

Научная статья

УДК 581.9:581.52:574.91

doi: 10.17223/19988591/64/6

Расположение растений-неофитов дельты р. Волги на градиенте увлажнения по результатам анализа геоботанической базы данных

Андрей Викторович Чувашов¹, Валентин Борисович Голуб²

^{1,2} Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии
Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

¹ andrei.chuwashov@yandex.ru

² <https://orcid.org/000-0003-3973-6608>, vbgolub2000@mail.ru

Аннотация. Район исследования охватывает дельту р. Волги и прилегающие к ней так называемые районы восточных и западных подступных ильменей. Характерной особенностью дельты р. Волги является сочетание местообитаний различного увлажнения, которое варьирует от водного до пустынного. Местообитания пустынного увлажнения существуют, как правило, на буграх Бэра. Их высота относительно уровней водоемов колеблется в пределах от 15 до 25 м. Задачей исследования являлось установление расположения 22 адвентивных видов-неофитов на градиенте увлажнения, определенного по шкале Л.Г. Раменского. Для анализа использовали базу данных, содержащую 7 985 геоботанических описаний. Показано, что наибольшая встречаемость неофитов находится на местообитаниях сухостепного и среднестепного увлажнения. Однако это не совпадает с максимальным пересечением экологических диапазонов произрастания адвентивных видов на градиенте увлажнения. Максимальная частота пересечения экологических диапазонов на оси увлажнения для неофитов дельты р. Волги находится в диапазоне влажнолугового и сыролугового увлажнения. Этот факт может свидетельствовать о том, что в дельте р. Волги инвазивность местообитаний определяется не только таким ведущим фактором среды, как увлажнение, но и другими причинами, которые важно выявить. В результате нашего анализа установлено, что наибольшим разнообразием по центрам происхождения неофитов обладают сухие местообитания. На этих местообитаниях преобладают однолетние вселенцы, доля которых уменьшается по мере увеличения увлажнения. В целом наша работа показала перспективность использования геоботанической базы данных для анализа адвентизации растительного покрова.

Ключевые слова: инвазивные виды растений, экологические шкалы Л.Г. Раменского, жизненные формы неофитов, центры происхождения неофитов

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-24-00008 «Оценка динамики флоры и растительности дельты реки Волги под воздействием антропогенных и природных факторов».

Для цитирования: Чувашов А.В., Голуб В.Б. Расположение растений-неофитов дельты р. Волги на градиенте увлажнения по результатам анализа геоботанической базы данных // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 122–142. doi: 10.17223/19988591/64/6

The Impact of Location of Neophyte Plants in the Volga River Delta on the Moisture Gradient According to the Results of the Geobotanical Database Analysis

Andrey V. Chuvashov¹, Valentin B. Golub²

^{1,2} *Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.
Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences,
Tolyatti, Russian Federation*

¹ *andrei.chuvashov@yandex.ru*

² *<https://orcid.org/000-0003-3973-6608>, vbgolub2000@mail.ru*

Summary. An experiment was carried out to assess the possibility of using a large geobotanical database to characterise neophyte plants and the invasibility of habitats of the Volga River delta with different moisture. Combinations of habitats of various moisture are a characteristic feature of the Volga River delta. Water and desert habitats are often separated by only 15-20 meters of height (See Fig. 2). The degree of habitat moisture in the Volga River delta is one of the leading environmental factors that affects the composition of plant communities.

The database of relevés of the Lower Volga valley was created using the computer software package TURBOVEG. For research, only relevés made in the Volga River delta were extracted from this database. Sample plots located in crop fields, ruderal communities, and fallows were excluded. A total of 7985 sample plots with natural vegetation were analysed. Only vascular plants were considered, the names of which are indicated by "Flora Europaea". The abundance of plants in the database is indicated by the size of their cover. Plant species with a cover of more than 50% were conventionally referred to as dominants. The moisture of habitats was characterised by Ramensky's *indicator* values with 120 gradations of moisture divided into 6 types of habitats: 1-30 - desert and semi-desert moisture, 31-46 - dry steppe, 47-63 - meadow-steppe and dry meadow, 64-88 - wet meadow and raw meadow, 89-103 - marsh-meadow and marsh, 104-120 - habitats of riverine and aquatic vegetation. The ecological amplitude of plants on the moisture gradient was established by the totality of relevés in which they occurred. Of the adventitious species, we consider only a group of neophytes, i.e., species that appeared in the Volga River delta since the 17th century. Information about their homeland, life form, and method of drifting into the Volga River delta was included in the database from the monograph by Laktionov. We distinguish two groups of neophytes according to the mode of introduction: xenophytes and ergasiophytes. Xenophytes are species that are unintentionally or accidentally introduced to a new territory from the original area as a result of economic activity. Ergasiophytes are species deliberately cultivated in a given region, "left" from culture and settling on their own.

In total, 22 neophytes were identified in the Volga River delta among the relevés stored in our database. The families Asteraceae and Amaranthaceae are the richest in neophytes, each of them containing 4 species. The greatest abundance and number of neophytes are in the range of moisture levels 31-46 on Ramensky's indicator values (dry steppe habitats) (See Tab. 1). The representation of neophytes in this moisture interval is three times higher than in other habitats. There is a reason to assume that this is not an accidental phenomenon. The vegetation of steppe humidification is quite sparse, but the soil here is not as dry as in desert and semi-desert habitats.

Therefore, it is possible that steppe moistening habitats are the most favourable for introducing alien plants into them. However, in the Volga River delta, the ecological amplitudes of species in relation to their moisture are most often crossed in the interval

of 64-68 of Ramensky's indicator values - wet-meadow and raw-meadow moisture habitats (See Fig. 3). It could be assumed that the number of neophyte plants should have been the largest in this interval of moisture. However, it was shown above that the number and abundance of neophytes are greater in drier habitats, namely in the range 31-46 of Ramensky's indicator values (See Tab. 1). This suggests that moisture is not the only filter that will determine the invasibility of certain habitats.

Attention is drawn to neophytes growing in different moisture conditions, which have become dominant plant communities in the Volga River delta, and have an impact on the functioning of its ecosystems. Four of them are ergasiophytes (*Amorpha fruticosa*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Elaeagnus angustifolia*, *Zizania latifolia*), one is xenophyte (*Bidens frondosa*). They named a number of syntaxa: *Salvinio natantis-Zizanie-tum latifoliae* Krutskikh et al. 2013, *Rubo caesii-Amorphetum fruticosae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, *Bidenti frondosae-Salicetum triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, *Bidenti frondosae-Salicetum triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, *Elaeagne-tum angustifoliae* Golub et E.G. Kuzmina, 2004, *Artemisio austriacae-Elaeagnetum angustifoliae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, and *Plantagini majoris-Elaeagnetum angustifoliae* Golub et E.G. Kuzmina 2004. By origin, North American species predominate among the neophytes (See Fig. 4). Dry habitats are saturated with neophytes of more diverse origin. Among the neophytes, perennial grasses are completely absent and invasive plant are represented only by annual plants, trees and shrubs up to 64 on Ramensky's indicator values with the proportion of woody plants increasing to 104, respectively. Adventive trees and shrubs are disappearing into wetland and aquatic habitats. Only native species of trees and shrubs can be found in such habitats, namely *Salix alba* and *S. triandra*. The proportion of annuals is maximum in the driest habitats, gradually decreasing with the increasing moisture content of ecotopes (See Fig. 5). The occurrence of xenophytes is highest in the driest habitats, decreasing in wetter ones. Their role increases in the habitats of riverine and aquatic vegetation. The change in representation of ergasiophytes on the axis of moisture has the opposite trend (See Fig. 6).

Our work confirmed the prospects of using geobotanical databases for analysing the adventisation of vegetation cover.

The article contains 6 Figures, 2 Tables and 47 References.

Keywords: invasive plant species, Ramensky's indicator values, life forms of neophytes, centers of origin of neophytes

Funding: The work was carried out in accordance with the research program for the project "Assessment of the dynamics of the flora and vegetation of the Volga River Delta under the influence of anthropogenic and natural factors", which is funded by the Russian Science Foundation, project No. 23-24-00008.

For citation: Chuvashov AV, Golub VB. The Impact of Location of Neophyte Plants in the Volga River Delta on the Moisture Gradient According to the Results of the Geobotanical Database Analysis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:122-142. doi: 10.17223/19988591/64/6

Введение

За последнее столетие биологические инвазии сильно возросли во всем мире, и до сих пор нет признаков замедления этого процесса [1, 2]. Последствия инвазий сложны и могут полностью проявиться только спустя десятилетия после того, когда вселенцы уже прочно обосновались [3]. Биологические вторжения, как правило, можно рассматривать как медленно развивающуюся опасность, поскольку они возникают постепенно с течением времени, но их

последствия являются кумулятивными и глубокими [4] и часто трудно прогнозируемыми [5, 6]. Изменения климата и интенсификация землепользования вызывают опасения относительно ускорения внедрения чужеродных организмов в аборигенные ценозы [7, 8]. Инвазивные виды приводят к значительным изменениям в функционировании захваченной экосистемы [4]. Некоторые ученые считают, что ущерб от биологических вторжений сопоставим со стихийными бедствиями, такими как ураганы и землетрясения [9–11].

Внедрение чужеродных растений в естественные растительные сообщества ведет к гомогенизации флоры, которая сопровождается двумя противоположными явлениями: расширением ареалов вселенцев и сокращением его у аборигенных, иногда редких или эндемичных видов [12, 13]. Существуют примеры вымирания аборигенных видов растений под влиянием чужеземных растений, хотя отделить этот факт от других воздействий (в частности, выпаса животных) трудно [14].

Различные местообитания отличаются по уровням инвазивности. Наиболее часто чужеродные виды внедряются в нарушенные местообитания и с высокими или колеблющимися для растений ресурсами [15]. Однако детальная информация о распространении видов, не только чужеродных, но и аборигенных, по типам местообитания, как правило, довольно скудна. Степень вторжения адвентивных видов в отдельные местообитания чаще всего определяется флористами на основе экспертного мнения.

Объективизации этой оценки могут способствовать геоботанические описания. На протяжении десятилетий они использовались почти исключительно с целью классификации и картирования растительности. Однако они имеют большой потенциал в качестве источника данных для характеристики процесса адвентизации растительности. Базы данных геоботанических описаний для оценки динамики флоры, ее адвентизации не уступают по своей значимости таким комплексным базам, характеризующим биоразнообразие, как, например, PREDICTS [16]. Базы фитоценологических данных в зарубежных публикациях уже показали свою эффективность в исследованиях, касающихся внедрения в естественные сообщества чужеродных растений, для получения представления о моделях инвазий в региональном и континентальном пространственных масштабах [17, 18].

В данной статье представлен опыт использования отечественной базы данных геоботанических описаний для иллюстрации расположения в дельте р. Волги растений-неофитов вдоль градиента увлажнения, которое определяли по шкале Л.Г. Раменского [19]. Задач выявления других многочисленных факторов, которые могут влиять на расположение неофитов в дельте р. Волги, мы не ставили.

Материалы и методика исследования

Район исследования охватывает собственно дельту р. Волги и прилегающие к ней так называемые районы восточных и западных подстепных ильменей (рис. 1).



Рис. 1. Карта дельты Волги [20]
[Fig. 1. Map of the Volga River Delta [20]]

Переходом долины Нижней Волги в дельту р. Волги считают точку отделения от основного русла р. Бузан. От вершины дельты до Каспийского моря – 150 км. Ширина дельты в ее вершине составляет всего 15–16 км, но резко увеличивается по направлению к берегам Каспия, где она возрастает до 200 км. Дельта р. Волги находится в пустынной зоне [21]. Эта территория характеризуется резко континентальным климатом с высокими температурами летом, низкими – зимой, большими годовыми и летними суточными амплитудами температуры воздуха, малым количеством осадков и большой испаряемостью, а также засухливостью, частыми сильными ветрами. Вблизи г. Астрахань среднегодовая температура составляет 10,3 °С, сумма годовых осадков – 239 мм [22].

Характерной особенностью дельты р. Волги является сочетание местообитаний различного увлажнения, которые варьируют от водных до пустынных. Последние присутствуют, как правило, на буграх Бэра, происхождение которых является предметом многолетних споров и дискуссий [23]. Бугры вытянуты с запада на восток. Их высота относительно уровней водоемов колеблется в пределах от 15 до 25 м, ширина – от 150 до 450 м, а длина – от 500 м до 2–3 км. Бэровские бугры представлены в средней и приморской частях дельты р. Волги, но особенно они ярко выражены в районе западных подступных ильменей (рис. 2). В дельте р. Волги широко представлены пойменные местообитания, которые во время половодий затопляются

в весенне-летний период до 2–3 месяцев. Степень увлажнения местообитаний дельты р. Волги – один из ведущих факторов среды, влияющих на состав растительных сообществ, что ранее доказано [24, 25]. Само же увлажнение зависит от высоты местообитаний над уровнем воды в водоемах: чем они выше, тем суше.

Для анализа распределения видов растений по градиенту увлажнения использовали базу данных геоботанических описаний долины Нижней Волги. Эта база создана на платформе программы TURBOVEG [26]. В настоящее время она включает 15 170 геоботанических описаний, собранных за период 1924–2019 гг. многими фитоценологами. База зарегистрирована в Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD) под индексом EU-RU-002 (<https://www.givd.info/>) и передана в Европейский архив геоботанических описаний (EVA) [27], где она общедоступна. Из этой базы данных извлечены только описания, выполненные в дельте р. Волги, исключив из их общей массы пробные площадки, расположенные в посевах сельскохозяйственных культур, рудеральных сообществах и залежах. Всего проанализировано 7 985 пробных площадок с естественной растительностью, описания которых сделаны в 1924, 1927–1930, 1935–1938, 1946–1948, 1952, 1953, 1955, 1978–1988, 1990–1993, 1996, 2004, 2008–2013 гг. Рассматривали только сосудистые растения, названия которых указывали по «Flora Europaea» [28]. Обилие растений в базе данных оценено по величине их проективного покрытия. К доминантам условно относили виды, имеющие проективное покрытие более 50%.

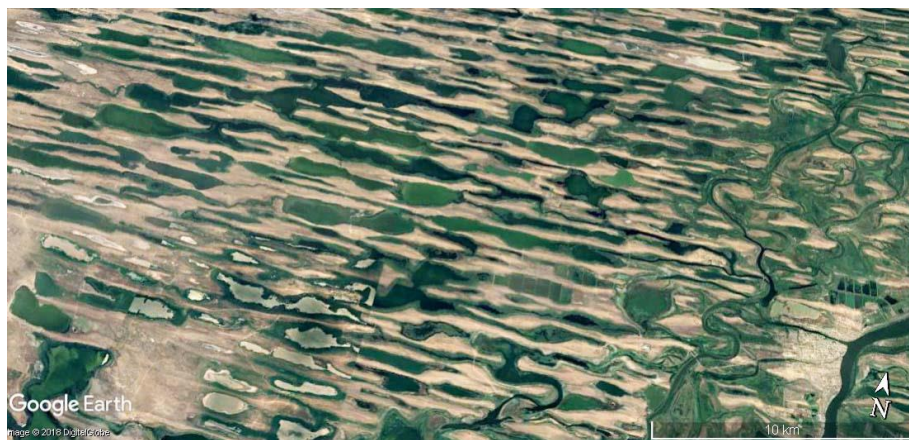


Рис. 2. Космический снимок ландшафта западных подстепных ильменей [20].
Ландшафт представляет собой чередование бугров Бэра (желтый цвет) и водоемов
(ильменей) между ними (зеленый цвет)

[Fig. 2. Satellite image of the region of the western steppe ilmens [20]. The landscape
is an alternation of Baer hillocks (yellow) and reservoirs (ilmens) between them (green)]

Увлажнение местообитаний мы характеризовали по результатам обработки геоботанических описаний по соответствующей шкале Л.Г. Раменского, содержащей 120 ступеней [19]. Шкала увлажнения выбрана потому,

что фактор, который она характеризует, как уже отмечено, является ведущим в дельте р. Волги. Для расчета экологических ступеней по этой шкале использовали «метод пересечения большинства интервалов». Последний основан на определении моды в статистическом ряду распределения чисел, входящих в интервалы ограничительных ступеней экологических шкал растений [29]. Ступени шкалы увлажнения разбиты на 6 типов местообитаний в трактовке Л.Г. Раменского: 1–30-я – местообитания пустынного и полупустынного увлажнения, 31–46-я – сухостепного-среднестепного, 47–63-я – лугово-степного и сухолугового, 64–88-я – влажнолугового и сырлугового, 89–103-я – болотно-лугового и болотного, 104–120-я – местообитания прибрежно-водной и водной растительности. Эти местообитания достаточно широки по интервалу увлажнения, поскольку мы скорее отрабатывали методику использования геоботанической базы данных, чем решение задач полного и детального выявления многих факторов, обуславливающих распределение неофитов вдоль различных градиентов среды. Экологическая характеристика растений по отношению к фактору увлажнения оценена диапазоном, в котором они встречались в перечисленных выше типах местообитаний. Иными словами, эта характеристика определялась амплитудой размещения видов на оси увлажнения по шкале Л.Г. Раменского.

Из адвентивных видов мы рассмотрели только группу неофитов, т.е. видов, появившихся в дельте р. Волги начиная с XVII в. [30]. В базу данных сведения о их родине, жизненной форме и способе заноса в долину Нижней Волги внесены из монографии А.П. Лактионова [31]. По способу заноса мы различали две группы видов: ксенофиты и эргазиофиты. Первые – непреднамеренно или случайно занесенные в результате хозяйственной деятельности на новую для них территорию из первоначального ареала, вторые – преднамеренно культивируемые в данном регионе, «ушедшие» из культуры и расселяющиеся самостоятельно [30].

Результаты исследования и обсуждение

Рассмотрение результатов расположения неофитов на градиенте увлажнения следует начать с указания на то, что всего в дельте р. Волги в геоботанических описаниях, хранящихся в нашей базе данных, установлено 22 неофита. Разумеется, это число не отражает полного их количества в дельте р. Волги, поскольку геоботанические описания собирались не с целью специального выявления таких видов. Даты фиксации неофитов в геоботанических описаниях не говорят о точном их появлении в дельте р. Волги. Они лишь служат указанием на то, когда их стали замечать геоботаники.

Учетные площадки, заложенные в дельте р. Волги, расположены на всем диапазоне увлажнения шкал Л.Г. Раменского (табл. 1). Распределение неофитов как по представленности видов, так и по обилию вдоль градиента увлажнения неравномерно. Наибольшее обилие и количество адвентивных видов находится в интервале ступеней увлажнения 31–46-й. Это сухостепное-среднестепное увлажнение. Представленность неофитов в этом интервале

увлажнения в три раза больше, чем в других местообитаниях, что дает основание предполагать, что это не случайное явление. Растительность сухо-степного-среднестепного увлажнения довольно разрежена, но почвы здесь не столь сухие, как в пустынных и полупустынных местообитаниях. Общее проективное покрытие здесь ниже, чем на более увлажненных местообитаниях. Поэтому, возможно, растительные сообщества местообитаний сухо-степного-среднестепного увлажнения наиболее благоприятны для внедрения в них чужеродных растений.

Таблица 1 [Table1]

**Распределение учетных площадок и видов растений
по ступеням увлажнения шкалы Раменского**
[Distribution of sample plots and plant species by moisture gradation
of Ramensky's indicator values]

Интервалы шкалы увлажнения [Intervals of moisture]	1–30	31–46	47–63	64–88	89–103	104–120
Число пробных площадок [Number of plot sites]	1160	310	658	3046	1946	851
Среднее общее проективное покрытие, % [Average total cover, %]	26	37	55	62	76	78
Среднее суммарное проективное покрытие неофитов, % [Average total cover of neophytes, %]	0,2	1,6	0,9	0,8	0,6	0,8
Среднее общее количество всех видов на одной площадке [Average total number of all species in one site]	13,0	12,0	8,6	13,4	12,4	6,1
Среднее количество неофитов на одной площадке [Average number of neophytes per plot site]	0,1	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1

Выявленные в базе данных неофиты относятся к 15 семействам и представлены 18 родами: *Amaranthus*, *Ambrosia*, *Bidens*, *Conyza*, *Helianthus*, *Lepidium*, *Cuscuta*, *Elaeagnus*, *Amorpha*, *Elodea*, *Abutilon*, *Morus*, *Fraxinus*, *Epilobium*, *Zizania*, *Portulaca*, *Acer*, *Ulmus* (табл. 2). Наиболее богаты неофитами семейства Asteraceae и Amaranthaceae (по 4 вида).

Рассматривая рис. 3, можно предположить, что чаще всего неофиты дельты р. Волги вместе должны встречаться в интервале 64–88-й ступеней, в диапазоне влажнолугового и сырлугового увлажнения. Здесь их экологические диапазоны чаще всего пересекаются. Однако выше показано, что неофиты в несколько раз чаще встречаются в более сухих местообитаниях, а именно в интервале ступеней 31–46-й. Это может говорить о том, что увлажнение является не единственным фильтром, который определяет инвазивность тех или иных местообитаний.

Следует особое внимание обратить на неофиты, которые стали доминантами в растительных сообществах. Эти виды меняют облик растительных сообществ и вытесняют аборигенные виды. Большинство из них эргазеофиты – виды, преднамеренно завезенные в долину Нижней Волги или окружающие ее территории.

Таблица 2 [Table 2]

**Характеристика адвентивных видов дельты р. Волги
по данным базы геоботанических описаний
[Characteristics of adventitious species in the Volga River Delta
according to the database of relevés]**

Виды [Plant species]	Семейства [Plant families]	Впервые отмечен в геоботанических описаниях, год [First noted in relevés, year]	Родина [Center of origin]	Жизненная форма [Life form]	Способ заноса [Pathway of introduction]	Число встреч [Frequency]
<i>Abutilon theophrasti</i>	Malvaceae	1953	EAs	an	xe	8
<i>Amaranthus albus</i>	Amaranthaceae	1937	NAm	an	xe	224
<i>Amaranthus blitoides</i>	Amaranthaceae	1953	NAm	an	xe	7
<i>Amaranthus lividus</i>	Amaranthaceae	1987	NAm	an	xe	8
<i>Amaranthus retroflexus</i>	Amaranthaceae	1937	NAm	an	xe	128
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Asteraceae	2009	NAm	an	xe	2
<i>Bidens frondosa</i>	Asteraceae	1978	NAm	an	xe	321
<i>Conyza canadensis</i>	Asteraceae	1978	NAm	an	xe	31
<i>Cuscuta campestris</i>	Convolvulaceae	1988	NAm	an	xe	29
<i>Lepidium densiflorum</i>	Brassicaceae	2011	NAm	an	xe	2
<i>Portulaca oleracea</i>	Portulacaceae	1953	Med	an	xe	22
<i>Elodea canadensis</i>	Hydrocharitaceae	1984	NAm	per	xe	28
<i>Helianthus annuus</i>	Asteraceae	1988	NAm	an	er	3
<i>Zizania aquatica</i>	Poaceae	1978	NAm	an	er	2
<i>Zizania latifolia</i>	Poaceae	2013	EAs	per	er	15
<i>Acer negundo</i>	Sapindaceae	2013	NAm	ar	er	4
<i>Amorpha fruticosa</i>	Fabaceae	1986	NAm	ar	er	24
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	Elaeagnaceae	1938	WAs	ar	er	47
<i>Elaeagnus commutata</i>	Elaeagnaceae	2013	NAm	ar	er	2
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	Oleaceae	1929	NAm	ar	er	60
<i>Morus nigra</i>	Moraceae	1953	WAs	ar	er	28
<i>Ulmus pumila</i>	Ulmaceae	1988	EAs	ar	er	3

Примечания: 1. Происхождение видов: NAm – Северная Америка; EAs – Восточная Азия; WAs – Западная, Центральная Азия; Med – Средиземноморье, включая север Африки, Балканы, южную Европу. 2. Жизненные формы: ar – деревья и кустарники; an – травянистые однолетники и двулетники; per – травянистые многолетники. 3. Способ заноса: xe – ксенофиты; er – эргасиофиты.

[Note: 1. Homeland of species: NAm – North America; EAs – East Asia; WAs – Western and Central Asia; Med – Mediterranean, including northern Africa, the Balkans, and southern Europe. 2. Lifeforms: ar – trees and shrubs; an – herbaceous annuals (biennials); per – herbaceous perennials. 3. Pathways of species introduction: xe – xenophytes; er – ergasiophytes].

Экологические амплитуды неофитов на градиенте увлажнения весьма различны (рис. 3). Наиболее широкая она у паразита *Cuscuta campestris*, извлекающего воду из растения-хозяина, а не из субстрата, на котором последний произрастает. Влажность субстрата для *Cuscuta campestris* не имеет значения: она – «забота» хозяина. Широкие экологические диапазоны у *Amaranthus albus*, *A. retroflexus*, *Conyza canadensis*, тяготеющих к нарушенным местообитаниям. Узкие – у *Lepidium densiflorum*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Elodea canadensis*. По данным базы геоботанических описаний, из последних трех видов первые два редко встречаются в естественных сообществах дельты р. Волги (отмечены только в двух описаниях), третий – довольно распространенное растение, но обитает только в водной среде.

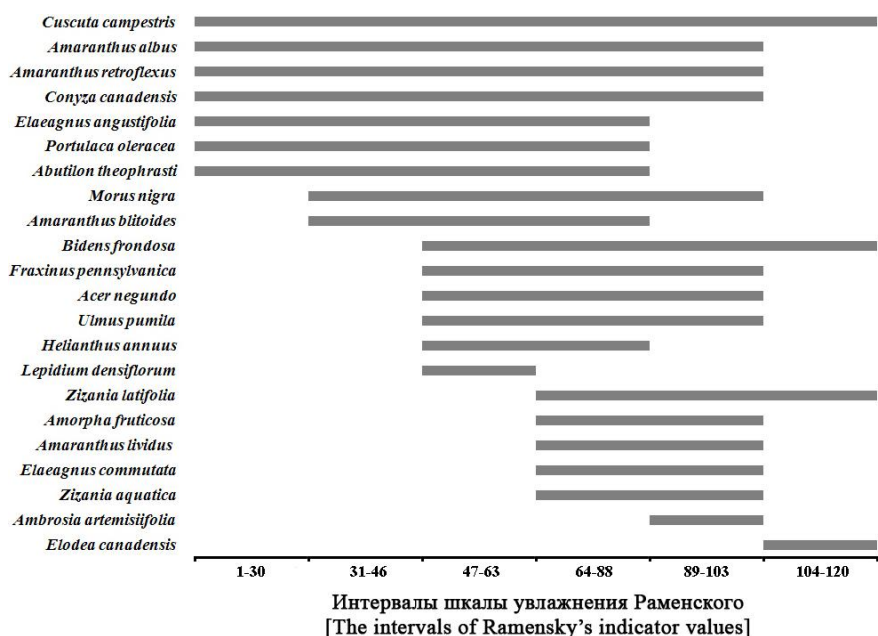


Рис. 3. Экологические амплитуды адвентивных растений на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского
[Fig. 3. Ecological amplitudes of adventitious plants on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

Zizania latifolia на градиенте увлажнения имеет интервал ступеней 64–120-й, т.е. это водные и прибрежно-водные местообитания. Высажено на Дамчикском участке Астраханского государственного заповедника в 50-х гг. прошлого века [32]. Это растение является имяобразующим для названия ассоциации *Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* Krutskikh et al. 2013 [33].

Amorpha fruticosa на шкале увлажнения имеет более узкую амплитуду 64–103-й ступеней. Это растение стали использовать для закрепления песков в Астраханской области в 1912–1915 гг. [34, 35]. В статьях лесоводов 1950-х гг. сообщается, что аморфа хорошо выдерживает затопление в Волго-

Ахтубинской пойме до 30 дней и рекомендуется здесь для культивирования [36, 37]. *Amorpha fruticosa* является имяобразующим названием асс. ***Rubro caesii-Amorphetum fruticosae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004. Эта ассоциация встречается в дельте р. Волги [38]. Нами наблюдались случаи расположения сообществ этой ассоциации на местоположениях, на которых могли бы произрастать фитоценозы ***Bidenti frondosae-Salicetum triandrae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004. В этом случае *Amorpha fruticosa* замещает *Salix triandra*.

Fraxinus pennsylvanica (под названием «ясень зеленый», что соответствует его американскому названию "green ash") может произрастать на более сухих местообитаниях: амплитуда ступеней увлажнения 47–103-й. Ясень зеленый стали выращивать в долине Нижней Волги начиная с 1918 г. В 1930-х гг. его культивировали по всей долине вплоть до взморья Каспия [39]. Были даже начаты «работы по превращению в ясеневые леса камышовых зарослей на повышенных участках дельты Волги» [40, с. 62]. Этот вид приводит к явному изменению в функционировании экосистем, в которые он внедрился. В дельте р. Волги он замещает аборигенный вид *Salix alba* в растительных сообществах асс. ***Phragmito-Salicetum albae*** Golub et E.G. Kuzmina in Golub 2001 и *Salix triandra* в асс. ***Bidenti frondosae-Salicetum triandrae*** [41]. Ветви *Fraxinus pennsylvanica* непригодны для устройства гнезд большинства птиц этого региона. Кроме того, густые стволы ясеня занимают все ярусы в его сообществах, вытесняя травяной полог, что снижает ценность угодий как мест обитания млекопитающих [42]. Как следует из описаний, аккумулярованных в базе данных, в естественных сообществах *Fraxinus pennsylvanica* стал отмечаться в дельте р. Волги с 1929 г.

Elaeagnus angustifolia встречается в диапазоне от пустынного до сыролугового увлажнения. Разводится в садах и парках, часто дичает, уходя из культуры [43], произрастая, как правило, на пойменных землях, которые по каким-либо причинам перестали затопливаться во время половодий. Обычно это происходит после постройки дамб. Нередко данный вид образует пояса в нижней части бэровских бугров. Вместе с видами рода *Tamarix* создает совершенно нетипичные для низовий Волги сообщества, напоминающие среднеазиатские тугаи. *Elaeagnus angustifolia* в дельте р. Волги входит в состав трех ассоциаций: ***Elaeagnetum angustifoliae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004, ***Artemisia austriacae-Elaeagnetum angustifoliae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004, ***Plantagini majoris-Elaeagnetum angustifoliae*** Golub et E.G. Kuzmina 2004 [44].

Acer negundo произрастает в условиях лугово-степного и лугово-болотного увлажнения. Как доминант в растительных сообществах отмечен лишь однажды. Это растение лесоводы стали высаживать в долине Нижней Волги в 20-х гг. прошлого века [45].

Также однократно в качестве доминанта в естественном сообществе в Астраханском заповеднике встретился *Morus nigra* (диапазон ступеней увлажнения 61–103-й), появление которого в дельте р. Волги связано с попыткой развития здесь шелководства в XVII–XVIII вв. [46].

Из ксенофитов доминантом в травяных сообществах часто становится *Bidens frondosa*, произрастающий в широком диапазоне увлажнения от лугово-степного до водных местообитаний (47–120-я ступени). Этот вид в геоботанических описаниях в дельте р. Волги отмечается с 1978 г. и вытесняет аборигенный вид *B. tripartita*. *B. frondosa* стал имяобразующим таксоном союза *Bidenti frondosae-Salicion triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004 и асс. *Bidenti frondosae-Salicetum triandrae* Golub et E.G. Kuzmina 2004, характерных для дельты р. Волги [38].

По происхождению среди неофитов преобладают североамериканские виды, что вполне объяснимо, так как адвентивные растения из юго-восточной Азии, Средиземноморья и южной Европы давно проникли в дельту р. Волги и вошли в группу археофитов. Большим разнообразием по происхождению неофитов обладают сухие местообитания. В интервале ступеней 1–88-й представлены 4 центра происхождения растений, в интервале 89–103-й – 3, в интервале 104–120-й – 2 (рис. 4).

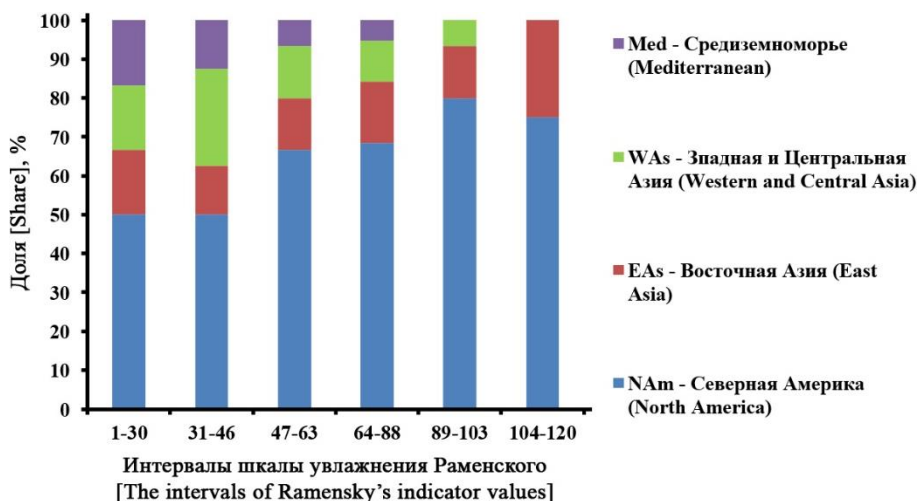


Рис. 4. Соотношение доли видов из разных центров происхождения на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского

[Fig. 4. The ratio of species from different centers of origin on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

Интересно изменение соотношения разных жизненных форм на оси увлажнения (рис. 5). До 64-й ступени увлажнения среди неофитов полностью отсутствуют многолетние травы. Вселенцы представлены только однолетними растениями, деревьями и кустарниками. Доля древесных растений повышается до 104-й степени увлажнения. В водно-болотных и водных местообитаниях адвентивные деревья и кустарники исчезают. Среди аборигенных растений в водно-болотных местообитаниях встречаются дерево *Salix alba* и кустарник *S. triandra* [47]. Доля однолетников максимальна в самых сухих местообитаниях, постепенно снижаясь по мере роста увлажнения местообитаний.

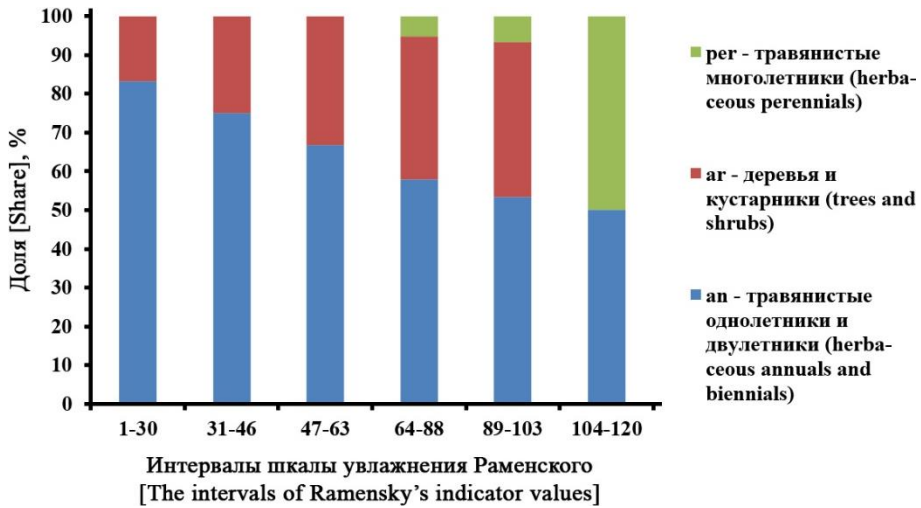


Рис. 5. Соотношение доли видов разных жизненных форм на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского
 [Fig. 5. The ratio of species of different life forms on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

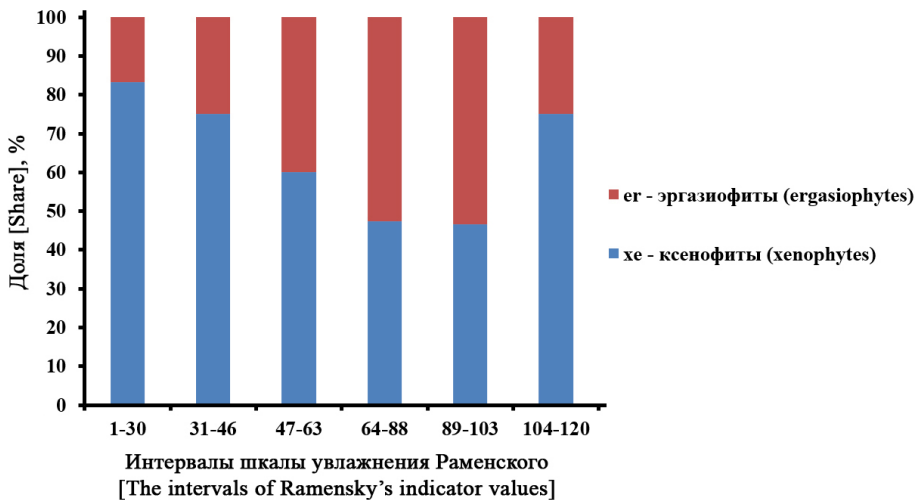


Рис. 6. Соотношение доли видов по способу заноса на градиенте увлажнения по шкале Л.Г. Раменского
 [Fig. 6. The ratio of species of different pathways introduction on the moisture gradient according to Ramensky's indicator values]

Встречаемость ксенофитов наиболее высока на самых сухих местообитаниях, уменьшаясь на более влажных и сырых, за исключением местообитаний прибрежно-водной и водной растительности. Изменение представленности эргазифитов на оси увлажнения имеет противоположный характер (рис. 6).

Выводы

Итак, рассмотрение выборки видов неофитов дельты р. Волги, представленной в большой геоботанической базе данных, показало, что их экологические диапазоны размещения на градиенте увлажнения весьма различны. Наибольшая их встречаемость находится на местообитаниях сухостепного и среднестепного увлажнения. Однако оказалось, что это не совпадает с максимальным пересечением экологических диапазонов произрастания неофитов на градиенте увлажнения, который находится в диапазоне влажнолугового и сыролугового увлажнения. Данное обстоятельство может свидетельствовать о том, что инвазибельность местообитаний определяется не только увлажнением, но и другими факторами среды, выявление которых требует дальнейших исследований.

Установлено, что большим разнообразием по месту происхождения неофитов обладают сухие местообитания. На этих же местообитаниях преобладают однолетние вселенцы, доля которых уменьшается по мере увеличения увлажнения.

Электронная база данных может позволить установить и фитоценотическую приуроченность адвентивных растений. Однако для этого надо иметь хорошо разработанную классификацию растительности, которая, по нашему мнению, для дельты р. Волги еще не существует в удовлетворительном качестве. Наличие хорошей классификации растительности позволило бы создать экспертную систему, с помощью которой, например, 7 985 наших геоботанических описаний можно было бы объективно разнести по синтаксонам разного ранга. И тогда станет возможным судить не только о фитоценотической приуроченности тех или иных адвентивных растений, но и выявить биотопы, в которые они внедряются.

В целом работа подтвердила перспективность использования геоботанической базы данных для анализа адвентизации растительного покрова.

Список источников

1. van Kleunen M., Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chatelain C., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D.L., Patzelt A., Pelser P.B., Baptiste M.P., Poopath M., Schulze M., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Wieringa J.J., Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. 2015. Vol. 525. P. 100–103. doi: 10.1038/nature14910
2. Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., Winter M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brundu G., Capinha C., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Fuentes N., Jäger H., Kartesz J., Kenis M., Kreft H., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A., Mosena A., Moser D., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., van Kleunen M., Walker K., Weigelt P., Yamanaka T., Essl F. No saturation in the accumulation of alien species worldwide // *Nature Communications*. 2017. Vol. 8. Art. 14435. doi: 10.1038/ncomms14435

3. Spear M.J., Walsh J.R., Ricciardi A., Zanden M. The invasion ecology of sleeper populations: prevalence, persistence, and abrupt shifts // *BioScience*. 2021. Vol. 71 (4). P. 357–369. doi:10.1093/biosci/biaa168
4. Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T.M., Carlton J.T., Dawson W., Essl F., Foxcroft L.C., Genovesi P., Jeschke J.M., Kühn I., Liebhold A.M., Mandrak N.E., Meyerson L.A., Pauchard A., Pergl J., Roy H.E., Seebens H., van Kleunen M., Vilà M., Wingfield M.J., Richardson D.M. Scientists' warning on invasive alien species // *Biological Reviews*. 2020. Vol. 95 (6). P. 1511–1534. doi: 10.1111/brv.12627
5. Latombe G., Canavan S., Hirsch H., Kumschick S., Nsikani M.M., Potgieter L.J., Robinson T.B., Saul W.-C., Turner S.C., Wilson J.R.U., Yannelli F.A., Richardson D.M. A four-component classification of uncertainties in biological invasions: implications for management // *Ecosphere*. 2019. Vol. 10. (4). e02669. doi: 10.1002/ecs2.2669
6. Essl F., Lenzner B., Bacher S., Bailey S., Capinha C., Daehler C., Dullinger S., Genovesi P., Hui C., Hulme P.E., Jeschke J.M., Katsanevakis S., Kühn I., Leung B., Liebhold A., Liu C., MacIsaac H.J., Meyerson L.A., Nuñez M.A., Pauchard A., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D.M., Roy H.E., Ruiz G.M., Russell J.C., Sax D.F., Scalera R., Seebens H., Springborn M., Turbelin A., van Kleunen M., von Holle B., Winter M., Zenni R.D., Mattsson B.J., Roura-Pascual N. Drivers of future alien species impacts: an expert-based assessment // *Global Change Biology*. 2020. Vol. 26 (9). P. 4880–4893. doi: 10.1111/gcb.15199
7. Chytrý M., Wild J., Pyšek P., Jarošík V., Dendoncker N., Reginster I., Pino J., Maskell L.C., Vilà M., Pergl J., Kühn I., Joachim H., Spangenberg J.H., Settele J. Projecting trends in plant invasions in Europe under different scenarios of future land-use change // *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21 (1). P. 75–87. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00573.x
8. Bellard C., Jeschke J.M., Leroy B., Mace G.M. Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography // *Ecology and Evolution*. 2018. Vol. 8 (11). P. 5688–5700. doi: 10.1002/ece3.4098
9. Ahmed D.A., Hudgins E.J., Cuthbert R.N., Kourantidou M., Diagne C., Haubrock P.J., Leung B., Liu C., Leroy B., Petrovskii S., Beidas A., Courchamp F. Managing biological invasions: the cost of inaction // *Biological Invasions*. 2022. Vol. 24. P. 1927–1946. doi: 10.1007/s10530-022-02755-0
10. Cuthbert R.N., Diagne C., Hudgins E.J., Turbelin A., Ahmed D.A., Albert C., Bodey T.W., Briski E., Essl F., Haubrock P.J., Gozlan R.E., Kirichenko N., Kourantidou M., Kramer A.M., Courchamp F. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide // *Science of The Total Environment*. 2022. Vol. 819. Art. 153404. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153404
11. Turbelin A.J., Cuthbert R.N., Essl F., Haubrock P.J., Ricciardi A., Courchamp F. Biological invasions are as costly as natural hazards // *Perspectives in Ecology and Conservation*. 2023. doi: 10.1016/j.pecon.2023.03.002
12. McKinney M.L., Lockwood J.L. Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the Next Mass Extinction // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. Vol. 14 (11). P. 450–453. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01679-1
13. Olden J.D., Poff L.N. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization // *The American Naturalist*. 2003. Vol. 162 (4). P. 442–460. doi: 10.1086/378212
14. Bellard C., Cassey P., Blackburn T.M. Alien species as a driver of recent extinctions // *Biology Letters*. 2016. Vol. 12 (2). Art. 20150623. doi: 10.1098/rsbl.2015.0623
15. Davis M.A., Collette M., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating Resources in Plant Communities: A General Theory of Invasibility // *Journal of Ecology*. 2000. Vol. 88 (3). P. 528–534. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x
16. Hudson L.N., Newbold T., Contu S. et al. The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity in Changing Terrestrial Systems) project // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7 (1). P. 145–188. doi: 10.1002/ece3.2579
17. Fristoe T.S., Chytrý M., Dawson W., Essl F., Heleno R., Kreft H., Maurel N., Pergl J., Pyšek P., Seebens H., Weigelt P., Vargas P., Yang Q., Attorre F., Bergmeier E., Bernhardt-Römermann M., Biurrun I., Boch S., Bonari G., Botta-Dukát Z., Bruun H.H., Byun C.,

- Čarni A., Carranza M.L., Catford J.A., Cerabolini B.E.L., Chacón-Madrigal E., Ciccarelli D., Čušterevska R., Ronde I., Dengler J., Golub V., Haveman R., Hough-Snee N., Jandt U., Jansen F., Kuzemko A., Kűzmič F., Lenoir J., Macanović A., Marcenò C., Martin A.R., Michaelitz S.T., Mori A.S., Niinemets Ū., Peterka T., Pielech R., Rašomavičius V., Rūsiņa S., Dias A.S., Šibíková M., Šilc U., Stanisci A., Steven J., Svenning J.-C., Swacha G., van der Plas F., van Kleunen M., Vassilev K. Dimensions of invasiveness: Links between local abundance, geographic range size, and habitat breadth in Europe's alien and native floras // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021. Vol. 118 (22). e2021173118. doi: 10.1073/pnas.2021173118
18. Kalusová V., Chytrý M., Večeřa M., Svenning J.-C., Biurrun I., Kintrová K., Agrillo E., Carli E., Ecker K., Garbolino E., Šibíková M., Šilc U., Axmanová I. Neophyte invasions in European heathlands and scrub // *Biological Invasions*. 2023. Vol. 25. P. 1739–1765. doi: 10.1007/s10530-023-03005-7
19. Раменский Л.Г., Цаценкин Л.Г., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 472 с.
20. Google Earth. URL: <https://www.google.com/earth/about/>
21. Жучкова В.К., Шульгина А.М. Глава V: Русская равнина // *Физико-географическое районирование СССР* / ред. Н.А. Гвоздецкий. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 55–117.
22. Воскресенская Л.М., Бесчетнова Э.И. Агроклиматические ресурсы Астраханской области. Астрахань: Астраханский университет, 2009. 114 с.
23. Свиточ А.А., Клювиткина Т.С. К вопросу о происхождении бэровских бугров северного Прикаспия // *Аридные экосистемы*. 2007. Т. 13, № 33–34. С. 24–39.
24. Голуб В.Б. Опыт использования градиентного анализа при обработке результатов эколого-ботанического профилирования // *Ботанический журнал*. 1983. Т. 68, № 2. С. 257–261.
25. Голуб В.Б. Количественный метод выявления ведущих факторов внешней среды // *Экология*. 1990. № 1. С. 16–20.
26. Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. TURBOVEG a comprehensive data base management system for vegetation data // *Journal of Vegetation Science*. 2001. Vol. 12 (4). P. 589–591. doi: 10.2307/3237010
27. Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Dengler J., Jansen F., Landucci F., Schaminée J.H.J., Aćić S., Agrillo E., Ambarlı D., Angelini P., Apostolova I., Attorre F., Berg C., Bergmeier E., Biurrun I., Botta-Dukát Z., Brisse H., Campos A.J., Carlón L., Čarni A., Casella L., Csiky J., Čušterevska R., Stevanović Z.D., Danihelka J., Bie E.D., Ruffray P., Sanctis M., Dickoré W.B., Dimopoulos P., Dubyna D., Dziuba T., Ejrnæs R., Ermakov N., Ewald J., Fanelli G., Fernández-González F., FitzPatrick Ū., Font X., Itziar G.-M., Gavilán R.G., Golub V., Guarino R., Haveman R., Indreica A., Gürsoy D.I., Jandt U., Janssen J.A.M., Jiroušek M., Kački Z., Kavgacı A., Kleikamp M., Kolomiychuk V., Čuk M.K., Krstonošić D., Kuzemko A., Lenoir J., Lysenko T., Marcenò C., Martynenko V., Michalcová D., Moeslund J.E., Onyshchenko V., Pedashenko H., Pérez-Haase A., Peterka T., Prokhorov V., Rašomavičius V., Rodríguez-Rojo M.P., Rodwell J.S., Rogova T., Ruprecht E., Rūsiņa S., Seidler G., Šibík J., Šilc U., Škvorec Ž., Sopotlieva D., Stančić Z., Svenning J.-C., Swacha G., Tsiripidis I., Turtureanu P., Uğurlu E., Uogintas D., Valachovič M., Vashenyak Y., Vassilev K., Venanzoni R., Virtanen R., Weekes L., Willner W., Wohlgemuth T., Yamalov S. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots // *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19 (1). P. 173–180. doi: 10.1111/avsc.12191
28. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. *Flora Europaea* on CD-ROM. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
29. Голуб В.Б., Добрачев Ю.П., Пастушенко Н.Ф., Яковлева Е.П. О способах оценки экологических условий местообитаний по шкалам Л.Г. Раменского // *Биологические науки: научные доклады высшей школы*. 1978. № 7. С. 131–136.
30. Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и

- синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. XII (4). С. 4–22. doi: 10.24411/2072-8816-2018-10031
31. Лактионов А.П. Флора Астраханской области. Астрахань : Астраханский университет, 2009. 296 с.
 32. Сафонов Г.Е. Новые адвентивные растения во флоре Астраханской области // Бюллетень главного ботанического сада. 1982. Вып. 124. С. 48–49.
 33. Крутских Е.В., Литвинова Н.В., Голуб В.Б. *Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* ass. nova в дельте р. Волги // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3 (7). С. 2150–2152.
 34. Готшалк Ф.И. Опыт закрепления песков и хозяйство в южной полупустыне (Хошеутовский закрепляемый участок Астраханской губернии) // Сборник статей по песчано-овражным работам. Петроград, 1915. Вып. 4. С. 1–124.
 35. Васьяковский Н.Ф. Лесные культуры в Астраханской области // Лесное хозяйство. 1949. № 10. С. 45–46.
 36. Трещевский И.В., Кондратьев Н.П. О лесных культурах Волго-Ахтубинской поймы // Научные доклады высшей школы. Лесинженерное дело. 1958. № 3. С. 17–20.
 37. Рубанов Б.В. Особенности создания лесокультур в Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги // Лесное хозяйство. 1959. № 11. С. 27–32.
 38. Golub V.B., Kuzmina E.G. Communities of the all. *Bident frondosae-Salicion triandrae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley // Самарская Лука : бюллетень. 2004. Т. 15. Р. 194–204.
 39. Аккерман А.С., Новиков И.А. Из опыта создания лесных культур на Волго-Ахтубинской пойме // Лесное хозяйство. 1957. № 1. С. 56–60.
 40. Розов К.Л. О реконструкции ветляльников Волго-Ахтубинской поймы // Лесное хозяйство. 1955. № 11. С. 59–62.
 41. Golub V.B. Communities of the *Asparago-Salicion albae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley (*Galio rubioidis-Salicion albae* suball. nova) // Український фітоценологічний збірник. Сер. А: Фітосоціологія. Київ : Фітосоціоцентр, 2001. № 1 (17). Р. 17–28.
 42. Литвинова Н.В. История и последствия интродукции *Fraxinus pensylvanica* Marshal в Астраханском государственном заповеднике // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2022. Вып. 31. С. 207–221. doi: 10.24412/cl-31646-2686-7117-2022-31-207-221
 43. Лактионов А.П. Род 1 (5472) *Elaeagnus* L. – Лох // Флора Нижнего Поволжья. М. : Т-во научных изданий КМК, 2018. Т. 2: Раздельнолепестные двудольные растения. С. 371–376.
 44. Голуб В.Б., Кузьмина Е.Г. Сообщества с доминированием *Elaeagnus angustifolia* в долине Нижней Волги // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Спец. вып., ч. 2: Природное наследие России. С. 317–322.
 45. Русакова Е.Г. Заболотная М.В. Основные древесные породы лесного фонда Астраханской области // Естественные науки. 2011. № 1 (34). С. 22–31.
 46. Радкевич В.А. Великий шелковый путь. М. : Агропромиздат, 1990. 240 с.
 47. Голуб В.Б., Бондарева В.В. Сообщества класса *Salicetea purpureae* в долине Нижней Волги // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. Т. 11, № 2. С. 21–57.

References

1. van Kleunen M, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E, Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Groom QJ, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent DL, Patzelt A, Pelser PB, Baptiste MP, Poopath M, Schulze M, Seebens H, Shu W, Thomas J, Velays M, Wieringa JJ, Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*. 2015;525:100-103. doi: 10.1038/nature14910

2. Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brundu G, Capinha C, Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jäger H, Kartesz J, Kenis M, Kreft H, Kühn I, Lenzner B, Liebhold A, Mosena A, Moser D, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy HE, Scalera R., Schindler S, Štajerová K, Tokarska-Guzik B, van Kleunen M, Walker K, Weigelt P, Yamanaka T, Essl F. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*. 2017;8:14435. doi: 10.1038/ncomms14435
3. Spear MJ, Walsh JR, Ricciardi A, Zanden M. The invasion ecology of sleeper populations: prevalence, persistence, and abrupt shifts. *BioScience*. 2021;71(4):357-369. doi:10.1093/biosci/biaa168
4. Pyšek P, Hulme PE, Simberloff D, Bacher S, Blackburn TM, Carlton JT, Dawson W, Essl F, Foxcroft LC, Genovesi P, Jeschke JM, Kühn I, Liebhold AM, Mandrak NE, Meyerson LA, Pauchard A, Pergl J, Roy HE, Seebens H, van Kleunen M, Vilà M, Wingfield MJ, Richardson DM. Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*. 2020;95(6):1511-1534. doi: 10.1111/brv.12627
5. Latombe G, Canavan S, Hirsch H, Kumschick S, Nsikani MM, Potgieter LJ, Robinson TB, Saul WC, Turner SC, Wilson JR, Yannelli FA, Richardson DM. A four-component classification of uncertainties in biological invasions: implications for management. *Ecosphere*. 2019;10(4):e02669. doi: 10.1002/ecs2.2669
6. Essl F, Lenzner B, Bacher S, Bailey S, Capinha C, Daehler C, Dullinger S, Genovesi P, Hui C, Hulme PE, Jeschke JM, Katsanevakis S, Kühn I, Leung B, Liebhold A, Liu C, MacIsaac HJ, Meyerson LA, Nuñez MA, Pauchard A, Pyšek P, Rabitsch W, Richardson DM, Roy HE, Ruiz GM, Russell JC, Sax DF, Scalera R, Seebens H, Springborn M, Turbelin A, van Kleunen M, von Holle B, Winter M, Zenni RD, Mattsson BJ, Roura-Pascal N. Drivers of future alien species impacts: an expert-based assessment. *Global Change Biology*. 2020;26(9):4880-4893. doi: 10.1111/gcb.15199
7. Chytrý M, Wild J, Pyšek P, Jarošík V, Dendoncker N, Reginster I, Pino J, Maskell LC, Vilà M, Pergl J, Kühn I, Joachim H, Spangenberg JH, Settele J. Projecting trends in plant invasions in Europe under different scenarios of future land-use change. *Global Ecology and Biogeography*. 2012;21(1):75-87. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00573.x
8. Bellard C, Jeschke JM, Leroy B, Mace GM. Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography. *Ecology and Evolution*. 2018;8(11):5688-5700. doi: 10.1002/ece3.4098
9. Ahmed DA, Hudgins EJ, Cuthbert RN, Kourantidou M, Diagne C, Haubrock PJ, Leung B, Liu C, Leroy B, Petrovskii S, Beidas A, Courchamp F. Managing biological invasions: the cost of inaction. *Biological Invasions*. 2022;24:1927-1946. doi: 10.1007/s10530-022-02755-0
10. Cuthbert RN, Diagne C, Hudgins EJ, Turbelin A, Ahmed DA, Albert C, Bodey TW, Briski E, Essl F, Haubrock PJ, Gozlan RE, Kirichenko N, Kourantidou M, Kramer AM, Courchamp F. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide. *Science of The Total Environment*. 2022;819:153404. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153404
11. Turbelin AJ., Cuthbert RN., Essl F, Haubrock PJ, Ricciardi A. Courchamp F. Biological invasions are as costly as natural hazards. *Perspectives in Ecology and Conservation*. 2023;21(2):143-150. doi: 10.1016/j.pecon.2023.03.002
12. McKinney ML, Lockwood JL. Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the Next Mass Extinction. *Trends in Ecology & Evolution*. 1999;14(11):450-453. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01679-1
13. Olden JD, Poff LN. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*. 2003;162(4):442-460. doi: 10.1086/378212
14. Bellard C, Cassey P, Blackburn TM. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*. 2016;12(2):20150623. doi: 10.1098/rsbl.2015.0623
15. Davis MA, Colledge M, Grime JP, Thompson K. Fluctuating Resources in Plant Communities: A General Theory of Invasibility. *Journal of Ecology*. 2000;88(3):528-534. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x

16. Hudson LN, Newbold T, Contu S et al. The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity in Changing Terrestrial Systems) project Ecology and Evolution. 2017;7(1):145-188. doi: 10.1002/ece3.2579
17. Fristoe TS, Chytrý M, Dawson W, Essl F, Heleno R, Kreft H, Maurel N, Pergl J, Pyšek P, Seebens H, Weigelt P, Vargas P, Yang Q, Attorre F, Bergmeier E, Bernhardt-Römermann M, Biurrun I, Boch S, Bonari G, Botta-Dukát Z, Bruun HH, Byun C, Čarni A, Carranza ML, Catford JA, Cerabolini BEL, Chacón-Madrigal E, Ciccarelli D, Čuštěrevska R, Ronde I, Dengler J, Golub V, Haveman R, Hough-Snee N, Jandt U, Jansen F, Kuzemko A, Kůzmič F, Lenoir J, Macanović A, Marcenò C, Martin AR, Michaletz ST, Mori AS, Niinemets Ü, Peterka T, Pielech R, Rašomavičius V, Růšina S, Dias AS, Šibíková M, Šilc U, Stanisci A, Steven J, Svenning JC, Swacha G, van der Plas F, van Kleunen M, Vassilev K. Dimensions of invasiveness: Links between local abundance, geographic range size, and habitat breadth in Europe's alien and native floras. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021;118(22):e2021173118. doi: 10.1073/pnas.2021173118
18. Kalusová V, Chytrý M, Večeřa M, Svenning JC, Biurrun I, Kintrová K, Agrillo E, Carli E, Ecker K, Garbolino E, Šibíková M, Šilc U, Axmanová I. Neophyte invasions in European heathlands and scrub. *Biological Invasions*. 2023;25:1739-1765. doi: 10.1007/s10530-023-03005-7
19. Ramensky LG, Tsatsenkin LG, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu. [Ecological assessment of forage lands based on vegetation cover]. Moscow: Gosudarstvennoe izdatel'stvo sel'skohozyajstvennoy literatury; 1956. 472 p. In Russian
20. Google Earth. URL: <https://www.google.com/earth/about/>
21. Zhuchkova VK, Shul'gina AM Glava V. Russkaya ravnina [Chapter V. Russian Plain]. Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie SSSR [Physico-geographical zoning of the USSR]. Gvozdet'skiy N.A., editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1968. pp. 55-117. In Russian
22. Voskresenskaya LM, Beschetnova EI. Agroklimaticheskie resursy Astrahanskoy oblasti [Agroclimatic resources of the Astrakhan region]. Astrakhan': Astrakhan' University Publ.; 2009. 114 p. In Russian
23. Svitoch AA, Klyuvitkina TS. K voprosu o proiskhozhdenii berovskikh bugrov severnogo Prikaspiya [To the question of the origin of Baer knolls from the northern Caspian region]. *Aridnye ekosistemy – Arid ecosystems*. 2007;13(33–34):24-39. In Russian
24. Golub VB Opyt ispol'zovaniya gradientnogo analiza pri obrabotke rezul'tatov ekologo-botanicheskogo profilirovaniya [An attempt of utilization of gradient analysis in the treatment of the results of ecologo-botanical profiling]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1983;68(2):257-261. In Russian
25. Golub VB Kolichestvennyy metod vyyavleniya vedushchikh faktorov vneshney sredy [Quantitative method for identifying leading environmental factors]. *Ekologiya – Russian Journal of Ecology*. 1990;1:16-20. In Russian
26. Hennekens SM, Schaminée JHJ. TURBOVEG a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*. 2001;12(4):589-591. doi: 10.2307/3237010
27. Chytrý M, Hennekens SM, Jiménez-Alfaro B, Knollová I, Dengler J, Jansen F, Landucci F, Schaminée JHJ, Aćić S, Agrillo E, Ambarlı D, Angelini P, Apostolova I, Attorre F, Berg C, Bergmeier E, Biurrun I, Botta-Dukát Z, Brisse H, Campos AJ, Carlón L, Čarni A, Casella L, Csiky J, Čuštěrevska R, Stevanović ZD, Danihelka J, Bie ED, Ruffray P, Sanctis M, Dickoré WB, Dimopoulos P, Dubyna D, Dziuba T, Ejmaes R, Ermakov N, Ewald J, Fanelli G, Fernández-González F, FitzPatrick Ú, Font X, Itziar GM, Gavilán RG, Golub V, Guarino R, Haveman R, Indreica A, Gürsoy DI, Jandt U, Janssen JAM, Jiroušek M, Kącki Z, Kavgacı A, Kleikamp M, Kolomiychuk V, Čuk MK, Krstonošić D, Kuzemko A, Lenoir J, Lysenko T, Marcenò C, Martynenko V, Michalcová D, Moeslund JE, Onyshchenko V, Pedashenko H, Pérez-Haase A, Peterka T, Prokhorov V, Rašomavičius V, Rodríguez-Rojo MP, Rodwell JS, Rogova T, Ruprecht E, Růšina S, Seidler G, Šibík J, Šilc U, Škvorec Ž,

- Sopotlieva D, Stančić Z, Svenning JC, Swacha G, Tsiripidis I, Turtureanu P, Uğurlu E, Uogintas D, Valachović M, Vashenyak Y, Vassilev K, Venanzoni R, Virtanen R, Weekes L, Willner W, Wohlgemuth T, Yamalov S. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(1):173-180. doi: 10.1111/avsc.12191
28. Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. Flora Europaea on CD-ROM. Cambridge: Cambridge University Press. 2001.
 29. Golub VB, Dobrachev YuP, Pastushenko NF, Yakovleva EP. O sposobah ocenki ekologicheskikh usloviy mestoobitaniy po shkalam L.G. Ramenskogo [On methods for assessing the ecological conditions of habitats using LG. Ramensky indicator values]. *Biologicheskie nauki. Nauchnye doklady vysshey shkoly*. 1978;7:131-136. In Russian
 30. Baranova OG, Shcherbakov AV, Senator SA, Panasenko NN, Sagalaev VA, Saksonov SV. Osnovnye terminy i ponyatiya, ispol'zuemye pri izuchenii chuzherodnoy i sinantropnoy flory [The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy-Phytodiversity of Eastern Europe*. 2018;12(4):4-22. doi: 10.24411/2072-8816-2018-10031. In Russian
 31. Laktionov AP. Flora Astrahanskoj oblasti [Flora of the Astrakhan region]. Astrahan: Astrakhan University Publ.; 2009. 296 p. In Russian
 32. Safonov GE. Novye adventivnye rasteniya vo flore Astrakhanskoy oblasti [New adventive plants in the flora of the Astrakhan region]. *Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada – Byulleten main botanical garden*. 1982;124:48-49. In Russian
 33. Krutskih EV, Litvinova NV, Golub VB. *Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* ass. nova v del'te r. Volgi [*Salvinio natantis–Zizanietum latifoliae* Krutskih ass. nova in the river delta Volga]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk – Izvestiya of Samara scietific center of Russian academy of sciences*. 2013;15;3(7):2150-2152. In Russian
 34. Gotshalk FI. Opyt zakrepleniya peskov i khozyaystvo v yuzhnoy polupustyne (Khosheutovskiy zakreplyaemyy uchastok Astrakhanskoy gubernii) [Experience of sand fastening and management in the southern semi-desert (Khosheutovskiy fastening site of the Astrakhan' province)]. *Sbornik statey po peshano-ovrazhnym rabotam*. Petrograd: 1915;4:1-124. In Russian
 35. Vas'kovskiy NF. Lesnye kul'tury v Astrakhanskoy oblasti [Forest crops in the Astrakhan' region]. *Lesnoe khozyaystvo*. 1949;10:45-46. In Russian
 36. Treshchevskiy IV, Kondrat'ev NP. O lesnykh kul'turakh Volgo-Akhtubinskoy poymy [About forest cultures of the Volga-Akhtuba floodplain]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Lesoinzhenernoe delo*. 1958;3:17-20. In Russian
 37. Rubanov BV. Osobennosti sozdaniya lesokul'tur v Volgo-Ahtubinskoy poyme i del'te Volgi [Features of forest crops creating in the Volga-Akhtuba floodplain and the Volga delta]. *Lesnoe hozyajstvo*. 1959;11:27-32. In Russian
 38. Golub VB, Kuzmina EG. Communities of the all. *Bidenti frondosae–Salicion triandrae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley. *Byulleten': Samarskaya Luka*. 2004;15:194-204.
 39. Akkerman AS, Novikov IA. Iz opyta sozdaniya lesnykh kul'tur na Volgo-Akhtubinskoy poyme [From the experience of forest crops creating in the Volga-Akhtuba floodplain]. *Lesnoe hozyajstvo*. 1957;1:56-60. In Russian
 40. Rozov KL. O rekonstruktsii vetlyannikov Volgo-Akhtubinskoy poymy [On the reconstruction of the willow forests of the Volga-Akhtuba floodplain]. *Lesnoe hozyajstvo*. 1955;11:59-62. In Russian
 41. Golub VB. Communities of the *Asparago-Salicion albae* all. nova on the territory of the Lower Volga Valley (*Galio rubiodis-Salicion albae* suball. nova). *Ukrains'kiy fitotsenologichnyy zbirnik. Ser. A. Fitosociologiya. Fitosociocentr*. 2001;1(17):17-28.
 42. Litvinova NV. Istoriya i posledstviya introduktsii *Fraxinus pensylvanica* Marshal v Astrahanskom gosudarstvennom zapovednike [History and consequences of the introduction of *Fraxinus pensylvanica* Marshall in the Astrakhan state reserve]. *Trudy Mordovskogo*

- gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha. 2022;31:207-221. doi: 10.24412/cl-31646-2686-7117-2022-31-207-221 In Russian
43. Laktionov AP. *Rod 1 (5472) Elaeagnus L. – Lokh. Flora Nizhnego Povolzh'ya. T. 2. Razdel'nolepestnye dvudol'nye rasteniya* [Flora of the Lower Volga region. T. 2. Dicotyledonous plants]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018. pp. 371-376. In Russian
 44. Golub VB, Kuz'mina EG. Soobshchestva s dominirovaniem *Elaeagnus angustifolia* v doline Nizhney Volgi [Communities with *Elaeagnus angustifolia* predominating in the Lower Volga Valley]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. Spetsial'nyy vypusk. Chast' 2. "Prirodnoe nasledie Rossii"*. 2004;317-322. In Russian
 45. Rusakova EG, Zabolotnaya MV. Osnovnye drevesnye porody lesnogo fonda Astrahanskoy oblasti [Basic wood species of forest resources of Astrakhan region]. *Estestvennyye nauki*. 2011;1(34):22-31. In Russian
 46. Radkevich VA. Velikiy shelkovyy put' [***]. Moscow: Agropromizdat, 1990. 240 p. In Russian
 47. Golub VB, Bondareva VV. Soobshchestva klassa *Salicetea purpureae* v doline Nizhney Volgi [Plant communities of the class *Salicetea purpureae* in the Lower Volga Valley]. *Fitoraznობrazie Vostochnoy Evropy – Phytodiversity of Eastern Europe*. 2017;11(2):21-57. In Russian

Информация об авторах:

Чувашов Андрей Викторович – инженер-исследователь лаборатории исследования экосистем Самарского федерального исследовательского центра РАН, Института экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия).

E-mail: andrei.chuwashov@yandex.ru

Голуб Валентин Борисович – д-р биол. наук, профессор, г.н.с. лаборатории исследования экосистем Самарского федерального исследовательского центра РАН, Института экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/000-0003-3973-6608>

E-mail: vbgolub2000@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Andrey V. Chuwashov, Research engineer, Laboratory of Research Ecosystem, Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences (Tolyatti, Russian Federation).

E-mail: andrei.chuwashov@yandex.ru

Valentin B. Golub, Dr. Sci. (Biol.) Professor, Laboratory of Research Ecosystem, Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Institute of Ecology of Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences (Tolyatti, Russian Federation)

ORCID: <https://orcid.org/000-0003-3973-6608>

E-mail: vbgolub2000@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 20.09.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 22.12.2023.

The article was submitted 20.09.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 22.12.2023.