis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Bidens frondosa* L. и *Conyza canadensis* (L.) Cronquist (балл постоянства IV) (табл. 1). Такие виды, как *Amaranthus retroflexus* L., *Paspalum dilatatum* Poir., *Sorghum halepense* (L.) Pers. и *Symphytichum graminifolium* (Spreng.) G.L. Nesom отмечены на 40–60% ПП (балл постоянства III). Вышеуказанные виды в основном занимают подчиненное положение в фитоценозах, однако в отдельных случаях их проективное покрытие может достигать 15–20% (*E. annuus*, *A. artemisiifolia*, *S. halepense*) и 15–35% (*B. frondosa*, *P. dilatatum*).

Среди видов с невысокой встречаемостью (балл постоянства II) значимую роль в сложении фитоценозов играют *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. (ПП 4, 15, 17, 18, 24), *Eleusine indica* (L.) Gaertn. (ПП 6, 9, 14, 21), *Helianthus tuberosus* L. (ПП 3, 13, 23, 25), *Microstegium japonicum* (Miq.) Koidz. (ПП 3, 8, 16, 19) и *Solidago canadensis* L. (ПП 12, 13, 23) (табл. 2).

Наиболее редко (балл постоянства I) в состав доминантов и содоминантов придорожных сообществ входят *Commelina communis* L. (ПП 2, 7), *Phytolacca americana* L. (ПП 5, 29), *Pseudosasa japonica* (Steud.) Makino (ПП 3), *Bidens bipinnata* L. (ПП 6, 23), *Cyperus eragrostis* Lam. (ПП 7, 14), *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi (ПП 10), *Duchesnea indica* (Jacks.) Focke (ПП 16), *Xanthium albinum* (Widder) Scholz & Sukopp (ПП 20, 27), *Wisteria sinensis* (Sims) Sweet (ПП 1) и *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. (ПП 28).

В целом изученные фитоценозы характеризуются высокой сомкнутостью живого напочвенного покрова. Средний показатель общего проективного покрытия Cov составляет 97%, при этом его на 88% формируют чужеродные виды (средний по всем ПП показатель Cov_d). Из 58% проективного покрытия, в среднем приходящихся на долю содоминантов сообществ (средний по всем ПП показатель Cov_d), 55% образуют чужеродные виды, что также свидетельствует об их значимом вкладе в составе фитоценозов.

Так, например, лианы *W. sinensis*, *P. lobate* и *P. quinquefolia*, распространяющиеся в сообществах с кустарниковой растительностью, а также травянистые виды *Ph. americana*, *H. tuberosus* и *X. albinum* могут выступать в качестве эдификаторов, определяющих состав и структуру придорожных фитоценозов. Внедрение данных видов на ПП 1, 5, 10, 25, 27, 28 привело к формированию сомкнутости живого напочвенного покрова ($Cov = 100\%$), в видовом составе которого основную роль играет чужеродный вид-доминант ($Cov_d = 90–100\%$). При низком видовом богатстве таких сообществ (7–12 видов на ПП) число видов S на микроплощадках составляет в среднем всего 1.87 (1.29–2.13), из них количество чужеродных видов $S_a = 1.61$ (1.02–2.43), что равняется около 86% (табл. 3).

В целом среднее число видов на ПП в составе изученных сообществ – 22 (7–42), из них 11 (3–21) – чужеродные. Число видов S на микроплощадках составляет 6.1 (1.29–17.47), число чужеродных видов $S_a = 3.94$ (1.02–13.76). Таким образом, виды-вселенцы формируют около 50% видового фонда изученных сообществ. В локальном видовом богатстве их доля достигает в среднем 65%.

Табл. 2

Фитоценотическая характеристика исследованных придорожных сообществ

№ ПП	Cov, %	Cov _a , %	Cov _d , %	Доминанты и содоминанты растительного покрова
1	100	100	100	<i>Wisteria sinensis</i>
2	100	60	60	<i>Commelina communis</i> , <i>Vinca minor</i>
3	100	88	50	<i>Microstegium japonicum</i> , <i>Helianthus tuberosus</i> , <i>Pseudosasa japonica</i>
4	100	91	40	<i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Commelina communis</i>
5	100	96	95	<i>Phytolacca americana</i>
6	100	93	35	<i>Eleusine indica</i> , <i>Bidens bipinnata</i>
7	100	91	70	<i>Commelina communis</i> , <i>Cyperus eragrostis</i> , <i>Paspalum dilatatum</i>
8	100	90	65	<i>Bidens frondosa</i> , <i>Microstegium japonicum</i>
9	95	87	40	<i>Eleusine indica</i> , <i>Paspalum dilatatum</i>
10	100	100	100	<i>Pueraria lobata</i>
11	85	78	30	<i>Bidens frondosa</i> , <i>Paspalum dilatatum</i>
12	100	93	35	<i>Solidago canadensis</i> , <i>Paspalum dilatatum</i>
13	100	93	55	<i>Helianthus tuberosus</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Sorghum halepense</i>
14	100	87	50	<i>Eleusine indica</i> , <i>Cyperus eragrostis</i> , <i>Paspalum dilatatum</i>
15	95	85	60	<i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Bidens frondosa</i>
16	100	70	60	<i>Oplismenus undulatifolius</i> , <i>Microstegium japonicum</i> , <i>Duchesnea indica</i>
17	95	83	55	<i>Bidens frondosa</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Paspalum dilatatum</i>
18	85	77	15	<i>Digitaria sanguinalis</i>
19	80	60	35	<i>Oplismenus undulatifolius</i> , <i>Microstegium japonicum</i>
20	100	95	50	<i>Paspalum dilatatum</i> , <i>Xanthium albinum</i>
21	95	86	45	<i>Paspalum dilatatum</i> , <i>Eleusine indica</i>
22	98	86	55	<i>Paspalum dilatatum</i> , <i>Sorghum halepense</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i>
23	100	100	80	<i>Solidago canadensis</i> , <i>Helianthus tuberosus</i> , <i>Bidens bipinnata</i>
24	100	83	20	<i>Digitaria sanguinalis</i>
25	100	100	98	<i>Helianthus tuberosus</i>
26	100	100	55	<i>Paspalum dilatatum</i> , <i>Sorghum halepense</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i>
27	100	100	90	<i>Xanthium albinum</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i>
28	100	100	95	<i>Parthenocissus quinquefolia</i>
29	80	68	60	<i>Erigeron annuus</i> , <i>Phytolacca americana</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i>
30	100	96	50	<i>Sorghum halepense</i> , <i>Bidens frondosa</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i>

Примечание: № ПП – номер пробной площадки; Cov, Cov_a, Cov_d, % – проективное покрытие растений всех видов, только чужеродных видов и содоминантов на ПП. ПП 1–8, 10, 11, 19 – окр. пос. Хоста, ПП 9 – окр. пос. Кудепста, ПП 12 – пос. Хлебороб, ПП 13, 14 – г. Adler, ПП 15–17 – окр. сел. Чвижепсе, ПП 18 – окр. пос. Кепша, ПП 20 – пос. Дагомыс, ПП 21, 22 – пос. Головинка, ПП 23 – пос. Чемитоквадже, ПП 24 – пос. Лоо, ПП 25 – сел. Кирпичное, ПП 26 – пос. Совет-Квадже, ПП 27 – пос. Макопсе, ПП 28 – х. Греческий, ПП 29, 30 – окр. пос. Красная поляна.

Табл. 3

Видовое богатство и насыщенность чужеродными видами исследованных придорожных фитоценозов юга Российского Причерноморья

№ ПП	N	Na	S	Sa	ESa	Sa/ESa	S/N
1	12	6	1.62	1.38	0.81	1.70	0.14
2	18	11	4.21	2.87	2.57	1.12	0.23
3	25	13	7.92	4.68	4.12	1.14	0.32
4	26	20	12.08	10.35	9.29	1.11	0.46
5	11	7	2.13	2.07	1.33	1.56	0.19
6	32	21	17.47	13.76	11.46	1.20	0.55
7	18	8	5.26	3.24	2.34	1.39	0.29
8	10	7	2.74	2.53	1.92	1.32	0.27
9	29	15	7.46	4.82	3.86	1.25	0.26
10	10	5	1.29	1.02	0.65	1.58	0.13
11	42	16	8.17	4.35	3.11	1.40	0.19
12	37	12	6.64	4.71	2.15	2.19	0.18
13	19	11	6.03	4.46	3.49	1.28	0.32
14	37	13	8.45	4.52	2.97	1.52	0.23
15	35	11	6.73	3.65	2.12	1.73	0.19
16	19	9	5.12	2.24	2.43	0.92	0.27
17	20	11	6.30	3.70	3.47	1.07	0.32
18	25	11	9.08	4.12	4.00	1.03	0.36
19	20	12	7.13	3.27	4.28	0.76	0.36
20	34	11	6.42	4.50	2.08	2.17	0.19
21	28	15	7.45	4.91	3.99	1.23	0.27
22	29	8	6.27	2.48	1.73	1.43	0.22
23	19	12	4.24	3.47	2.68	1.30	0.22
24	28	13	7.93	4.60	3.68	1.25	0.28
25	12	5	2.06	1.53	0.86	1.78	0.17
26	25	11	7.22	4.73	3.18	1.49	0.29
27	7	3	2.51	2.43	1.51	1.61	0.34
28	7	4	1.63	1.21	0.93	1.30	0.23
29	18	5	4.86	1.62	1.35	1.20	0.27
30	20	11	6.52	4.92	3.59	1.37	0.33

Примечание: N и Na – общее число всех видов и только чужеродных видов на площадках 100 м²; S – среднее число всех видов на площадках 0.5 м², Sa и ESa – среднее фактическое и ожидаемое число чужеродных видов на площадках 0.5 м².

В 28 фитоценозах из 30 среднее фактическое число чужеродных видов превышает ожидаемое $Sa > ESa$, а значение отношений Sa/ESa выше единицы, что свидетельствует в пользу предположения о большей локальной конкурентоспособности чужеродных видов растений по сравнению с аборигенными. Исключение составляют фитоценозы на ПП 16 и 19, приуроченные к нарушенным в ходе проведения дорожно-ремонтных работ участкам по обочинам лесных дорог: в обоих этих случаях содоминантом растительного покрова является предположительно аборигенный для Западного Кавказа вид *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P., способный к быстрому захвату свободных территорий за счет интенсивного вегетативного размножения.

Табл. 4

Факторы, влияющие на показатели уровня адвентивизации (Sa) и инвазibility (S/N) придорожных фитоценозов

Зависимые переменные	Независимая переменная	r	R	Beta	R^2
Sa	Cov_d	-0.58	0.94	0.23	0.89
	Na	0.87		0.80	
	S/N	0.76		0.44	
S/N	Cov_d	-0.49	0.97	-0.20	0.95
	Na	0.55		-0.98	
	Sa	0.76		1.38	
	Sa/ESa	-0.57		-0.53	

Примечание: r – парный коэффициент корреляции (Пирсона); R – коэффициент множественной корреляции; R^2 – коэффициент детерминации (показывает долю (%) дисперсии зависимой переменной, которая объясняется вариацией независимой переменной), Beta – стандартизированный коэффициент регрессии (отражает силу зависимости между зависимой и независимой переменными); все указанные в таблице значения коэффициентов r и Beta достоверны при уровне значимости $p < 0.05$.

Значение отношений локального видового богатства сообществ к числу видов в их видовом фонде S/N (теоретически варьирует в границах от 0 до 1) в основном не превышает 0.36 при среднем показателе 0.25, что говорит о достаточно высоком относительном уровне видовой полнотности (низком уровне инвазibility) исследованных фитоценозов. Исключение – наименее полнотные растительные сообщества на ПП 4 и 6 (S/N – 0.46 и 0.55) с относительно высоким локальным видовым богатством.

Анализ взаимосвязи исследованных параметров показал наличие достоверной близкой к линейной положительной зависимости между средним числом чужеродных видов на микроплощадках Sa , характеризующим степень локальной насыщенности сообществ чужеродными видами [21, 22, 24], и их числом в видовых фондах Na , а также показателем инвазibility фитоценозов S/N (табл. 4). Отрицательная близкая к линейной взаимосвязь отмечена между Sa и суммарным проективным покрытием содоминантов растительного покрова Cov_d . При совокупном воздействии факторы Cov_d , Na и S/N могут объяснить около 90% варьирования значений показателя Sa .

Таким образом, максимальный уровень адвентивизации стоит ожидать в наименее полнотных придорожных сообществах с большим числом чужеродных видов и невысоким проективным покрытием отдельных видов. Последнее, вероятно, объясняется тем, что распространение в сообществах содоминантов растительного покрова со временем приводит к вытеснению менее конкурентоспособных видов, в том числе чужеродных, с микроплощадок, а также из сообществ в целом. Подтверждением является наличие значимой близкой к линейной отрицательной взаимосвязи между показателями Cov_d и S ($r = -0.78$), N ($r = -0.74$), Na ($r = -0.75$).

При этом необходимо учитывать, что в качестве содоминантов растительного покрова изученных придорожных сообществ, как показано выше (табл. 2), чаще всего выступают сами чужеродные виды, обладающие большей локальной конкурентоспособностью, чем аборигенные. Этим во многом обусловлено наличие близкой к параболической зависимости между показателем Sa и проективным

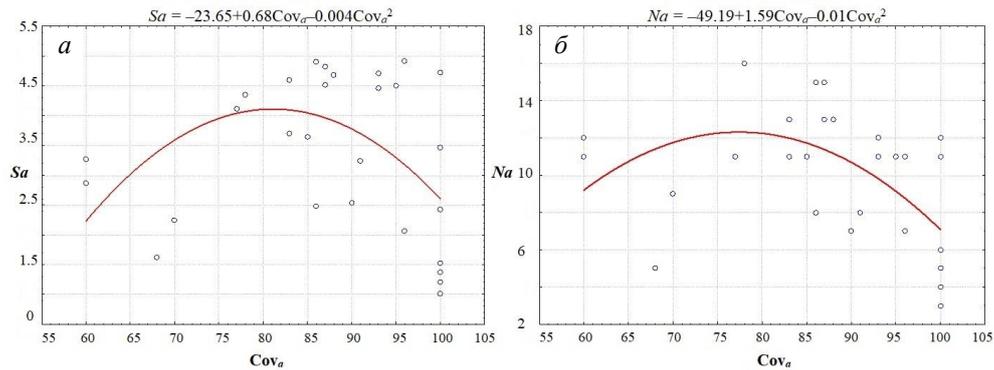


Рис. 2. Соотношение между показателем проективного покрытия чужеродных видов Cov_a , % и числом чужеродных видов на площадках 0.5 м^2 Sa (а), а также их числом на площадках 100 м^2 Na (б)

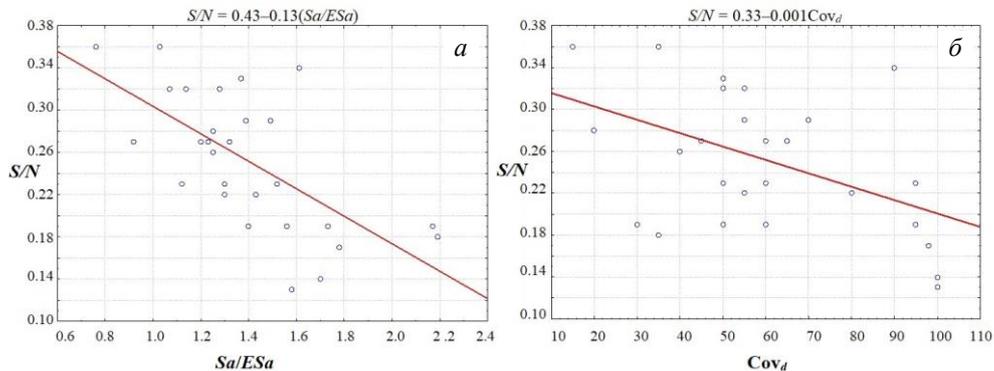


Рис. 3. Соотношение между показателями инвазивности придорожных фитоценозов (S/N) и относительной конкурентоспособности чужеродных растений Sa/ESa (а), а также суммарным проективным покрытием содоминантов растительного покрова Cov_d , % (б)

покрытием чужеродных видов в фитоценозах Cov_a (рис. 2). При распространении чужеродных видов в сообществах происходит увеличение их проективного покрытия и заселение все большего числа микроплощадок (одновременный рост показателей Cov_a и Sa). Однако рост проективного покрытия чужеродных видов более 80%, сопровождающийся выделением из их числа содоминантов растительного покрова и увеличением показателя Cov_d (положительно коррелирует с Cov_a , $r = 0.50$; $p < 0.05$), приводит к снижению параметра Sa за счет вытеснения содоминантами менее конкурентоспособных чужеродных видов с микроплощадок.

Аналогичная зависимость отмечена между показателями Cov_a и Na : одновременное увеличение числа чужеродных видов и их проективного покрытия в сообществах наблюдается до того, как значение показателя Cov_a достигнет около 80%. При дальнейшем увеличении проективного покрытия происходит вытеснение обозначившимися содоминантами менее конкурентоспособных видов из фитоценозов (снижение параметра Na).

Показатель инвазивности сообществ S/N , помимо уровня их адвентивизации Sa , линейно положительно связан с числом чужеродных видов Na , отрица-

тельно – с показателями их относительной конкурентоспособности Sa/ESa и проективного покрытия содоминантов растительного покрова Cov_d (табл. 4, рис. 3).

Совокупный вклад этих четырех факторов в варьирование S/N составляет около 95%. Учитывая, что содоминантами растительного покрова на ПП в большинстве случаев являются чужеродные виды, можно предположить, что чем более выражены их относительная конкурентоспособность (Sa/ESa) и доминирование (Cov_d) в сообществах, тем выше способность самих придорожных фитоценозов противостоять инвазиям новых видов. Этим, вероятно и объясняются достаточно низкие значения S/N для большинства ПП.

Как показано в работах, посвященных изучению факторов адвентивизации травяных сообществ нижнегорной и среднегорной зон Западного Кавказа ([21–24] и др.), характер и сила взаимосвязей между ценотическими параметрами во многом определяются типом сообществ. Из всех исследованных ранее типов фитоценозов (поля, залежи, остепненные луга и поляны, прирусловые отмели рек) наиболее близкие к нашим результаты были получены для залежей и полей однолетних культур. Как и придорожные, данные сообщества подвержены периодическим нарушениям растительного покрова, отличаются высокой насыщенностью чужеродными видами и их более высокой конкурентоспособностью по сравнению с аборигенными растениями [21, 22, 24]. Схожесть закономерностей адвентивизации залежей, полей и придорожных фитоценозов проявляется в наличии положительной связи между насыщенностью чужеродными видами локальных участков (Sa) и размером их фонда в регионе (Na), уровнем инвазibility сообществ (S/N). Отсутствие достоверной зависимости между Sa и Cov ($r = 0.10$; $p > 0.05$) подтверждает сделанные ранее выводы о том, что в некоторых ситуациях нарушенные фитоценозы не всегда наиболее инвазibility [21–24].

В то же время изученные придорожные сообщества отличаются значительно более существенной ролью чужеродных видов в сложении растительного покрова. Так, даже для залежей и полей Западного Кавказа средние значения параметров Na и Sa , а также доля адвентивных видов от их общего числа на ПП и микроплощадках [21] в 2.5–4 раза ниже данных показателей в придорожных ценозах. Кроме того, сами закономерности адвентивизации придорожных сообществ во многом определяются преобладанием чужеродных видов среди содоминантов, что выражается во влиянии фактора Cov_d (который в нашем случае можно рассматривать как суммарное проективное покрытие содоминантов из числа адвентивных видов) на большинство анализируемых параметров. Например, если для большинства травяных сообществ низкие значения показателя инвазibility S/N в значительной степени гарантируют невысокое участие чужеродных видов в сложении растительного покрова [21, 22, 24], то для изученных придорожных сообществ, напротив, минимальные показатели инвазibility характерны в случае выраженного доминирования чужеродных видов.

Как показано выше, одним из основных условий распространения и в дальнейшем доминирования в придорожных фитоценозах чужеродных видов является их более высокая по отношению к аборигенным растениям конкурентоспособность. Поэтому для выявления абиотических факторов, характеризующих такие условия среды, при которых чужеродные виды получают преимущество

Табл. 5

Характеристики модели области распространения придорожных фитоценозов с высокой относительной конкурентоспособностью чужеродных видов на юге Российского Причерноморья

Переменные		Вклад в построение модели, %	Коэффициент пермутации, %
Климатические переменные	Annual PET	71.5	78
	Climate Moisture Index	17.6	3.4
	Thornthwaite Aridity Index	2.7	10.4
Параметр рельефа	Terrain Ruggedness Index	8	8.1
AUC: среднее значение \pm стандартное отклонение		0.931 \pm 0.075	

Примечание: В таблице указаны факторы со значениями процентного вклада в построение модели и коэффициента пермутации выше 1.

в захвате территории с последующим освоением ее ресурсов, было проведено моделирование распространения придорожных сообществ со значениями Sa/ESa выше единицы на юге Российского Причерноморья, для чего использовали координаты 28 из 30 заложенных ПП.

Из 16 вовлеченных в анализ климатических переменных и двух параметров рельефа только четыре показателя в существенной степени характеризуют условия формирования исследуемых сообществ: индивидуальный вклад каждого из них в построение модели и, одновременно, вклад с учетом взаимовлияния факторов (коэффициент пермутации) превышают 1% (табл. 5). На долю этих параметров приходится суммарно 99.8% и 99.9% вклада в построение модели соответственно при индивидуальном и комплексном воздействии.

С достаточно высокой точностью определения (среднее значение AUC для шести повторностей – 0.93) установлено, что основное влияние на распределение придорожных сообществ с высокой относительной конкурентоспособностью чужеродных видов растений в районе исследований оказывает годовая потенциальная эвапотранспирация Annual PET (annual potential evapotranspiration). Это показатель максимального количества влаги (в мм водяного столба), за год переходящей с единицы эталонной поверхности (гипотетический травяной покров) в результате испарения растениями при отсутствии дефицита влаги. Являясь одним из факторов проявления водного режима, эвапотранспирация в значительной степени зависит от поступающей солнечной радиации, температуры воздуха и скорости ветра, способствующих транспирации растений, а также от частоты выпадения осадков в регионе [34]. Показатели Annual PET могут быть подсчитаны исходя из метеоданных, они не зависят от характера растительного покрова и сопоставимы для различных мест. Так, установленное нами на юге Российского Причерноморья минимальное значение Annual PET для участков, на которых возможно нахождение исследуемых сообществ с вероятностью более 50%, составляет около 880 мм/год. При меньших значениях данного параметра вероятность обнаружения фитоценозов с относительно более конкурентоспособными чужеродными видами резко снижается (рис. 4). Максимальный показатель Annual PET для района исследований – около 930 мм/год. Установленные значения годовой потенциальной эвапотранспирации соответствуют регионам с субтропическим климатом, где данный параметр варьирует в границах 800–2000 мм/год ([34–36] и др.).

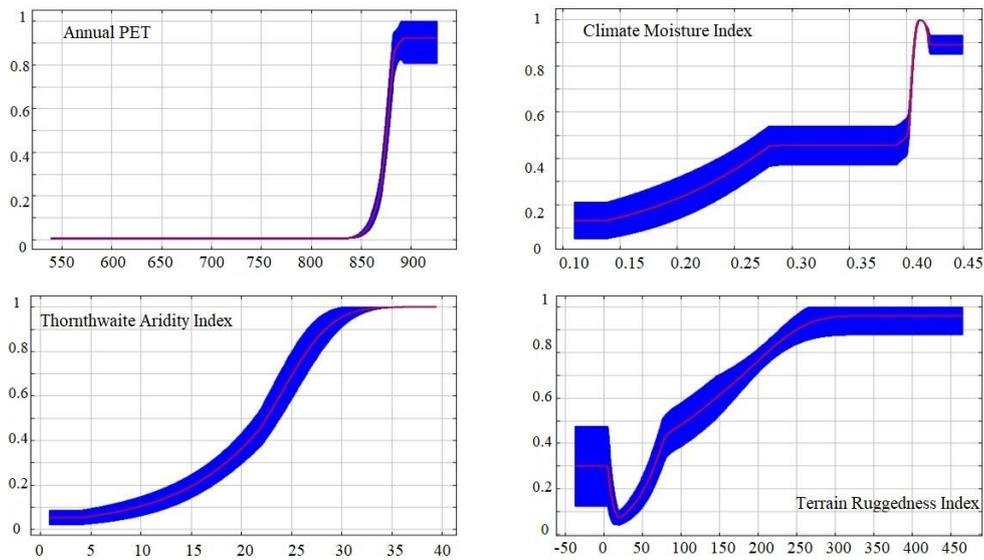


Рис. 4. График откликов «точек присутствия» исследуемых растительных сообществ на важнейшие факторы среды. По оси ординат – предсказанная вероятность подходящих условий для формирования сообществ, по оси абсцисс – значение фактора. Красным цветом обозначены средние значения факторов для повторностей, синим – среднее значение \pm стандартное отклонение. Графики отражают зависимость прогнозируемой пригодности местообитаний от выбранной переменной с учетом ее скоррелированности с другими переменными

Соответственно, визуализация распространения участков с высокой вероятностью обнаружения исследуемых сообществ показала их концентрацию на побережье Черного моря в междуречье рек Мзымта и Шахе (рис. 5) – в районе с наиболее выраженным субтропическим климатом. Вероятность обнаружения исследуемых сообществ снижается при продвижении на северо-запад и от побережья в горы в направлении районов с более умеренным климатом.

На втором месте среди факторов с относительно высоким индивидуальным процентным вкладом в построение модели – среднегодовой индекс влажности климата Climate Moisture Index. Данный параметр вычисляется с использованием показателей годовой потенциальной эвапотранспирации и годового количества осадков, варьирует в границах от -1 (экстремально сухой климат) до $+1$ (экстремально влажный климат). Выявленные значения индекса влажности климата на участках, пригодных для формирования исследуемых сообществ, колеблются от 0.4 до 0.45, что соответствует значениям данного показателя для умеренно влажного климата (0.2–0.6) [37]. Для территорий с более сухим климатом вероятность обнаружения исследуемых фитоценозов менее 40%. Аналогично, из диапазона значений индекса засушливости Торнтвейта (Thornthwaite Aridity Index), характерного для района исследований (1–39), приемлемыми для формирования изучаемых сообществ являются значения не ниже 23, что соответствует влажному (low humid) климату [38].

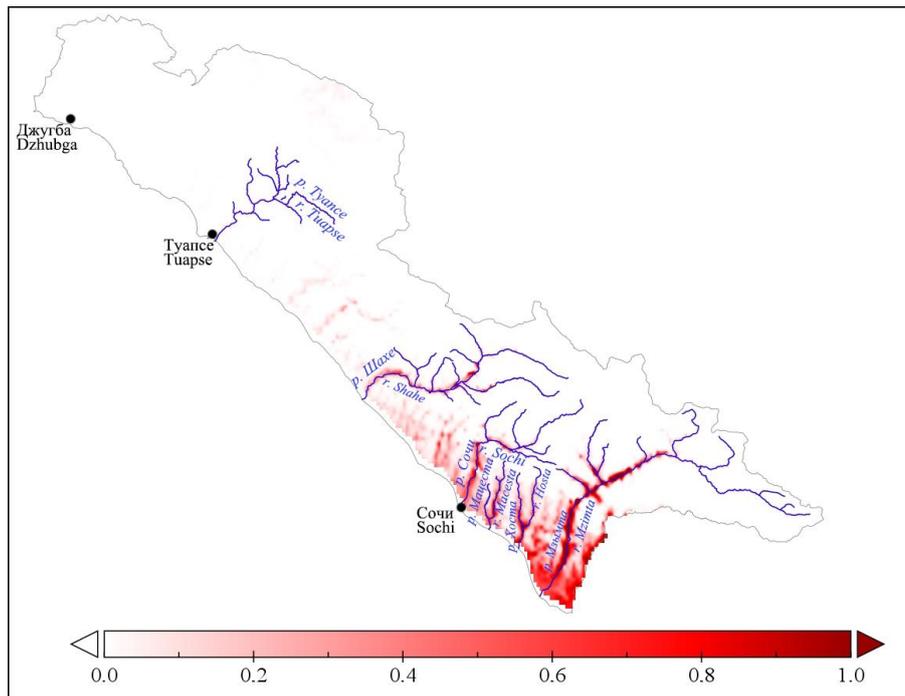


Рис. 5. Картограмма распределения участков с различной вероятностью обнаружения исследуемых фитоценозов на юге Российского Причерноморья. 0–1 – значения вероятности обнаружения исследуемых растительных сообществ

Пространственное расположение исследуемых сообществ в горах (в основном по пологим долинам рек Мзымта, Хоста, Мацеста, Сочи и Шахе) в некоторой степени характеризуется индексом неровности местности Terrain Ruggedness Index (TRI). Данный показатель отражает среднее значение перепада высот между исследуемым участком территории (конкретный пиксель) и восьмью смежными участками, количественно характеризуя локальную вертикальную расчлененность рельефа [39, 40]. Так как зависимость между индексом TRI и вероятностью обнаружения исследуемых сообществ положительная (рис. 4), а максимальный локальный перепад высот в горах нередко наблюдается между участками прирусловой поймы и соседних горных склонов, то модель прогнозирует наибольшую пригодность территорий для фитоценозов по пологим долинам рек. Числовые значения TRI, при которых вероятность обнаружения исследуемых сообществ выше 50% (110–470), входят в диапазон значений параметра для поверхностей от практически пологих (81–116) до умеренно неровных (240–497) [39], что соответствует характеристикам горных речных долин.

Заключение

Более высокая относительная конкурентоспособность и значительный размер видового фонда (более 50% от общего числа видов в ценозах) во многом определяют ведущую роль чужеродных видов в сложении изученных природо-рожных сообществ, о чем свидетельствуют их высокое проективное покрытие (в среднем 88%), в том числе среди содоминантов растительного покрова (55%

из 58% среднего суммарного покрытия содоминантов), и большая доля от локального видового богатства (65%). На начальных этапах освоения территории при относительно низком проективном покрытии чужеродных видов повышение уровня адвентивизации придорожных сообществ (рост показателя Sa) происходит за счет их относительно высокой инвазibility (S/N) и наличия в регионе большого числа чужеродных видов, способных внедряться в фитоценозы данного типа (показатель Na). По мере того, как чужеродные виды постепенно распространяются и увеличивают свое проективное покрытие, в их составе выделяются содоминанты растительного покрова, которые при интенсивном освоении ресурсов территории (рост показателя Cov_d) вытесняют с микроплощадок и из сообществ в целом менее конкурентоспособные виды (сокращение показателей S , N , Sa и Na), приводя к снижению уровня адвентивизации и инвазibility придорожных сообществ. Конечным этапом данного процесса является формирование устойчивых к инвазиям относительно маловидовых сообществ с сомкнутым живым напочвенным покровом, образуемым в основном одним-двумя чужеродными видами с высоким потенциалом к доминированию. Характерным примером данного процесса являются сообщества на ПП 1, 5, 10, 25, 27, 28. Следовательно, основным ценотическим индикатором инвазibility придорожных сообществ в районе исследований является показатель Cov_d , который в данном случае отражает суммарное проективное покрытие содоминантов из числа чужеродных видов. При этом в отличие от других типов травяных фитоценозов Западного Кавказа высокие значения показателя инвазibility S/N в большинстве случаев свидетельствуют не о низком участии чужеродных видов в формировании сообществ, а о наличии в их составе чужеродных видов с выраженным потенциалом к доминированию.

Основными климатическими параметрами среды, характеризующими условия, в которых преимущество в захвате территории с последующим освоением ее ресурсов получают чужеродные виды, являются годовая потенциальная эвапотранспирация, среднегодовой индекс влажности климата. Установленные значения данных параметров для участков с высокой вероятностью обнаружения сообществ с бóльшей относительной конкурентоспособностью чужеродных видов соответствуют показателям умеренно влажного субтропического климата. Топографическим фактором, определяющим пространственное расположение исследуемых сообществ, является индекс неровности местности, отражающий величину перепада высот между исследуемым и соседними участками. Его значения на территориях, потенциально пригодных для формирования характерных фитоценозов, соответствуют значениям от практически пологих до умеренно неровных поверхностей. Соответственно, наибольшая концентрация придорожных фитоценозов с более конкурентоспособными видами чужеродных растений относительно представителей аборигенной флоры наблюдается в районе с наиболее выраженным умеренно влажным субтропическим климатом – на побережье Черного моря в междуречье рек Мзымта и Шахе. При продвижении от побережья в горы локализация участков с высокой вероятностью обнаружения таких сообществ происходит в основном по пологим речным долинам.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)».

Литература

1. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63, № 6. – С. 500–508.
2. *Puřek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilà M.* A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment // *Global Change Biol.* – 2012. – V. 18, No 5. – P. 1725–1737. – doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x.
3. *Nunez-Mir G.C., Liebhold A.M., Guo Q., Brockerhoff E.G., Jo I., Ordonez K., Fei S.* Biotic resistance to exotic invasions: Its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions // *Biol. Invasions.* – 2017. – V. 19, No 11. – P. 3287–3299. – doi: 10.1007/s10530-017-1413-5.
4. *Wardle D.A., Peltzer D.A.* Impacts of invasive biota in forest ecosystems in an above-ground–belowground context // *Biol. Invasions.* – 2017. – V. 19, No 11. – P. 3301–3316. – doi: 10.1007/s10530-017-1372-x.
5. *Haider S., Alexander J., Dietz H., Trepl L., Edwards P.J., Kueffer C.* The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant distributions along an altitudinal gradient // *Biol. Invasions.* – 2010. – V. 12, No 12. – P. 4003–4018. – doi: 10.1007/s10530-010-9815-7.
6. *Pickering C.M., Mount A., Wichmann M.C., Bullock J.M.* Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area // *Biol. Invasions.* – 2011. – V. 13, No 8. – P. 1869–1880. – doi: 10.1007/s10530-011-0006-y.
7. *Pollnac F., Seipel T., Repath Ch., Rew L.J.* Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem // *Biol. Invasions.* – 2012. – V. 14, No 8. – P. 1753–1763. – doi: 10.1007/s10530-012-0188-y.
8. *Anderson D.P., Turner M.G., Pearson S.M., Albright Th.P., Peet R.K., Wieben A.* Predicting *Microstegium vimineum* invasion in natural plant communities of the southern Blue Ridge Mountains, USA // *Biol. Invasions.* – 2013. – V. 15, No 6. – P. 1217–1230. – doi: 10.1007/s10530-012-0361-3.
9. *Davis M.A., Thompson K., Grime J.P.* Invasibility: The local mechanism driving community assembly and species diversity // *Ecography.* – 2005. – V. 28, No 5. – P. 696–704. – doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04205.x.
10. *Funk J.L., Vitousek P.M.* Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems // *Nature.* – 2007. – V. 446. – P. 1079–1081. – doi: 10.1038/nature05719.
11. *McDougall K.L., Alexander J.M., Haider S., Pauchard A., Walsh N.G., Kueffer C.* Alien flora of mountains: Global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions // *Diversity Distrib.* – 2010. – V. 17, No 1. – P. 103–111. – doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00713.x.
12. *Wang W.-B., Wang R.-F., Lei Y.-B., Liu Ch., Han L.-H., Shi X.-D., Feng Y.-L.* High resource capture and use efficiency and prolonged growth season contribute to invasiveness of *Eupatorium adenophorum* // *Plant Ecol.* – 2013. – V. 214, No 6. – P. 857–868. – doi: 10.1007/s11258-013-0214-x.

13. *Barros A., Pickering C.M.* Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the Southern Hemisphere // *Mt. Res. Dev.* – 2014. – V. 34, No 1. – P. 13–26. – doi: 10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00054.1.
14. *Alexander J.M., Lembrechts J.J., Cavieres L.A., Daehler C., Haider S., Kueffer Ch., Liu G., McDougall K., Milbau A., Pauchard A., Rew L.J., Seipel T.* Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: Current status and future challenges // *Alp. Bot.* – 2016. – V. 126, No 2. – P. 89–103. – doi: 10.1007/s00035-016-0172-8.
15. *Пиньковский М.Д., Солтани Г.А.* Особенности охраны генетических ресурсов кавказской флоры на современном этапе // *Субтропическое и декоративное садоводство.* – 2009. – № 42-1. – С. 46–54.
16. *Егошин А.В.* Моделирование пространственного распределения чужеродных видов растений с использованием данных дистанционного зондирования на примере *Paulownia tomentosa* // *Вестн. ВГУ. Сер. География. Геоэкология.* – 2020. – № 1. – С. 39–47. – doi: 10.17308/geo.2020.1/2660.
17. *Tuniyev B.S., Timukhin I.N.* Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea coast (Russia) // *Nat. Conserv. Res.* – 2017. – V. 2, No 4. – P. 2–25. – doi: 10.24189/ncr.2017.046.
18. *Солтани Г.А.* Адвентивная арборифлора Сочинского Причерноморья // *Бот. вестн. Северного Кавказа.* – 2016. – № 1. – С. 42–55.
19. *Сергин С.Я., Цай С.Н., Земцов Р.В.* Субтропичность климатов Восточного Причерноморья // *Сб. тр. IV Междунар. науч.-практ. конф. «Курортно-рекреационный комплекс в системе регионального развития: инновационные подходы».* – Краснодар: Куб. гос. ун-т, 2016. – С. 367–371.
20. *Рыбак Е.А.* Общая характеристика климата и климатообразующих факторов района исследований // *Науч. тр. Сочинского национального парка.* – М.: Изд. Буки Веди, 2016. – Вып. 7: Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. – С. 26–31.
21. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г.* Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели // *Новые технологии.* – 2009. – № 2. – С. 89–93.
22. *Akatov V.V., Akatova T.V.* Saturation and invasion resistance of non-interactive plant communities // *Russ. J. Ecol.* – 2010. – V. 41, No 3. – P. 229–236. – doi: 10.1134/S1067413610030069.
23. *Akatov V.V., Akatova T.V., Eskinina T.G.* Factors of variation in the number of adventive species in herbaceous communities of the Western Caucasus // *Russ. J. Ecol.* – 2010. – V. 41, No 5. – P. 386–392. – doi: 10.1134/S1067413610050048.
24. *Akatov V.V., Akatova T.V., Eskinina T.G., Zagurnaya Yu.S.* Relative competitive of adventive plants in herbaceous communities of the Western Caucasus // *Russ. J. Biol. Invasions.* – 2012. – V. 3, No 4. – P. 235–242. – doi: 10.1134/S2075111712040029.
25. *Baldwin R.A.* Use of maximum entropy modeling in wildlife research // *Entropy.* – 2009. – V. 11, No 4. – P. 854–866. – doi: 10.3390/e11040854.
26. *Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.McC.M., Peterson T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E.* Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography.* – 2006. – V. 29, No 2. – P. 129–151. – doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.

27. *Elith J., Leathwick J.R.* Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annu. Rev. Ecol., Evol. Syst.* – 2009. – V. 40. – P. 677–697. – doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.
28. *Title P.O., Bemmels J.B.* ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography.* – 2018. – V. 41. – P. 291–307. – doi: 10.1111/ecog.02880.
29. *Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* – 2005. – V. 25, No 15. – P. 1965–1978. – doi: 10.1002/joc.1276.
30. *Studley H., Weber K.T.* Comparison of image resampling techniques for satellite imagery // *Weber K.T., Davis K. (Eds.) Final Report: Assessing Post-Fire Recovery of Sagebrush-Steppe Rangelands in Southeastern Idaho.* – Pocatello: Idaho State Univ., 2011. – P. 185–196.
31. PanoplyWin. – URL: <http://www.giss.nasa.gov/tools/panoply>.
32. *Warren D.L., Glor R.E., Turelli M.* ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography.* – 2010. – V. 33, No 3. – P. 607–611. – doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x.
33. The Plant List. A working list of all plant species. – URL: <http://www.theplantlist.org>.
34. *Allen R.G., Pereira L.S., Raes D., Smith M.* Crop Evapotranspiration – Guidelines for Computing Crop Water Requirements: FAO Irrigation and Drainage Paper 56. – Rome: Food Agric. Org. U. N., 1998. – 300 p.
35. *Savabi M.R., Cochrane Th., German E., Ikiz C., Cockshutt N.* Modeling evapotranspiration in a sub-tropical climate // *J. Environ. Hydrol.* – 2007. – V. 15. – Art. 2, P. 1–15.
36. *Hafeez M., Chatha Z.A., Khan A.A., Bakhsh A., Basit A., Tahira F.* Estimating reference evapotranspiration by Hargreaves and Blaney-Criddle methods in humid subtropical conditions // *Curr. Res. Agric. Sci.* – 2020. – V. 7, No 1. – P. 15–22. – doi: 10.18488/journal.68.2020.71.15.22.
37. *Novenko E.Yu., Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Payne R.J., Li J., Mazei Yu.A., Olchev A.V.* Climatic moisture conditions in the north-west of the Mid-Russian Upland during the Holocene // *Geogr. Environ. Sustainability.* – 2019. – V. 12, No 4. – P. 188–202. – doi: 10.24057/2071-9388-2018-62.
38. *Păltineanu Cr., Mihălescu I.F., Seceleanu I., Dragotă C.S., Vasenciuc F.* Ariditatea, seceta, evapotranspirația și cerințele de apă ale culturilor agricole în România. – Constanța: Ovidius Univ. Press, 2007. – 319 p. (In Romanian)
39. *Riley Sh.J., Degloria S.D., Elliot S.D.* A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity // *Intermt. J. Sci.* – 1999. – V. 5, No 1–4. – P. 23–27.
40. *Rózycka M., Migoń P., Michniewicz A.* Topographic wetness index and terrain ruggedness index in geomorphic characterisation of landslide terrains, on examples from the Sudetes, SW Poland // *Z. Geomorphol.* – 2016. – V. 61, No 2 (Suppl.) – P. 61–80. – doi: 10.1127/zfg_suppl/2016/0328.

Поступила в редакцию
24.09.2020

Чадаева Виктория Александровна, доктор биологических наук, заведующий лабораторией геоботанических исследований

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН
ул. И. Арманд, д. 37а, г. Нальчик, 360051, Россия
E-mail: v_chadayeva@mail.ru

Пшегусов Рустам Хаталевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией по мониторингу лесных экосистем

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН
ул. И. Арманд, д. 37а, г. Нальчик, 360051, Россия
E-mail: *p_rustem@inbox.ru*

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2021, vol. 163, no. 1, pp. 115–136

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2021.1.115-136

**Factors of Adventivization of Roadside Plant Communities
in the South of the Russian Black Sea Region**

*V.A. Chadaeva**, *R.H. Pshegusov***

*Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Sciences,
Nalchik, 360051 Russia*

E-mail: **v_chadayeva@mail.ru, **p_rustem@inbox.ru*

Received September 24, 2020

Abstract

Roadside plant communities in the south of the Russian Black Sea region are characterized by relatively high adventivization and low invasibility. In these communities, the adventivization has been rapidly progressing due to the high abundance and competitiveness of invasive species in the region. The total projective cover of codominant species (from invasive species) is also important: an increase in the value of this parameter reduces the levels of adventivization and invasibility. On the Black Sea coast, the highest concentration of roadside plant communities with relatively more competitive invasive species is observed between the Mzymta and Shakhe Rivers, i.e., under the conditions of moderately humid subtropical climate. From the coast to the mountains, the communities with invasive species occur along the flat river valleys (Terrain Ruggedness Index with the probability of finding these communities exceeds 50%).

Keywords: competitiveness of invasive plant species, invasibility of roadside plant communities, Russian Black Sea region, MaxEnt, spatial modeling

Acknowledgments. This study was performed as part of state assignment no. 075-00347-19-00 (Patterns of the Spatiotemporal Dynamics of Meadow and Forest Ecosystems in Mountainous Areas (Russian Western and Central Caucasus)).

Figure Captions

Fig. 1. Location and schematic map of the study area.

Fig. 2. Ratio between the projective cover of invasive species $Cov_{a,\%}$ and the number of invasive species registered on the sampling plots of 0.5 m^2 in size Sa (a), as well as between their number on the sampling plots of 100 m^2 in size Na (b).

Fig. 3. Ratio between the invasibility of roadside plant communities (S/N) and the relative competitiveness of invasive plant species Sa/ESa (a), as well as between the total projective cover of codominant species $Cov_{a,\%}$ (b).

Fig. 4. Plot of responses of points of presence of the studied plant communities to the most important environmental factors. *Y*-axis – the predicted probability of conditions suitable for the development of the plant communities; *X*-axis – the value of the variable. The mean values of the factors for the replicates are marked in red; the mean \pm standard deviation is indicated in blue. The graphs reflect

the dependence of the predicted habitat suitability on the selected variable with regard to its correlation with other variables.

Fig. 5. Distribution map of the areas with different probability of finding the studied plant communities in the south of the Russian Black Sea region. 0–1 – the probability of finding the studied plant communities.

References

1. Mirkin B.M., Naumova L.G. The vegetation adventivization through perspective of modern ecological ideas. *Zh. Obshch. Biol.*, 2002, vol. 63, no. 6, pp. 500–508. (In Russian)
2. Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilà M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biol.*, 2012, vol. 18, no. 5, pp. 1725–1737. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x.
3. Nunez-Mir G.C., Liebhold A.M., Guo Q., Brockerhoff E.G., Jo I., Ordonez K., Fei S. Biotic resistance to exotic invasions: Its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions. *Biol. Invasions*, 2017, vol. 19, no. 11, pp. 3287–3299. doi: 10.1007/s10530-017-1413-5.
4. Wardle D.A., Peltzer D.A. Impacts of invasive biota in forest ecosystems in an aboveground–belowground context. *Biol. Invasions*, 2017, vol. 19, no. 11, pp. 3301–3316. doi: 10.1007/s10530-017-1372-x.
5. Haider S., Alexander J., Dietz H., Trepl L., Edwards P.J., Kueffer C. The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant distributions along an altitudinal gradient. *Biol. Invasions*, 2010, vol. 12, no. 12, pp. 4003–4018. doi: 10.1007/s10530-010-9815-7.
6. Pickering C.M., Mount A., Wichmann M.C., Bullock J.M. Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area. *Biol. Invasions*, 2011, vol. 13, no. 8, pp. 1869–1880. doi: 10.1007/s10530-011-0006-y.
7. Pollnac F., Seipel T., Repath Ch., Rew L.J. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biol. Invasions*, 2012, vol. 14, no. 8, pp. 1753–1763. doi: 10.1007/s10530-012-0188-y.
8. Anderson D.P., Turner M.G., Pearson S.M., Albright Th.P., Peet R.K., Wieben A. Predicting *Microstegium vimineum* invasion in natural plant communities of the southern Blue Ridge Mountains, USA. *Biol. Invasions*, 2013, vol. 15, no. 6, pp. 1217–1230. doi: 10.1007/s10530-012-0361-3.
9. Davis M.A., Thompson K., Grime J.P. Invasibility: The local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography*, 2005, vol. 28, no. 5, pp. 696–704. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04205.x.
10. Funk J.L., Vitousek P.M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 2007, vol. 446, pp. 1079–1081. doi: 10.1038/nature05719.
11. McDougall K.L., Alexander J.M., Haider S., Pauchard A., Walsh N.G., Kueffer C. Alien flora of mountains: Global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions. *Diversity Distrib.*, 2010, vol. 17, no. 1, pp. 103–111. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00713.x.
12. Wang W.-B., Wang R.-F., Lei Y.-B., Liu Ch., Han L.-H., Shi X.-D., Feng Y.-L. High resource capture and use efficiency and prolonged growth season contribute to invasiveness of *Eupatorium adenophorum*. *Plant Ecol.*, 2013, vol. 214, no. 6, pp. 857–868. doi: 10.1007/s11258-013-0214-x.
13. Barros A., Pickering C.M. Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the Southern Hemisphere. *Mt. Res. Dev.*, 2014, vol. 34, no. 1, pp. 13–26. doi: 10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00054.1.
14. Alexander J.M., Lembrechts J.J., Cavieres L.A., Daehler C., Haider S., Kueffer Ch., Liu G., McDougall K., Milbau A., Pauchard A., Rew L.J., Seipel T. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: Current status and future challenges. *Alp. Bot.*, 2016, vol. 126, no. 2, pp. 89–103. doi: 10.1007/s00035-016-0172-8.
15. Pinkovskii M.D., Soltani G.A. Conservation of the Caucasian flora genetic resources at the modern stage. *Subtrop. Dekor. Sadovod.*, 2009, no. 42–1, pp. 46–54 (In Russian)

16. Egoshin A.V. Modeling of the spatial distribution of alien plant species using remote sensing data by the example of *Paulownia tomentosa*. *Vestn. Voronezh. Gos. Univ. Ser.: Geogr. Geoekol.*, 2020, no. 1, pp. 39–47. doi: 10.17308/geo.2020.1/2660. (In Russian)
17. Tuniyev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea coast (Russia). *Nat. Conserv. Res.*, 2017, vol. 2, no. 4, pp. 2–25. doi: 10.24189/ncr.2017.046.
18. Soltani G.A. The adventive arboriflora of Sochi Black Sea region. *Bot. Vestn. Sev. Kavk.*, 2016, no. 1, pp. 42–55. (In Russian)
19. Sergin S.Ya., Tsai S.N., Zemtsov R.V. Subtropical climate of the Eastern Black Sea region. *Sb. tr. IV Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Kurortno-rekreatsionnyi kompleks v sisteme regional'nogo razvitiya: innovatsionnye podkhody"* [Proc. IV Int. Sci.-Pract. Conf. "Resort and Recreation Complex in the System of Regional Development: Innovative Approaches]. Krasnodar, Kuban. Gos. Univ., 2016, pp. 367–371. (In Russian)
20. Rybak E.A. General description of the climate and climate-forming factors in the study area. *Nauch. Tr. Sochinskogo Nats. Parka*, 2016, no. 7: Georgian box: Retrospective and current state of populations, 2016, pp. 26–31. (In Russian)
21. Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G. Adventive factors of grass communities in the Western Caucasus: Analysis on the basis of zero model. *Nov. Tekhnol.*, 2009, no. 2, pp. 89–93. (In Russian)
22. Akatov V.V., Akatova T.V. Saturation and invasion resistance of non-interactive plant communities. *Russ. J. Ecol.*, 2010, vol. 41, no. 3, pp. 229–236. doi: 10.1134/S1067413610030069.
23. Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G. Factors of variation in the number of adventive species in herbaceous communities of the Western Caucasus. *Russ. J. Ecol.*, 2010, vol. 41, no. 5, pp. 386–392. doi: 10.1134/S1067413610050048.
24. Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Zagurnaya Yu.S. Relative competitive of adventive plants in herbaceous communities of the Western Caucasus. *Russ. J. Biol. Invasions*, 2012, vol. 3, no. 4, pp. 235–242. doi: 10.1134/S2075111712040029.
25. Baldwin R.A. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, 2009, vol. 11, no. 4, pp. 854–866. doi: 10.3390/e11040854.
26. Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M.C.M., Peterson T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 2006, vol. 29, no. 2, pp. 129–151. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.
27. Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol., Evol. Syst.*, 2009, vol. 40, pp. 677–697. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.
28. Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*, 2018, vol. 41, pp. 291–307. doi: 10.1111/ecog.02880.
29. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.*, 2005, vol. 25, no. 15, pp. 1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276.
30. Studley H., Weber K.T. Comparison of image resampling techniques for satellite imagery. In: Weber K.T., Davis K. (Eds.) *Final Report: Assessing Post-Fire Recovery of Sagebrush-Steppe Rangelands in Southeastern Idaho*. Pocatello, Idaho State Univ., 2011, pp. 185–196.
31. PanoplyWin. Available at: <http://www.giss.nasa.gov/tools/panoply>.
32. Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 2010, vol. 33, no. 3, pp. 607–611. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x.
33. The Plant List. A working list of all plant species. Available at: <http://www.theplantlist.org>.
34. Allen R.G., Pereira L.S., Raes D., Smith M. *Crop Evapotranspiration – Guidelines for Computing Crop Water Requirements: FAO Irrigation and Drainage Paper 56*. Rome, Food Agric. Org. U. N., 1998. 300 p.

35. Savabi M.R., Cochrane Th., German E., Ikiz C., Cockshutt N. Modeling evapotranspiration in a subtropical climate. *J. Environ. Hydrol.*, 2007, vol. 15, art. 2, pp. 1–15.
36. Hafeez M., Chatha Z.A., Khan A.A., Bakhsh A., Basit A., Tahira F. Estimating reference evapotranspiration by Hargreaves and Blaney-Criddle methods in humid subtropical conditions. *Curr. Res. Agric. Sci.*, 2020, vol. 7, no. 1, pp. 15–22. doi: 10.18488/journal.68.2020.71.15.22.
37. Novenko E.Yu., Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Payne R.J., Li J., Mazei Yu.A., Olchev A.V. Climatic moisture conditions in the north-west of the Mid-Russian Upland during the Holocene. *Geogr. Environ. Sustainability*, 2019, vol. 12, no. 4, pp. 188–202. doi: 10.24057/2071-9388-2018-62.
38. Păltineanu Cr., Mihălescu I.F., Seceleanu I., Dragotă C.S., Vasenciuc F. *Ariditatea, seceta, evapotranspirația și cerințele de apă ale culturilor agricole în România*. Constanța, Ovidius Univ. Press, 2007. 319 p. (In Romanian)
39. Riley Sh.J., Degloria S.D., Elliot S.D. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermt. J. Sci.*, 1999, vol. 5, nos. 1–4, pp. 23–27.
40. Rózycka M., Miłoś P., Michniewicz A. Topographic wetness index and terrain ruggedness index in geomorphic characterisation of landslide terrains, on examples from the Sudetes, SW Poland. *Z. Geomorphol.*, 2016, vol. 61, no. 2 (suppl.), pp. 61–80. doi: 10.1127/zfg_suppl/2016/0328.

Для цитирования: Чадаева В.А., Пшегусов Р.Х. Закономерности адвентивизации придорожных сообществ юга Российского Причерноморья // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2021. – Т. 163, кн. 1. – С. 115–136. – doi: 10.26907/2542-064X.2021.1.115-136.

For citation: Chadaeva V.A., Pshegusov R.H. Factors of adventivization of roadside plant communities in the south of the Russian Black Sea Region. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2021, vol. 163, no. 1, pp. 115–136. doi: 10.26907/2542-064X.2021.1.115-136. (In Russian)