

ПРИРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА ГЕОСИСТЕМ

УДК 581.524.2:[502.2:379.844](470.54-25)

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ФАКТОРЫ АДВЕНТИЗАЦИИ ПОДЛЕСКА В ЛЕСОПАРКАХ КРУПНОГО ГОРОДА

© 2018 г. Д. В. Веселкин*, А. А. Коржиневская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

**e-mail: denis_v@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 25.05.2017 г.

Принята в печать 22.03.2018 г.

Изучена роль факторов урбанизации, фрагментации местообитаний и структуры лесных насаждений в распространении адвентивных растений подлеска в лесопарках Екатеринбурга. Выполнены учеты подроста и взрослых особей подлеска на 11 трансектах, проанализировано 103 геоботанических описания на круговых площадках 400 м². Первая гипотеза состояла в том, что с ростом урбанизации видовое богатство и обилие адвентивных растений увеличивается, а аборигенных – снижается. Она подтверждена частично. С ростом урбанизации богатство и обилие адвентивных растений увеличиваются, но доля аборигенных – не снижаются. Вторая гипотеза состояла в том, что степень адвентизации подлеска выше на границах лесопарков по сравнению с их внутренними частями. Она не подтверждена. Краевой эффект, т.е. изменение признаков состояния подлеска от границ в глубь насаждений не установлен ни в отношении группы аборигенных, ни в отношении группы адвентивных видов. Третья гипотеза определяла, что степень адвентизации подлеска выше на участках лесопарков, примыкающих к дорогам, и с длительно существующими границами насаждений. Она подтверждена частично. С одной стороны, степень адвентизации подлеска выше на участках вблизи дорог по сравнению с участками вблизи пустырей. Но, с другой стороны, она выше на участках с недавно возникшими границами насаждений по сравнению с участками с длительно существующими границами.

Ключевые слова: инвазии растений, чужеродные растения, лесопарки, урбанизация, урбанизированные территории, фрагментация местообитаний, краевой эффект, границы насаждений, антропогенные местообитания, подлесок, разнообразие растений

DOI: 10.1134/S2587556618040167

Урбанизация – один из основных факторов трансформации ландшафтов Земли. Ее уровень в России выше, чем в среднем в мире: доля городского населения России превысила 50% в конце 1950-х годов и составляла 74% в 2014 г. [8], а в мире в целом 50%-й порог доли горожан был превышен только в 2008 г. [28]. Прогнозируется, что урбанизация будет возрастать и в России, и в мире [8, 28]. Это определяет актуальность изучения ее последствий для организмов и сообществ.

Биота городов изменяется вследствие нескольких основных процессов [33]: 1) трансформации и замены естественных местообитаний искусственными и управляемыми; 2) фрагментации местообитаний; 3) деградации местообитаний; 4) распространения чужеродных видов. Эти процессы универсальны, отчасти взаимосвязаны и индицируют современный период развития ландшафтов планеты – антропоцен [10].

Города – это центры проникновения, натурализации и распространения чужеродных растений [25, 31]. Они преимущественно осваивают

местообитания с низким уровнем стресса и с высокой частотой или интенсивностью нарушений [13], антропогенно трансформированные [16, 26] и фрагментированные [7, 21, 30]. Фрагментация сопровождается усилением краевых эффектов [18, 32] и часто приводит к соседству лесных фрагментов с дорогами. На таких границах создаются дополнительные условия для загрязнения и вселения чужеродных видов [21, 24]. Дополнительный фактор трансформации растительности в городах – поступление повышенных количеств азота [1], также ведущее к активизации инвазий [30].

Таким образом, механизмы, определяющие уровень распространения чужеродных растений в городах, многообразны. Авторы данной статьи интересовались, какие из них можно считать основными для адвентизации растительности лесопарков крупного города во внутриконтинентальной части Евразии.

Цель статьи – на примере древесных растений подлеска лесопарков Екатеринбурга оценить относительную важность урбанизации и фрагмен-

тации, а также особенностей структуры границ насаждений для распространения чужеродных растений в отдельных местообитаниях.

Исследования этих процессов в городах широко распространены [14, 15, 17, 19, 22]. Но экстраполяция их результатов на иные ситуации не оправдана. Во-первых, зависимости между урбанизированностью и фрагментированностью местообитаний и разнообразием растений могут быть неодинаковыми в разных пространственных масштабах, например, в масштабах флор (уровень γ -разнообразия) и местообитаний (уровень α -разнообразия) [6, 14]. Во-вторых, закономерности трансформации растительности, установленные в одних регионах, не обязательно воспроизведутся в другом регионе. На недостаточную широту исследований пространственных закономерностей инвазий растений обращалось специальное внимание [8, 30].

Поэтому мы считаем оправданным на примере растений подлеска лесопарков крупного города проверить справедливость трех гипотез: 1) с ростом уровня урбанизации видовое богатство в масштабе местообитаний и обилие адвентивных древесных растений подлеска увеличиваются, а аборигенных — снижаются; 2) степень адвентизации подлеска выше на границах лесопарков, по сравнению с внутренними частями насаждений; 3) степень адвентизации подлеска выше на участках вблизи дорог, чем вблизи пустырей, и вблизи давно существующих границ по сравнению с участками с недавно возникшими границами. Гипотезы основываются на предположениях о положительной сопряженности между уровнем и/или продолжительностью нарушений местообитаний, доступностью участков для потока поллютантов и диаспор и уровнем адвентизации растительности.

Район и методика исследований. Екатеринбург — крупный промышленный и административный центр на Среднем Урале с населением 1.5 млн чел.; городские леса и лесопарки занимают почти треть (15.3 тыс. га) его площади [12]. Он расположен в южнотаежной подзоне лесной зоны. В окрестностях преобладают сосновые с лиственницей травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса [5] на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Территория сильно загрязнена из-за большого числа предприятий и автомобилей [2, 9].

Исследования проведены в лесопарке “Юго-Западный”. Сосновые древостои здесь естественного происхождения, возраст деревьев первого яруса — 90–120 лет. Тип лесорастительных условий в местах учета соответствует разнотравной группе типов леса, приуроченных к транзитным элементам рельефа [3]. Почвы средне- и слабокаменистые типичные и оподзоленные буроземы,

сформированные в условиях хорошего дренажа; основные направления их трансформации под влиянием урбанизации — подщелачивание верхних горизонтов на 0.2–0.5 ед. рН по сравнению с фоном, накопление обменных оснований, увеличение насыщения обменного комплекса кальцием и обогащение подвижными формами азота [4].

Лесопарк состоит из четырех пространственно разделенных автодорогами или пустырями (с разрывами 100–200 м) лесных массивов площадью 40–150 га. Места размещения пробных площадей подбирались так, чтобы на них не было свежих, масштабных и/или целенаправленных антропогенных нарушений почвенного покрова (дорог и раскопов) и древостоя (пожаров и рубок).

Термином “граница насаждения” обозначена разделительная полоса между нефрагментированным лесным массивом и прилегающим безлесным пространством (дорога или пустырь). Для изучения состояния подлеска на границах насаждений использован метод трансект. Трансекта — серия из 9(6)–10(11) учетных круговых площадок радиусом 11.28 м (площадь — 400 м²) с взрослым деревом *Pinus sylvestris* L. в центре, заложенных от границы насаждения в глубь лесного массива вдоль прямой линии через 23–30 м. Первую площадку полукруглой формы закладывали непосредственно на границе насаждения. Трансекты заложены В.А. Галако и В.Э. Власенко (Ботанический сад УрО РАН) и Д.В. Веселкиным. Трансекты подразделены в зависимости от давности возникновения границы насаждения и типа границы (табл. 1). Границы, которые возникли не более 7 лет назад, обозначали как молодые. Старыми считали границы, возникшие не менее 20 лет назад. По типу трансекты подразделены на (1) примыкающие к дорогам с интенсивным движением автомобилей и (2) примыкающие к пустырям (незастроенным участкам без автомобильных дорог). Первые площадки трансект удалены от центра города на 5.2–6.7 км, от ближайших районов жилой застройки — на 0.2–1.2 км.

Характеристики “удаление первой площадки от центра города” и “удаление первой площадки от ближайшего жилого дома” не независимы. Коэффициент корреляции Пирсона между ними $r = +0.41$, $P = 0.2063$ при $n = 11$ (учетная единица — трансекта) и $r = +0.49$, $P < 0.0001$ при $n = 103$ (учетная единица — площадка). Эти характеристики по-разному описывают градиент урбанизации. Поэтому была введена интегральная переменная — “степень урбанизации”. Это — взятая с обратным знаком средняя из характеристик “удаление первой площадки от центра города” и “удаление первой площадки от ближайшего жилого дома” после предварительной стандартизации переменных ($x' = [x - avg]/std$, где x' — стандарти-

Таблица 1. Характеристики трансект

№ трансекты	Удаление (м) первой площадки		Степень урбанизации	Граница		Число площадок
	от центра города	от ближайшего жилого дома		тип	возраст	
1	5200	400	1.40	дорога	молодая	8
2	5500	500	0.91	дорога	молодая	9
3	5900	700	-0.05	дорога	молодая	10
5	5800	1200	-0.78	пустырь	молодая	9
6	6000	1000	-0.72	пустырь	молодая	10
7	5900	800	-0.13	пустырь	старая	10
8	5700	370	0.77	пустырь	старая	10
9	6000	580	-0.01	дорога	старая	11
11	6700	1100	-1.80	дорога	старая	10
14	6300	240	0.23	дорога	старая	6
15	5800	450	0.56	дорога	старая	10

зированные величины, x – исходные величины, avg – среднее арифметическое, std – стандартное отклонение). Характеристика “степень урбанизации” одинаково связана с удалением трансекты от центра города и с удалением от ближайшего жилого дома (в обоих случаях $r = -0.84$, $P = 0.0012$, $n = 11$).

Учеты кустарников и деревьев подлеска. В феврале–марте 2016 г. выполнено 103 описания групп деревьев подлеска и кустарников. Учитывали их живые особи, которые выше толщины снежного покрова, т.е. выше 40–50 см. Исходные оценки видового богатства – число видов на 400 м², численности (плотности) – число особей на 400 м². Числа видов и особей на первых полукруглых площадках площадью 200 м² корректировали. Числа видов корректировали на основании поправочных повышающих коэффициентов, рассчитанных по результатам сопоставления оценок видового богатства на 54 полных и соответственно 108 половинных площадках. Числа особей на половинных площадках умножали на 2. Деревья и кустарники учитывали, регистрируя их возрастную категорию. Критерием отнесения деревьев и кустарников к взрослым особям было генеративное возрастное состояние (если его можно было идентифицировать) или диаметр ствола больше 1 см на высоте 1.3 м. К взрослым кустарникам также относили особи с выраженным кущением, т.е. с двумя и большим числом стволиков. Особи, не соответствующие этим критериям, относили к подросту.

Статистический анализ. Для сравнения двух величин использовали t -критерий Стьюдента и однофакторный дисперсионный анализ (F -критерий Фишера). Тесноту связи между двумя переменными характеризовали с помощью коэффи-

циента корреляции Пирсона (r). В множественной регрессии в качестве факторов изменчивости состояния подлеска анализировали: 1) степень урбанизации; 2) удаление от границы в глубь насаждения; 3) возраст границы (использовали численную кодировку: 0 – молодые границы; 1 – старые границы); 4) тип границы (использовали численную кодировку: 0 – трансекта примыкает к пустырю; 1 – трансекта примыкает к дороге). Уравнения множественной линейной регрессии строили без отсеивания переменных. При обсуждении результатов множественной регрессии приведены стандартизированные частные коэффициенты регрессии (β -коэффициенты). Через символ \pm приведена стандартная ошибка. Во всех случаях размах величин – размах между минимальным и максимальным значением. Расчеты выполнены в STATISTICA 10.0.

Результаты исследований. На 103 площадках зарегистрировано 46 видов деревьев и кустарников, входящих в ярус подлеска, из которых 21 – аборигенные и 25 – адвентивные. Среди аборигенных видов по плотности особей преобладают *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и *Lonicera xylosteum*; среди адвентивных – *Malus baccata*, *Acer negundo* и *Cotoneaster lucidus*. Среднее на площадку 400 м² богатство – около 10 видов (табл. 2). Средняя для 103 описаний доля адвентивных видов – $33 \pm 1\%$ (0–69%). Средняя суммарная плотность всех особей – около 100 особей на 400 м². Средняя доля особей адвентивных видов на площадке – $27 \pm 2\%$ (0–89%). Доля особей чужеродных видов среди подроста ($31 \pm 3\%$; 0–100) по сравнению с категорией взрослых особей ($23 \pm 2\%$; 0–84) значимо выше ($t = 2.80$; $P = 0.0056$; $n = 103$).

Богатство аборигенных растений подлеска не изменяется в связи с рассмотренными харак-

Таблица 2. Средние характеристики признаков состояния подлеска

Признак	Параметр	Категория		
		аборигенные	адвентивные	аборигенные + адвентивные
Видовое богатство, видов на 400 м ²	<i>avg</i> ± <i>SE</i> [*] <i>min</i> – <i>max</i>	6.6 ± 0.2 2–10	3.5 ± 0.2 0–9	10.1 ± 0.3 3–16
Плотность, особей на 400 м ² :				
	подрост	<i>avg</i> ± <i>SE</i> <i>min</i> – <i>max</i>	33.7 ± 2.6 0–133	19.8 ± 2.6 0–151
взрослые	<i>avg</i> ± <i>SE</i> <i>min</i> – <i>max</i>	37.2 ± 2.0 4–122	11.1 ± 1.0 0–60	48.2 ± 2.2 7–124
подрост + взрослые	<i>avg</i> ± <i>SE</i> <i>min</i> – <i>max</i>	70.8 ± 3.9 11–208	30.9 ± 3.3 0–211	101.7 ± 5.2 13–274

**avg* – среднее значение; *min*–*max* – размах.

теристиками местообитаний. Богатство адвентивных растений и вследствие этого суммарное богатство аборигенных и адвентивных видов значимо определяются степенью урбанизации и типом границы насаждения (табл. 3). Общее число видов в описании и число адвентивных видов увеличиваются при приближении к центру города и/или к жилым кварталам и на трансектах вблизи дорог по сравнению с трансектами вблизи пустырей (рис. 1). Собственно краевой эффект в отношении богатства подлеска не обнаружен, поскольку не установлено связи между числом видов на площадке и удалением от границы насаждения в глубь него.

Плотность особей аборигенных растений преимущественно детерминирована возрастом границы. Особей аборигенных видов больше вблизи

старых границ, по сравнению с трансектами вблизи молодых границ (рис. 2). Значимые β -коэффициенты при предикторе “возраст границы” для всех характеристик плотности особей аборигенных видов указывают, что положительная связь с возрастом границы в той или иной степени проявляется как в отношении подростка, так и в отношении взрослых особей аборигенных растений, и в отношении трех самых обильных аборигенных видов. Влияние урбанизации на плотность особей аборигенных видов не установлено. Влияние других переменных на этот признак не проявляется или разнонаправлено. Так, с ростом урбанизации плотность *Padus avium* увеличивается, а *Lonicera xylosteum* – уменьшается. Плотность *Sorbus aucuparia* выше на трансектах вблизи дорог, а *Padus avium* – вблизи пустырей.

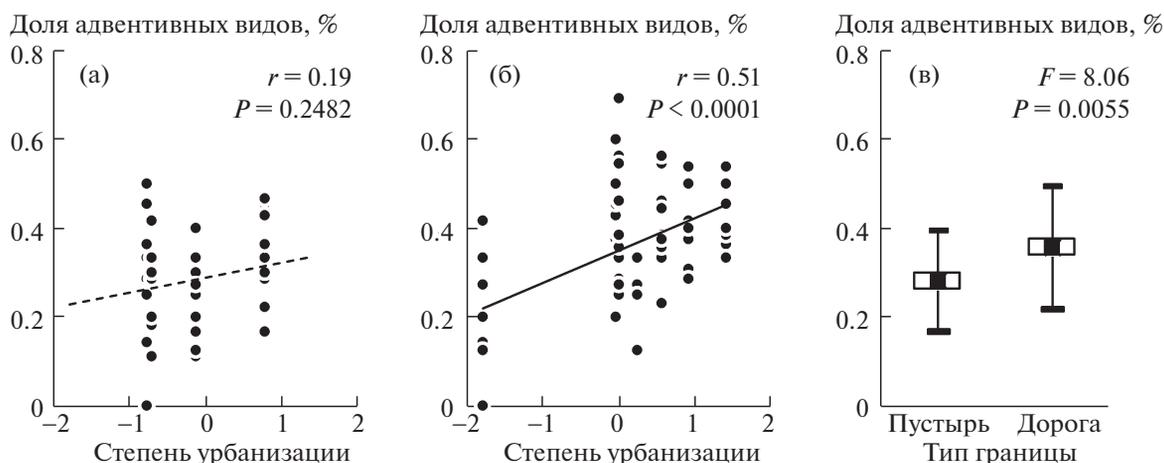


Рис. 1. Доля адвентивных видов растений подлеска в зависимости от степени урбанизации местообитаний на границах насаждений, выходящих на пустыри (а) и на дороги (б) и средние значения долей адвентивных видов в зависимости от типа границы (в). Здесь и на рис. 2–4: квадрат – среднее, прямоугольник – среднее ± стандартная ошибка, вертикальные линии – среднее ± стандартное отклонение.

Таблица 3. β -коэффициенты множественной линейной регрессии признаков состояния подлеска ($n = 103$)

Признак	Предикторы – характеристики местообитаний			
	степень урбанизации	удаление от границы	возраст границы	тип границы
Видовое богатство:				
аборигенных	+0.089	+0.088	+0.085	+0.045
адвентивных	+0.417***	-0.154	-0.072	+0.258**
всего	+0.347***	-0.055	+0.001	+0.208*
Доля адвентивных видов	+0.414***	-0.109	-0.133	+0.208*
Плотность особей аборигенных видов:				
подроста	+0.164	-0.211*	+0.377***	-0.114
взрослых	+0.083	+0.087	+0.353***	+0.185*
подрост + взрослые	+0.152	-0.097	+0.432***	+0.018
<i>Sorbus aucuparia</i>	+0.077	-0.059	+0.301**	+0.201*
<i>Padus avium</i>	+0.300**	+0.050	+0.349***	-0.250**
<i>Lonicera xylosteum</i>	-0.259**	+0.253**	+0.208*	-0.134
Плотность особей адвентивных видов:				
подроста	+0.151	+0.020	-0.159	+0.015
взрослых	+0.267**	+0.036	-0.264**	-0.006
подрост + взрослые	+0.197	+0.026	-0.202*	+0.010
<i>Acer negundo</i>	+0.255*	-0.197*	+0.028	+0.117
<i>Malus baccata</i>	+0.007	+0.080	-0.125	-0.080
<i>Cotoneaster lucidus</i>	+0.408***	+0.208**	-0.213**	+0.287**
Плотность особей подлеска в целом:				
подроста	+0.214*	-0.130	+0.148	-0.067
взрослых	+0.197*	+0.095	+0.195*	+0.163
подрост + взрослые	+0.240*	-0.056	+0.191	+0.020
Доля адвентивных особей среди:				
подроста	+0.270**	+0.139	-0.373***	+0.204*
взрослых	+0.205*	-0.030	-0.372***	-0.031
подрост + взрослые	+0.266**	+0.041	-0.354***	+0.096

Примечание. Уровни значимости β -коэффициентов: * – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$; *** – $P < 0.001$.

Характеристики плотности особей адвентивных видов менее однозначно связаны с пространственными факторами по сравнению с характеристиками плотности аборигенных видов. В общем, плотность особей адвентивных растений увеличивается с ростом степени урбанизации. Но этот эффект статистически значим не для всех показателей состояния адвентивных растений. Помимо этого, общее число особей адвентивных растений больше вблизи молодых границ по сравнению со старыми (рис. 3, 4). В отличие от общей плотности адвентивных видов, некоторые инвазионные виды, если рассматривать их отдельно, подвержены краевому эффекту. Так, плотность *Acer negundo* от краев в глубь насажде-

ний снижается, а *Cotoneaster lucidus* – увеличивается. При этом плотность *C. lucidus* дополнительно зависит от возраста и типа границ; их особенно много на трансектах с молодыми границами возле дорог.

Общая плотность подлеска, т.е. суммарное число особей аборигенных и адвентивных видов на 400 м² преимущественно, но не очень тесно, связана со степенью урбанизации. Вследствие положительной сопряженности между степенью урбанизации и обилием адвентивных видов, общая плотность подлеска несколько увеличивается при приближении к центру города и/или к жилым кварталам. Доля численности чужеродных растений сильнее всего определяется возрастом

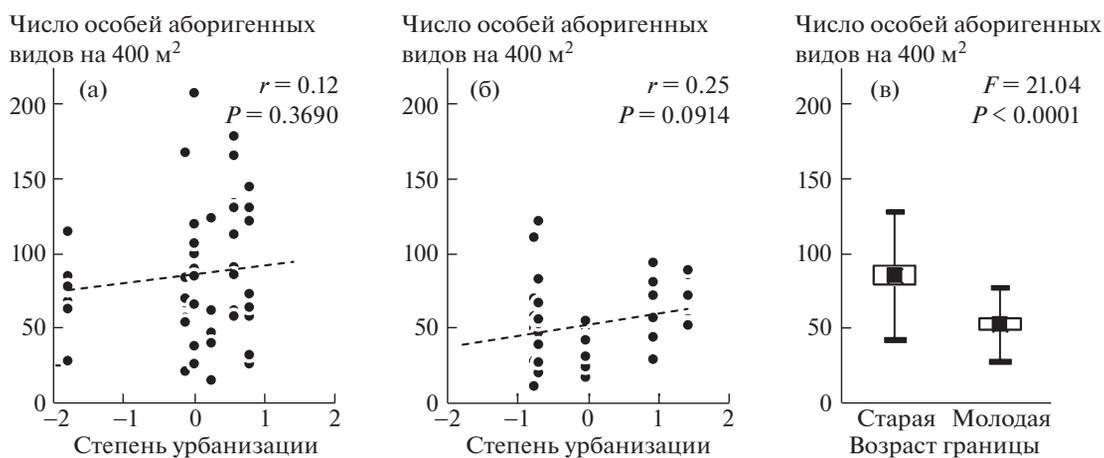


Рис. 2. Плотность особей аборигенных видов подлеска на 400 м² в зависимости от степени урбанизации местообитаний на границах насаждений со старыми (а) и молодыми (б) границами и средние значения числа аборигенных особей в зависимости от возраста границ (в).

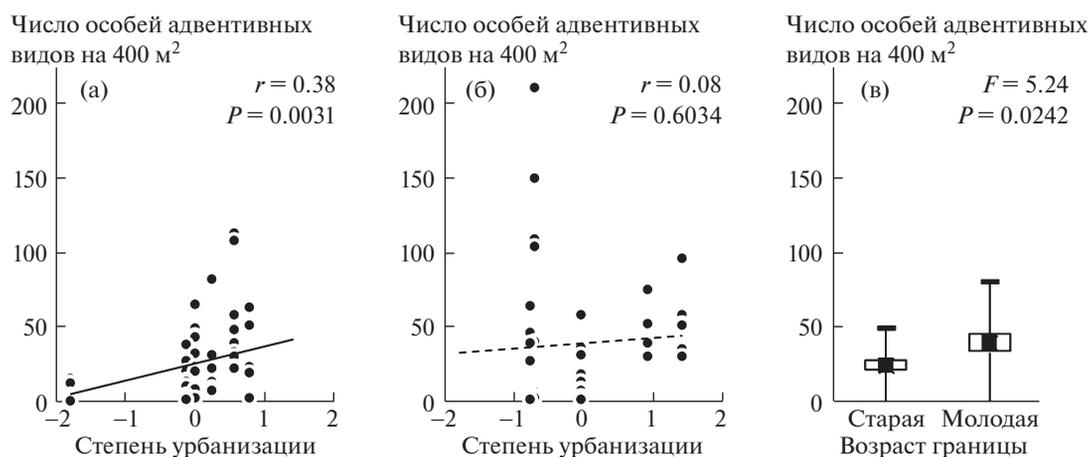


Рис. 3. Плотность особей адвентивных видов подлеска на 400 м² в зависимости от степени урбанизации местообитаний на границах насаждений со старыми (а) и молодыми (б) границами и средние значения числа адвентивных особей в зависимости от возраста границ (в).

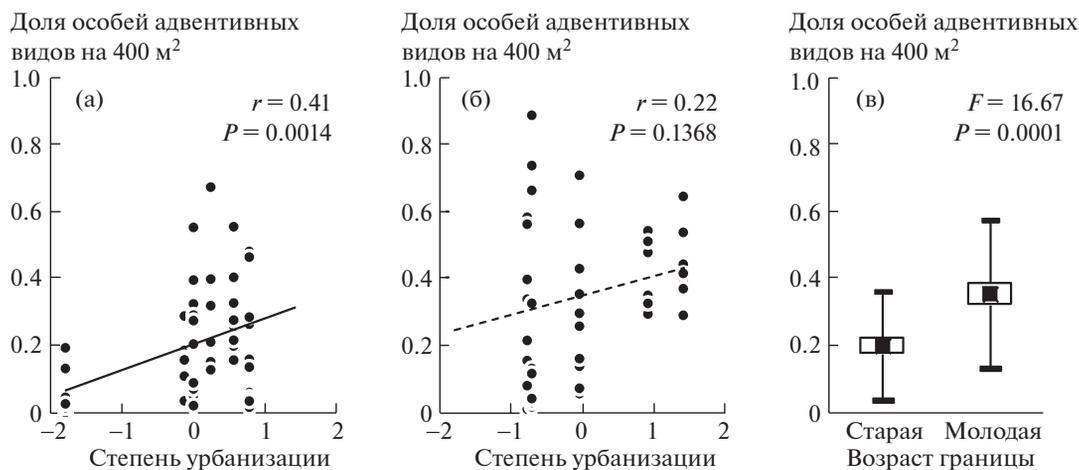


Рис. 4. Доля особей адвентивных видов подлеска на 400 м² в зависимости от степени урбанизации местообитаний на границах насаждений со старыми (а) и молодыми (б) границами и средние значения доли адвентивных особей в зависимости от возраста границ (в).

Таблица 4. Сила влияния (R^2) характеристик местообитаний на группы признаков состояния подлеска

Группа признаков	Параметр	Предикторы – характеристики местообитаний				Общее качество регрессий
		степень урбанизации	удаление от границы	возраст границы	тип границы	
Видовое богатство	<i>avg</i> *	0.13	0.01	0.01	0.05	0.20
	<i>min–max</i>	0.01–0.19	0.00–0.02	0.00–0.02	0.00–0.08	0.03–0.30
Плотность особей: аборигенных видов	<i>avg</i>	0.03	0.02	0.11	0.03	0.19
	<i>min–max</i>	0.01–0.07	0.00–0.06	0.09–0.18	0.00–0.05	0.15–0.22
адвентивных видов	<i>avg</i>	0.07	0.02	0.04	0.02	0.14
	<i>min–max</i>	0.00–0.21	0.00–0.05	0.00–0.08	0.00–0.10	0.03–0.41
подлеска в целом	<i>avg</i>	0.04	0.01	0.03	0.01	0.09
	<i>min–max</i>	0.04–0.05	0.00–0.01	0.02–0.04	0.00–0.03	0.07–0.13
Доля особей адвентивных видов	<i>avg</i>	0.08	0.01	0.15	0.02	0.25
	<i>min–max</i>	0.05–0.10	0.00–0.02	0.14–0.15	0.00–0.05	0.20–0.32

* *avg* – среднее значение R^2 для группы признаков; *min–max* – размах значений R^2 для группы признаков.

границ и, во вторую очередь, степенью урбанизации. Доля адвентивных растений в общей численности значимо выше на трансектах с молодыми границами и при высокой урбанизации.

Разные признаки состояния подлеска неравномерно описываются рассмотренными пространственными характеристиками местообитаний. Значения коэффициентов детерминации уравнений множественной регрессии для отдельных признаков варьируют от 0.03 до 0.41 (табл. 4). В среднем, лучшие объяснения с помощью четырех предикторов получены для характеристик относительного обилия особей адвентивных видов и характеристик общего богатства. Наименее адекватно реализованный способ расчета множественной регрессии объясняет изменчивость общей численности подлеска.

Обобщенный анализ силы влияния характеристик местообитаний на подлесок показал, что не выделяется какой-либо фактор как единственный или основной. Изменчивость разных признаков оптимально описывается разными комбинациями объясняющих переменных. Так, α -разнообразие и уровень адвентизации видового состава в описании сильнее всего зависят от степени урбанизации и заметно модифицируются типом границы (дорога или пустырь). Плотность особей аборигенных видов сильнее всего зависит от давности возникновения близлежащих границ. Плотность особей чужеродных видов сильнее всего определяется степенью урбанизации, но соотношение числа аборигенных и адвентивных особей – преимущественно возрастом границ.

Обсуждение результатов. Более половины общего числа видов подлеска лесопарков – чуже-

родные. Это больше, чем доля адвентивной фракции во флоре Екатеринбурга в целом, которая составляет 27% [11]. Следовательно, по видовому составу подлесок трансформирован больше, чем растительность других местообитаний. Наряду с тем, что подлесок сильно преобразован по составу, он также сильно трансформирован и по обилию особей. Примерно треть всех особей подроста и четверть взрослых растений подлеска лесопарков Екатеринбурга представлены адвентивными видами.

По нашим оценкам степень урбанизации, краевые эффекты и признаки структуры границ не решающим образом определяют состояние подлеска. Суммарно эти характеристики детерминируют только до 1/5–1/4 или меньшие доли общей изменчивости состояния подлеска. Это свидетельствует или (1) о высокой стохастической компоненте состояния подлеска, или (2) о том, что какие-то важные факторы, влияющие на подлесок, не учтены. Интересно, что невысокая детерминация разнообразия древесных видов степенью урбанизации была установлена в Нью-Йорке: $R^2 = 0.343$ для аборигенных древесных и $R^2 = 0.294$ для чужеродных [14].

Из других результатов отметим ожидаемую и объяснимую зависимость между уровнем урбанизации и состоянием подлеска и неожиданное отсутствие краевого эффекта при установленной зависимости между состоянием подлеска и границ насаждений. Удобно обсудить эти закономерности в ключе проверки рабочих гипотез.

Первая гипотеза состояла в том, что с ростом урбанизации богатство в масштабе местообитаний и обилие адвентивных растений увеличиваются, а аборигенных – снижаются. Она подтвер-

ждена частично. С ростом урбанизации богатство и обилие адвентивных растений увеличиваются, но аборигенных – не снижаются. Положительная зависимость между преобразованностью местообитаний в городах и адвентизацией растительности – обычная картина, наблюдающаяся в разных пространственных масштабах [14, 17, 19]. Но разнообразие аборигенных растений с ростом урбанизации может и снижаться [14, 27, 34], и увеличиваться [17, 20]. Возможно, что аналогично реакциям флористических комплексов на другие факторы [6], изменение разнообразия аборигенных растений при возрастании урбанизации может быть нелинейным [22].

Вторая гипотеза устанавливает, что адвентизация подлеска выше на границах лесопарков по сравнению с их внутренними частями. В ходе исследований эта гипотеза не подтверждена. Установлены только слабое возрастание возобновления аборигенных видов на границах насаждений и разнонаправленные эффекты для отдельных видов подлеска. Но в целом краевой эффект не выявлен ни для аборигенных, ни для адвентивных видов. Это неожиданно, поскольку возрастание подлеска на границах насаждений – обычный пример краевого (опушечного) эффекта. Также краевой эффект можно было ожидать в отношении адвентивных видов [21, 24]. В специальном обзоре, посвященном краевым эффектам в лесах [18], показано, что в пяти работах 1992–2003 гг. в которых анализировалась встречаемость чужеродных видов древесных, всегда наблюдалась их повышенная приуроченность к краевым 10–60-метровым зонам.

Хотя краевой эффект для подлеска не подтвержден, его состояние все же зависит от структуры границ. Это утверждение относится к проверке *третьей гипотезы*, которая состояла в том, что степень адвентизации подлеска выше вблизи дорог, по сравнению с участками вблизи пустырей, и вблизи давно существующих границ по сравнению с участками с недавно возникшими границами. Мы установили, что разнообразие адвентивных видов повышено возле дорог, по сравнению с участками вблизи пустырей. Это ожидаемо, поскольку вблизи дорог контрастно изменяются режимы абиотических факторов [29] и известна повышенная уязвимость придорожных биотопов инвазиям [23, 24, 29]. Неожиданно, что повышенная адвентизация была вблизи недавно возникших границ. Естественнее было бы ожидать, что более трансформированными будут участки вблизи давно существующих границ. Однако это предположение не подтверждается, поскольку вблизи молодых границ не просто выше плотность особей адвентивных видов, но и ниже плотность особей аборигенных видов. Можно предположить, что участки вблизи молодых границ активно заселяются адвентивными видами

вследствие нарастания со временем общего “пресса” диаспор чужеродных растений. Таким образом, третья гипотеза подтверждена частично и сложно объяснить установленные закономерности.

Заключение. При анализе пространственных характеристик местообитаний, определяющих разнообразие, обилие и степень адвентизации подлеска в лесопарках Екатеринбурга, установлены как ожидаемые закономерности, так и новые, неожиданные факты. Ожидаемо и согласуется с опубликованными сведениями наблюдаемое возрастание адвентизации подлеска с ростом уровня урбанизации. Неожиданно, что не удалось получить свидетельств краевого эффекта для характеристик состояния подлеска при том, что одновременно установлены особенности адвентизации подлеска в связи с возрастом и типом границ лесопарковых насаждений. В целом уровень детерминации рассмотренными пространственными факторами особенностей состояния подлеска лесопарков не очень высок, но значим. Степень урбанизации, охарактеризованная удалением от центра города и от жилых городских районов, а также особенности границ насаждений вносят не определяющий, но ощутимый вклад в объяснение пространственной изменчивости состояния подлеска урбанизированных лесов крупного города.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и при поддержке РФФИ (проект 16-54-00105), Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект 15-12-4-32).

Acknowledgments. This work was performed within Scientific Research Plan of the Institute of Plants and Animals Ecology, UB RAS and with financial support of the Russian Foundation for Basic Research, project no. 16-54-00105 and Program for Basic Research of UB RAS, project no. 15-12-4-32.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аверкиева И.Ю., Иващенко К.В.* Влияние антропогенной эмиссии азота на функционирование лесов европейской части России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2015. № 2. С. 95–103.
2. *Антропов К.М., Вараксин А.Н.* Оценка загрязнения атмосферного воздуха г. Екатеринбурга диоксидом азота методом Land Use Regression // Экологические системы и приборы. 2011. № 8. С. 47–54.
3. *Веселкин Д.В., Галако В.А., Власенко В.Э. и др.* Связь между характеристиками состояния деревьев и древостоев сосны обыкновенной в крупном промышленном городе // Сиб. экол. журн. 2015. № 2. С. 243–249.
4. *Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю.* Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированных

- лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // *Агрохимия*. 2013. № 11. С. 63–71.
5. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Голицкий, 2013. 610 с.
 6. Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука, 2008. 328 с.
 7. Морозова О.В., Царевская Н.Г. Участие чужеродных видов сосудистых растений во флорах заповедников европейской России // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 2010. № 4. С. 54–62.
 8. Нефедова Т.Г., Слепухина И.Л., Браде И. Миграционная привлекательность городов на постсоветском пространстве на примере России, Украины и Беларуси // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 2016. № 2. С. 27–38.
 9. Стурман В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // *Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о земле*. 2008. № 2. С. 15–29.
 10. Тишков А.А. Биogeография антропоцена северной Евразии // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 2015. № 6. С. 7–23.
 11. Третьякова А.С., Шурова Е.А. Флора города Екатеринбурга // *Ботан. журн.* 2013. Т. 98. № 2. С. 210–219.
 12. Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л. и др. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // *Лесоведение*. 2016. № 7. С. 844–852.
 13. Arianoutsou M., Delipetrou P., Vilà M. et al. Comparative patterns of plant invasions in the mediterranean biome // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. № 11. e79174. <http://dx.doi.org/>. doi 10.1371/journal.pone.0079174
 14. Aronson M.F.J., Handel S.N., La Puma I.P., Clemants S.E. Urbanization promotes alien woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region // *Urban Ecosyst.* 2015. V. 18. № 1. P. 31–45.
 15. Burton M.L., Samuelson L.J., Pan S. Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban–rural gradient // *Urban Ecosyst.* 2005. V. 8. № 1. P. 93–106.
 16. Chytrý M., Jarosík V., Pyšek P. et al. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion // *Ecology*. 2008. V. 89. № 6. P. 1541–1553.
 17. Deuschewitz K., Lausch A., Kühn I., Klotz S. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany // *Global Ecol. Biogeogr.* 2003. V. 12. № 4. P. 299–311.
 18. Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J. et al. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes // *Conserv. Biol.* 2005. V. 19. № 3. P. 768–782.
 19. Kowarik I., von der Lippe M., Cierjacks A. Prevalence of alien versus native species of woody plants in Berlin differs between habitats and at different scales // *Preslia*. 2013. V. 85. № 2. P. 113–132.
 20. Kühn I., Brandl R., Klotz S. The flora of German cities is naturally species rich // *Evol. Ecol. Res.* 2004. V. 6. № 5. P. 749–764.
 21. McDonald R.I., Urban D.L. Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont // *Biol. Invasions*. 2006. V. 8. № 5. P. 1049–1060.
 22. McKinney M.L. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals // *Urban Ecosyst.* 2008. V. 11. № 2. P. 161–176.
 23. Nemeček K.T., Allen C.R., Alai A. et al. Woody invasions of urban trails and the changing face of urban forests in the Great Plains, USA // *Am. Midl. Nat.* 2011. V. 165. № 2. P. 241–256.
 24. Pauchard A., Alaback P.B. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges // *Forest Ecol. Manag.* 2006. V. 223. № 1–3. P. 327–335.
 25. Pyšek P. Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison // *J. Biogeogr.* 1998. V. 25. № 1. P. 155–163.
 26. Pyšek P., Chytrý M., Perg J. et al. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats // *Preslia*. 2012. V. 84. № 3. P. 575–629.
 27. Roy D.B., Hill M.O., Rothery P. Effects of urban land cover on the local species pool in Britain // *Ecography*. 1999. V. 22. № 5. P. 507–515.
 28. Seto K.C., Güneralp B., Hutyra L.R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools // *PNAS*. 2012. V. 109. № 40. P. 16083–16088.
 29. Spellerberg I.F. Ecological effects of roads and traffic: a literature review // *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 1998. V. 7. № 5. P. 317–333.
 30. Vilà M., Corbin J.D., Dukes J.S. et al. Linking plant invasions to environmental change // *Terrestrial ecosystems in a changing world* / Canadell J., Pataki D., Pitelka L. (Ed.). Berlin: Springer, 2006. P. 115–124.
 31. Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M. Human domination of the earth's ecosystems // *Science*. 1997. V. 277. № 5325. P. 494–499. <http://dx.doi.org/>. doi 10.1126/science.277.5325.494
 32. Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S.T.A. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere // *Conserv. Biol.* 2001. V. 15. № 6. P. 1506–1514.
 33. Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J. et al. Quantifying threats to imperiled species in the United States // *Bio-science*. 1998. V. 48. № 8. P. 607–615.
 34. Wittig R. The origin and development of the urban flora of Central Europe // *Urban Ecosyst.* 2004. V. 7. № 4. P. 323–339.

Spatial factors of the alien understory shrubs and trees distribution in urban forests of large city

D. V. Veselkin* and A. A. Korzhinevskaya

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

*e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Received May 25, 2017

Accepted March 22, 2018

The dependence of the understory alien plants distribution in urban forests of Yekaterinburg on such factors as urbanization, habitat fragmentation and structure of forest stands has been studied. Young growth and adult individuals of understory shrubs and trees were registered for 11 transects; 103 descriptions in round plots of 400 square meters have been analyzed. The first hypothesis was that the species richness and abundance of alien plants increased and the species richness and abundance of native plants decreased with the urbanization growth. It was partly confirmed for the statement that the species richness and abundance of alien plants increase with the growth of urbanization. However, the species richness and abundance of native species do not decrease. The second hypothesis is that the species richness and abundance of alien understory trees and shrubs are higher at the boundaries of the urban forests compared to their inner parts. This hypothesis has not been proved. The edge effect proper, implying changes of the understory state in the direction from boundary into the forest stand has not been observed either in the group of native species or in the group of alien species. The third hypothesis is that the species richness and abundance of alien understory trees and shrubs are higher in the urban forest areas adjacent to roads and in the forest stand with long-term boundaries. This hypothesis is partly confirmed. On the one hand, the species richness and abundance of alien understory trees and shrubs are higher in the urban forest areas adjacent to roads compared to areas, adjacent to wastelands. On the other hand, the species richness and abundance of alien understory trees and shrubs are higher in the urban forest areas with recently emerging forest stand boundaries compared to areas with the long-term forest stand boundaries.

Keywords: plant invasions, alien plants, urban forests, urbanization, urban areas, habitat fragmentation, edge effect, forest stand boundaries, anthropogenic habitats, understory shrubs and trees, plant diversity.

REFERENCES

1. Averkieva I.Yu., Ivashchenko K.V. The impact of anthropogenic emission of nitrogen on the functioning of forests in the European part of Russia. *Izv. Ross. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2015, no. 2, pp. 95–103. (In Russ.).
2. Antropov K.M., Varaksin A.N. Assessing nitrogen dioxide air pollution in Ekaterinburg with Land Use Regression model. *Ekologicheskoe Sistemy i Pribory*, 2011, no. 8, pp. 47–54. (In Russ.).
3. Veselkin D.V., Vorobeichik E.L., Galako V.A., Vlasenko V.E., Shavnin S.A. Relationship between the characteristics of the state of Scots pine trees and tree stands in a large industrial city. *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 243–249. (In Russ.).
4. Veselkin D.V., Kaigorodova S.Yu. Agrochemical properties of soils and the structure of Scots pine ectomycorrhizas in urbanized forests. *Agrokhimiya*, 2013, no. 11, pp. 63–71. (In Russ.).
5. Kulikov P.V., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N. *Endemichnye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoi oblasti* [Endemic Plants in the Flora of the Urals in Sverdlovsk Region]. Ekaterinburg: Goshchitskii Publ., 2013. 610 p.
6. Morozova O.V. *Taksonomicheskoe bogatstvo flory Vostochnoi Evropy: faktory prostranstvennoi differentsiatsii* [Taxonomic Abundance of Flora of Eastern Europe: Factors of Spatial Differentiation]. Moscow: Nauka Publ., 2008. 328 p.
7. Morozova O.V., Tsarevskaya N.G. Part of Alien Vascular Plant Species in Floras of Natural Reserves of European Russia. *Izv. Ross. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2010, no. 4, pp. 54–62. (In Russ.).
8. Nefedova T.G., Slepukhina I.L., Brade I. Migration attractiveness of cities in the post-Soviet space: A case study of Russia, Ukraine, and Belarus. *Izv. Ross. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2016, no. 2, pp. 27–38. (In Russ.).
9. Sturman V.I. Natural and technogenic factors of air pollution in Russian cities. *Vestn. Udmurtskogo Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2008, no. 2, pp. 15–29. (In Russ.).
10. Tishkov A.A. Biogeography of the anthropocene of Northern Eurasia. *Izv. Ross. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2015, no. 6, pp. 7–23. (In Russ.).
11. Tretyakova A.S., Shurova E.A. The flora of Yekaterinburg city. *Botanicheskii Zhurnal*, 2013, vol. 98, no. 2, pp. 210–219. (In Russ.).
12. Shavnin S. A., Veselkin D.V., Vorobeichik E.L., Galako V.A., Vlasenko V.E. Factors of pine-stand transformation in the city of Yekaterinburg. *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, no. 7, pp. 844–852. (In Russ.).
13. Arianoutsou M., Delipetrou P., Vilà M. et al. Comparative patterns of plant invasions in the mediterranean biome. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 11, e79174.
14. Aronson M.F.J., Handel S.N., La Puma I.P., Clemants S.E. Urbanization promotes alien woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban Ecosyst.*, 2015, vol. 18, no. 1, pp. 31–45.

15. Burton M.L., Samuelson L.J., Pan S. Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban–rural gradient. *Urban Ecosyst.*, 2005, vol. 8, no. 1, pp. 93–106.
16. Chytrý M., Jarošík V., Pyšek P. et al. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 2008, vol. 89, no. 6, pp. 1541–1553.
17. Deuschewitz K., Lausch A., Kühn I., Klotz S. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecol. Biogeogr.*, 2003, vol. 12, no. 4, pp. 299–311.
18. Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J. et al. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.*, 2005, vol. 19, no. 3, pp. 768–782.
19. Kowarik I., von der Lippe M., Cierjacks A. Prevalence of alien versus native species of woody plants in Berlin differs between habitats and at different scales. *Preslia*, 2013, vol. 85, no. 2, pp. 113–132.
20. Kühn I., Brandl R., Klotz S. The flora of German cities is naturally species rich. *Evol. Ecol. Res.*, 2004, vol. 6, no. 5, pp. 749–764.
21. McDonald R.I., Urban D.L. Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont. *Biol. Invasions*, 2006, vol. 8, no. 5, pp. 1049–1060.
22. McKinney M.L. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosyst.*, 2008, vol. 11, no. 2, pp. 161–176.
23. Nemeček K.T., Allen C.R., Alai A. et al. Woody invasions of urban trails and the changing face of urban forests in the Great Plains, USA. *Am. Midl. Nat.*, 2011, vol. 165, no. 2, pp. 241–256.
24. Pauchard A., Alaback P.B. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecol. Manag.*, 2006, vol. 223, no. 1–3, pp. 327–335.
25. Pyšek P. Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison. *J. Biogeogr.*, 1998, vol. 25, no. 1, pp. 155–163.
26. Pyšek P., Chytrý M., Perg J. et al. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. *Preslia*, 2012, vol. 84, no. 3, pp. 575–629.
27. Roy D.B., Hill M.O., Rothery P. Effects of urban land cover on the local species pool in Britain. *Ecography*, 1999, vol. 22, no. 5, pp. 507–515.
28. Seto K.C., Güneralp B., Hutyra L.R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *PNAS*, 2012, vol. 109, no. 40, pp. 16083–16088.
29. Spellerberg I.F. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.*, 1998, vol. 7, no. 5, pp. 317–333.
30. Vilà M., Corbin J.D., Dukes J.S. et al. Linking plant invasions to environmental change. Canadell J., Pataki D., Pitelka L., Eds. *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin, 2006. pp. 115–124.
31. Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M. Human domination of the earth's ecosystems. *Science*, 1997, vol. 277, no. 5325, pp. 494–499.
32. Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S.T.A. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conserv. Biol.*, 2001, vol. 15, no. 6, pp. 1506–1514.
33. Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J. et al. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*, 1998, vol. 48, no. 8, pp. 607–615.
34. Wittig R. The origin and development of the urban flora of Central Europe. *Urban Ecosyst.*, 2004, vol. 7, no. 4, pp. 323–339.