

Таксономическая дифференциация и функциональная гомогенизация флор Средней России в результате натурализации чужеродных видов*

О. В. Морозова¹, П. Ю. Жмылев²

¹ Институт географии Российской академии наук,
Российская Федерация, 119017, Москва, Старомонетный пер., 29

² Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
Российская Федерация, 119991, Москва, Ленинские горы, 1

Для цитирования: Морозова, О. В., Жмылев, П. Ю. (2020). Таксономическая дифференциация и функциональная гомогенизация флор Средней России в результате натурализации чужеродных видов. *Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле*, 65 (2), 284–302. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.204>

Биологические инвазии, спровоцированные деятельностью человека, вызывают масштабные изменения в распределении организмов, одним из последствий которых является биотическая гомогенизация, выявленная в той или иной степени для разных биотических групп. Пока не так много исследований, оценивающих масштабы этого явления для крупных территорий. Для областей средней полосы Европейской России проанализированы изменения таксономического и функционального разнообразия региональных флор с учетом натурализовавшихся в них чужеродных видов. Для оценки таксономического и функционального различия флор использован индекс сходства Брея — Кертиса. В качестве меры гомогенизации/дифференциации использована разность индексов сходства, рассчитанных для региональных флор с участием натурализовавшихся видов и только для аборигенных. Функциональное разнообразие флор оценено по принадлежности видов к группам жизненных форм по модифицированной классификации И. Г. Серебрякова. Натурализовавшиеся виды увеличивают таксономическое разнообразие и различия региональных флор, что можно объяснить дифференцированной натурализацией в зависимости от климата. Дифференцирующий эффект слабеет с увеличением расстояния между флорами. Усиление таксономического различия флор сопровождается функциональной гомогенизацией, которая заключается в увеличении долей однолетних/двулетних и деревянистых растений и снижении доли травянистых многолетников. Изменения таксономического и функционального сходства взаимосвязаны, но протекают с разной скоростью в результате различия ведущих факторов, объясняющих изменения этих категорий. Таксономическое разнообразие в большей степени, чем функциональное, определяется климатом, тогда как соотношение жизненных форм в структуре флор в основном связано с разнообразием местообитаний. Среди групп биоморф наибольший гомогенизирующий эффект оказывают однолетние/двулетние виды, и увеличение их доли способствует не только функциональной, но и таксономической гомогенизации.

Ключевые слова: растения, чужеродные виды, натурализация, таксономическое и функциональное разнообразие, гомогенизация/дифференциация флоры, биоморфы растений, Европейская Россия.

* Работа выполнена в рамках государственного задания Института географии РАН по теме «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования» (№ 0148-2019-0007).

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2020

1. Введение

Эпоха антропоцена характеризуется заметными изменениями в распределении организмов на Земле и в разнообразии природных сообществ. Не последняя роль в этих процессах принадлежит чужеродным видам, присутствие и распространение которых в целом увеличивает разнообразие, но со временем может привести к увеличению сходства между биотами (Sax and Gaines, 2003). Усиление подобия биот в результате расселения чужеродных видов называют биотической гомогенизацией (McKinney and Lockwood, 1999). Гомогенизация заключается в замене местных биот неаборигенными видами вследствие расширения их ареалов и сокращения ареалов и вымирания аборигенных видов, в основном редких или эндемичных (Olden and Poff, 2003). Для разных групп организмов отмечено, что в региональном масштабе присутствие чужеродных видов может способствовать гомогенизации биот, что выявлено для беспозвоночных (Burman et al., 2012; Shaw et al., 2010) и позвоночных животных (Winter et al., 2010), рыб (Rahel, 2000; Clavero and García-Berthou, 2006; Leprieur et al., 2008), амфибий и рептилий (Smith, 2006), птиц (Lockwood et al., 2000; Clergeau et al., 2006; La Sorte and McKinney, 2007), высших растений (Qian and Ricklefs, 2006; La Sorte et al., 2007; Winter et al., 2009; 2010). Однако чужеродные виды могут также оказывать иной эффект на пространственное разнообразие и уменьшать сходство биот — явление, называемое биотической дифференциацией (Olden and Poff, 2003; Qian and Ricklefs, 2006; Winter et al., 2010; Morozova, 2018).

Выделяют несколько аспектов гомогенизации/дифференциации (Olden et al., 2004; Baiser and Lockwood, 2011): таксономический, генетический и функциональный. Последний характеризует изменение функционального разнообразия на пространственном градиенте, или структурные различия сообществ/биот. Общей мерой функционального разнообразия может считаться количество функциональных типов (групп видов) и их соотношение в сообществе или совокупности видов (Petchey and Gaston, 2006). Изменением функционального разнообразия, а именно *функциональной гомогенизацией*, называют усиление сходства биот/сообществ в результате увеличения в них числа видов с одинаковыми экосистемными функциями (Olden et al., 2004). Применительно к региональным биотам можно говорить об изменении в соотношении различных групп видов в структуре биоты.

Оценке таксономических сходства или различий в исследованиях уделяется наибольшее внимание, тогда как структурные изменения биот анализируются реже, особенно мало работ, в которых рассмотрено изменение функционального разнообразия в результате инвазий. Хотя необходимо отметить, что интерес к функциональному разнообразию в последнее время растет (Schmera et al., 2009; Clavel et al., 2011; Ibarra and Martin, 2015; Su et al., 2015; Василевич, 2016; Кораблев и Смирнов, 2017), поскольку оно тесно связано с теорией устойчивости сообществ. По мнению Дж. Олдена (J. Olden) и соавторов (Olden et al., 2004), утрата функциональной самобытности у совокупности видов или сообщества может синхронизировать реакции видов на внешние воздействия и, соответственно, уменьшать сопротивление или устойчивость биоты к изменениям окружающей среды. Недооценка функционального разнообразия может привести к недопониманию того, как функционируют экосистемы и как устроены биоты, и в итоге к неэффективной природоохранной стратегии (Baiser and Lockwood, 2011). Необходимо также учи-

тывать тот факт, что изменения таксономического и функционального разнообразия не всегда напрямую связаны друг с другом (Ernst et al., 2006; Schweiger et al., 2007; Flynn et al., 2009), и вопрос соотношения таксономической и функциональной гомогенизации/дифференциации не имеет однозначного ответа.

Российские исследователи результаты воздействия чужеродных видов на разнообразие биоты традиционно рассматривают только как увеличение таксономического сходства между регионами. В отечественной литературе для обозначения этого результата используют термин «унификация биоты», но без статистического подтверждения (Панасенко, 2003; Малышев и Преловский, 2009; Тишков, 2016). Исключение составляет ранее проведенное нами исследование (Morozova, 2018) по оценке таксономической гомогенизации/дифференциации ряда региональных флор Европейской России (ЕР). Цели данной работы — оценить последствия натурализации чужеродных видов растений на примере областей средней полосы ЕР с точки зрения функционального разнообразия: а) выявить, как натурализация видов может влиять на структуру флор; б) рассмотреть соотношение таксономической и функциональной гомогенизации/дифференциации.

2. Материалы и методы

Для сравнения разнообразия и структуры флор нами использованы данные по сосудистым растениям 13 областей средней полосы Европейской России: Владимирской, Воронежской, Ивановской, Калужской, Курской, Липецкой, Московской, Рязанской, Пензенской, Тамбовской, Тверской, Тульской и Республики Мордовии. Области выбраны в соответствии со степенью их изученности и при наличии доступной информации по составу как чужеродных, так и аборигенных видов растений, см. (Александрова и др., 1996; Васюков, 2004; Григорьевская и др., 2004; Казакова, 2004; Нотов, 2005; 2009; Полуянов, 2005; Борисова, 2007; Шереметьева и др., 2008; Сухоруков, 2010; Решетникова и др., 2010; Силаева, 2010; Майоров и др., 2012; Серегин, 2012; Хорун и Казакова, 2013; Маевский, 2014; Starodubtseva et al., 2014; Карпухина и др., 2016; Казакова и Щербаков, 2017) и др. При составлении видовых списков помимо перечисленных основных публикаций учтены и более поздние сведения по находкам отдельных видов в указанных областях. Все сведения по находкам чужеродных видов собраны в базу данных (№ гос. регистрации 2011620495) (Морозова, 2002; Morozova and Borisov, 2010). Инвазионные стадии чужеродных видов оценены с помощью классификации, учитывающей различные барьеры, которые преодолевают виды при попадании на новую территорию (Richardson et al., 2000; Blackburn et al., 2011). Следуя указанной классификации, натурализовавшиеся виды образуют самоподдерживающиеся (в течение нескольких жизненных циклов) популяции без прямого вмешательства человека (Richardson et al., 2000; Баранова и др., 2018). В качестве массива натурализовавшихся видов учтены все попадавшие под это определение виды на территории конкретной области, включая инвазионные.

Виды, которые являлись чужеродными в одной из частей области и аборигенными в других ее частях, т. н. апофиты какой-либо части области, рассматривались как аборигенные для данной области. Виды с разной степенью натурализации в разных областях учитывались только для тех регионов, где они натурализовались. В связи с неодинаковой степенью изученности флор исследуемых областей не

включены в анализ микровиды родов *Alchemilla*, *Taraxacum*, *Ranunculus*, *Euphrasia*, *Hieracium*, а также гибридогенные виды фиалок и роз. Находки видов *Parthenocissus* отнесены к *P. inserta*; некоторые виды рассмотрены в широком смысле: *Eragrostis pilosa* (Маевский, 2014), *Erigeron annuus* (Майоров и др., 2012), *Helianthus tuberosus* (Маевский, 2014).

В качестве чужеродных видов учтены не только неофиты, но и археофиты — виды, которые были занесены на территорию регионов средней полосы ЕР до конца XVI в., несмотря на то что не все региональные исследователи четко выделяют эту группу. Выделение археофитов проведено с учетом мнений авторов региональных флор, критериев по обоснованию данной группы и обобщению данных по археоботаническим находкам.

Функциональное разнообразие флор оценено на основе принадлежности видов к жизненным формам. Жизненные формы классифицированы по модифицированной системе И.Г.Серебрякова (Жмылев и др., 2017), выделено 11 групп биоморф: однолетники/двулетники, травянистые многолетние монокарпики, поликарпики, вегетативные однолетники, водные однолетники/двулетники, водные травянистые многолетники, водные вегетативные однолетники, полудревесные, кустарнички, кустарники, деревья. Отдельно проведена оценка представленности обобщенных групп биоморф наземных видов в таксономической гомогенизации/дифференциации. Проанализированы обобщенные группы однолетников/двулетников, травянистых многолетников, куда вошли и вегетативные однолетники, и группы деревянистых растений (деревьев, кустарников, кустарничков).

В качестве метрики таксономического и функционального разнообразия использован индекс сходства Брея — Кертиса (BC) (Baiser and Lockwood, 2011). Его предпочтение связано с тем, что оценка функционального разнообразия проведена для количественных, а не бинарных величин. При расчете BC на основе биоморф число видов каждой из функциональных групп стандартизировано с учетом общего числа видов во флоре. Таксономическая (HT) или функциональная (HF) гомогенизация/дифференциация оценены по разности индексов сходства BC , рассчитанных для региональных флор с участием натурализовавшихся видов (BC_{tot}) и только для аборигенных видов (BC_{ab}): $HT, HF = BC_{tot} - BC_{ab}$. Положительное значение указывает на увеличение сходства, или гомогенизацию, а отрицательное свидетельствует о дифференциации. Полученные значения величин HT и HF разбиты на интервалы (по 0.01 или менее), и их анализ проведен с помощью гистограмм распределения частот интервалов в каждой группе видов.

В качестве расстояния между областями взято расстояние между геометрическими центрами контуров областей, измеренное по карте в программе Map-Info 10.0. Расчет коэффициентов сходства Брея — Кертиса проведен в программе Past 3.19, оценка сравнения средних значений BC (с помощью критерия Уилкоксона), процентного соотношения жизненных форм во флорах (по критерию Уилкоксона) и частот распределения HT и HF — в программе Statistica 8.0.

3. Результаты

Аборигенная фракция рассмотренных региональных флор содержит 1643 вида, а чужеродная — 1582 вида, включая случайные чужеродные виды. Среди чужерод-

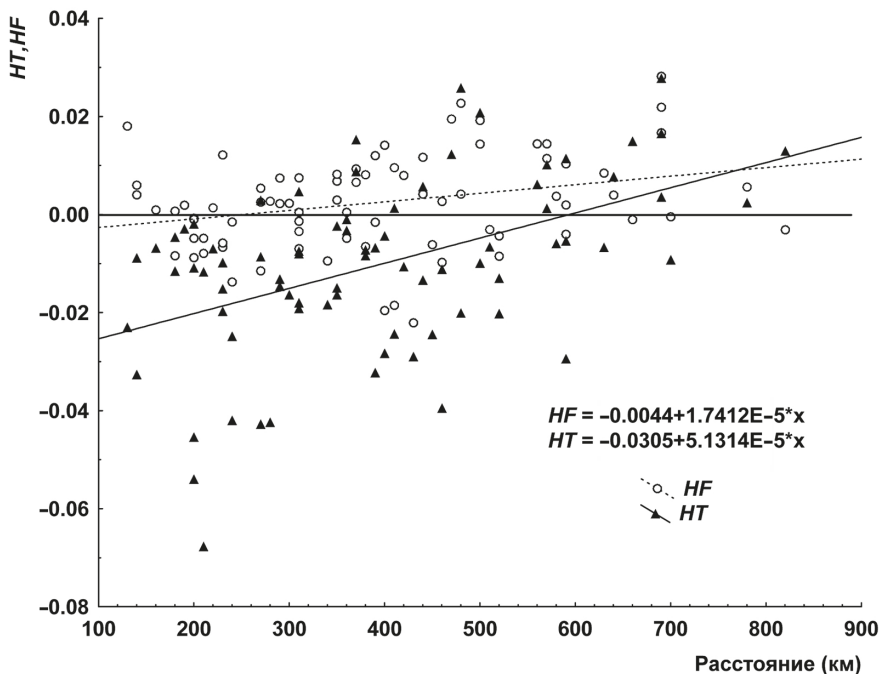


Рис. 1. Изменение индексов гомогенизации (HT и HF) для региональных флор в зависимости от расстояния между областями. Зависимости HT и HF от расстояния значимы по критерию Фишера F ($F(HT) = 39.752, p < 0.00001$; $F(HF) = 7.24, p < 0.01$).

ных 373 вида из южных областей заносятся в северные регионы, соответственно в северных областях они рассматривались как чужеродные, а в южных — как аборигенные. Чужеродных видов в исследованных областях с ареалами, лежащими за пределами указанных территорий — 1209. В исследованных регионах хотя бы в одной из областей натурализовались 678 чужеродных видов. По областям их число варьирует от 163 до 371, что составляет от 11.4 до 17.9% от всей флоры каждой области, включая случайные чужеродные виды. По времени заноса среди натурализовавшихся видов выделены 96 археофитов (14.2% от натурализовавшихся видов, 6.1% — от всей чужеродной флоры), 582 неофита (85.8, 36.8% соответственно).

Коэффициенты сходства индекса BC для флор, рассчитанные на основе аборигенных видов, варьируют от 0.583 до 0.905 (среднее 0.801 ± 0.072). Коэффициенты сходства для натурализовавшихся фракций флор ниже и составляют от 0.40 до 0.75 (среднее 0.60 ± 0.076). Наиболее близки географически рядом расположенные флоры. Для натурализовавшихся чужеродных видов картина аналогичная: коэффициенты корреляции Спирмена индекса BC с расстоянием равны -0.553 и -0.556 соответственно ($p < 0.0001$).

Индекс таксономической гомогенизации (HT) варьирует от -0.068 до 0.0278 , что указывает и на уменьшение, и на увеличение сходства флор в результате натурализации чужеродных видов. Но, как показано на графике (см. рис. 1), основной эффект от добавления натурализовавшихся чужеродных видов к флорам средней полосы ЕР — дифференцирующий, поскольку большинство значений HT меньше 0. Только у 26% пар флор наблюдается гомогенизация, тогда как для 74%

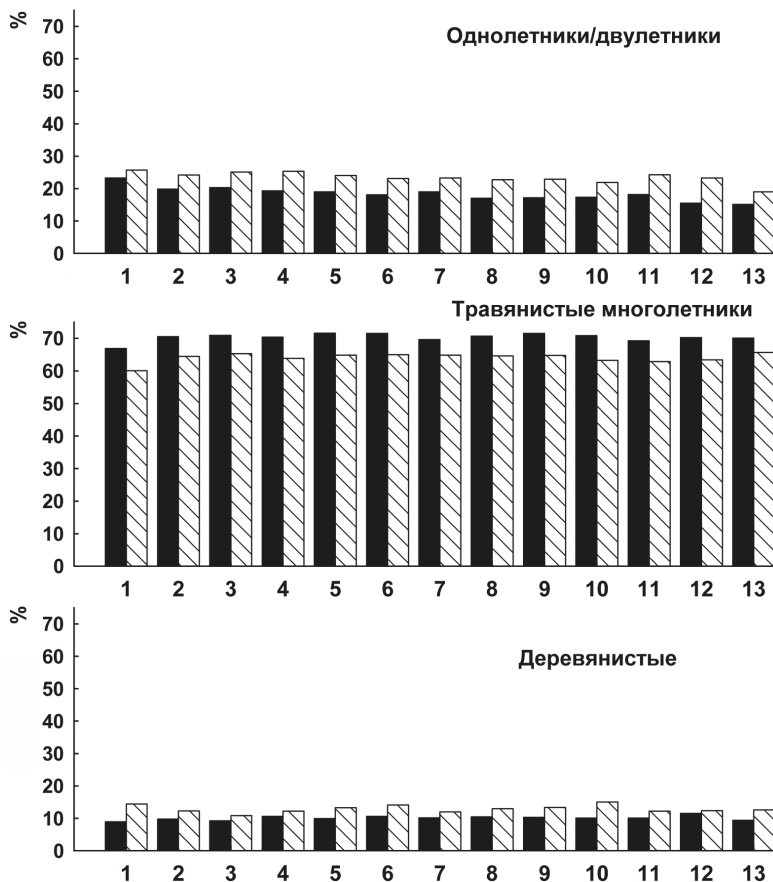


Рис. 2. Доли обобщенных групп биоморф в составе региональных флор ЕР (по данным авторов). Группа травянистых многолетников включает многолетние монокарпики, поликарпики и вегетативные однолетники; группа деревянистых — деревья, кустарники и кустарнички. Расположение областей на широтном градиенте:

1 — Воронежская, 2 — Курская, 3 — Тамбовская, 4 — Липецкая, 5 — Пензенская, 6 — Тульская, 7 — Калужская, 8 — Рязанская, 9 — Республика Мордовия, 10 — Московская, 11 — Владимирская, 12 — Ивановская, 13 — Тверская. Черная заливка — аборигенные виды, штриховка — все виды с участием натурализовавшихся чужеродных.

различия между флорами увеличиваются. Это противоречит общераспространенному среди отечественных исследователей мнению об унификации флоры (Панасенко, 2003; Тишков, 2016) вследствие биотических инвазий.

Функциональное разнообразие оценено по соотношению 11 групп биоморф в региональных флорах. Травянистые группы биоморф, кроме травянистых многолетних поликарпиков, имеют хорошо выраженные тренды изменения на широтном градиенте: доли однолетников/двулетников и травянистых монокарпиков возрастают с уменьшением широты ($r_{sp} = -0.90$, $p = 0.00004$ и $r_{sp} = -0.92$, $p = 0.00001$), а доли вегетативных однолетников и водных растений уменьшаются ($r_{sp} = 0.88$, $p = 0.00006$ и $r_{sp} = 0.92$, $p = 0.00007$). Для древесных видов, как для всех, так и для

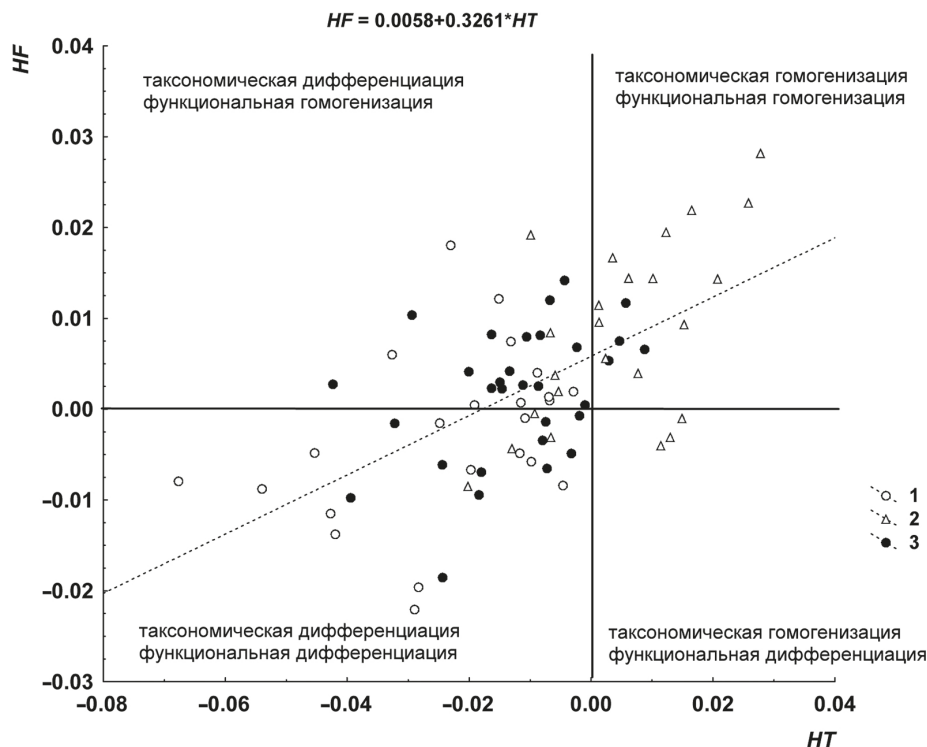


Рис. 3. Соотношение между таксономической (HT) и функциональной (HF) гомогенизациями/дифференциациями для региональных флор ЕР в результате натурализации чужеродных видов. Группы флор в зависимости от расстояния между областями:

1 — наиболее близко расположенные флоры (флоры областей, граничащих друг с другом или расположенных в одной природной зоне); 2 — наиболее далеко отстоящие флоры; 3 — прочие флоры. Различия HT и HF между группами значимы по критерию Фишера F ($F(HT) = 39.890, p < 0.0001$; $F(HF) = 15.346, p = 0.0003$).

отдельных групп, кроме кустарничков, а также для наземных травянистых многолетних поликарпиков широтные тренды не выражены. Доля кустарничков уменьшается с уменьшением широты ($r_{sp} = 0.84, p = 0.00032$). Обобщенные спектры жизненных форм (рис. 2) близки для всех анализируемых регионов. В аборигенных флорах преобладают травянистые многолетники, их доля составляет 67–72%. Однолетники/двулетники занимают второе место в процентном отношении (15–23%), а древесные биоморфы — третьи (9–12%).

Добавление натурализовавшихся чужеродных видов не сильно меняет спектры жизненных форм: число групп биоморф остается прежним, преобладающие типы биоморф наземных видов сохраняют свои позиции, хотя немного меняются их величины (см. рис. 2). Увеличивается доля однолетников/двулетников (до 19–26%) и древесных растений (до 12–15%), а доля травянистых многолетних видов уменьшается (60–66%); все различия значимы по критерию Уилкоксона ($p < 0.01$). Однако эти изменения не влияют на отмеченные выше тренды, и все выявленные зависимости от широты сохраняются. Изменения соотношения в группах полудревесных и гидрофитов мало значимы.

Индекс функциональной гомогенизации (*HF*) региональных флор меняется от -0.022 до 0.0282 , но большинство значений *HF* больше нуля (см. таблицу). Следовательно, функциональная гомогенизация преобладает при добавлении натурализовавшихся чужеродных видов, хотя изменение функционального разнообразия в целом ниже, чем таксономического. Для *HT* корреляция с расстоянием между областями выше, чем для *HF*.

Величины *HT* и *HF* положительно скоррелированы ($r_{sp} = 0.539$, $p < 0.0001$), и в целом усиление таксономического сходства сопровождается увеличением сходства функционального. Однако наблюдаемые соотношения показывают, что индексы *HT* и *HF* могут иметь разную направленность, и функциональная гомогенизация флор может сопровождаться таксономической дифференциацией (рис. 3). Если усиление таксономического сходства выявлено в основном между наиболее удаленными флорами, то зависимость *HF* от расстояния значительно слабее (см. таблицу), и функциональная гомогенизация отмечена как для близко расположенных флор, так и для далеко отстоящих.

4. Обсуждение

Нельзя сказать, что биотическая гомогенизация — это новый феномен. Хорошо известно, что в истории биот неоднократно происходило их перемешивание, сопровождаемое миграциями видов и неизбежным увеличением сходства (Olden, 2006). Но в настоящее время в связи с широким распространением биотических инвазий, спровоцированных антропогенным воздействием, это явление приобрело глобальный характер (McKinney, 2005). Гомогенизация выявлена для разных биотических групп и разных масштабов: от крупных регионов (Schwartz et al., 2006; Lambdon et al., 2008; Winter et al., 2009; 2010) до размера сообществ (McKinney, 2004; Rooney et al., 2004; Smart et al., 2006; Tobias and Monika, 2012; Trentanovi et al., 2013). Однако эффект изменения таксономического разнообразия в результате инвазий не всегда оценивается как гомогенизирующий. При анализе разнообразия растений в мелком масштабе получены результаты, подтверждающие дифференциацию, а не гомогенизацию флоры вследствие биотических инвазий, например для Центральной Европы (Kühn and Klotz, 2006; Lososová et al., 2012) и Северной Америки (Qian and Ricklefs, 2006; Qian et al., 2008). В проведенном нами ранее исследовании для 11 региональных флор ЕР (Morozova, 2018), включение натурализовавшихся чужеродных видов также увеличило таксономическое различие флор, оцененное по разности коэффициентов сходства Жаккара. Смена метрики и некоторое расширение территории исследования не повлияло на сделанный вывод. Добавление натурализовавшихся чужеродных видов к региональным флорам в целом увеличивает их таксономическую дифференциацию (см. рис. 1 и таблицу), а не гомогенизацию. Наиболее вероятное объяснение заключается в том, что общее видовое богатство флор при добавлении чужеродных видов растет быстрее, чем число общих видов во флорах, соответственно коэффициенты сходства становятся меньше в результате участия значительного числа видов в каждой флоре и небольшого числа общих видов в натурализовавшихся фракциях. Дифференцированный характер натурализации можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, натурализация видов во многом зависит от климатических факторов (Thuiller et al., 2005;

Таблица. Параметры изменения таксономического и функционального разнообразия региональных флор ЕР (по данным авторов)

Разнообразие	Значение H			Число пар		Корреляция с расстоянием между областями	
	максимум	минимум	среднее \pm ошибка	> 0	< 0	r_{sp}	уровень значимости (p)
<i>HT</i>	0.0278	-0.068	-0.01028 \pm 0.01774	20	58	0.444	0.00004
<i>HF</i>	0.0282	-0.022	0.00247 \pm 0.00980	47	31	0.297	0.00835

Lambdon et al., 2008), так что в разных климатических условиях виды будут иметь разный инвазионный статус (Morozova, 2018). Во-вторых, многим видам растений необходимо значительное время для закрепления и натурализации, соответственно увеличение флористического сходства между регионами зависит от времени появления видов в регионе (Lososová et al., 2012).

Натурализовавшиеся чужеродные виды не только меняют видовое богатство флор, но и соотношения функциональных типов во флорах, представленных биоморфами растений, однако изменения функционального разнообразия региональных флор ЕР гораздо слабее, чем таксономического. Одно из возможных объяснений разной степени изменения таксономического и функционального разнообразия заключается в том, что индексы *HT* и *HF* могут зависеть от разных ведущих факторов, детерминирующих эти величины. Таксономическое разнообразие в большей степени, чем функциональное, определяется климатом, тогда как соотношение жизненных форм в структуре флор в основном связано с разнообразием местообитаний (Жмылев и др., 2017) и их состоянием, т. е. нарушенностью территории. Обеднение функционального разнообразия в связи с нарушенностью территории выявлено для многих биотических групп. Связь функционального разнообразия с нарушенностью ландшафтов отмечена для сообществ птиц Франции, поскольку нарушения среды способствуют вытеснению узко специализированных видов и закреплению видов, имеющих широкую экологическую амплитуду (Devictor et al., 2008). Интенсификация землепользования, проанализированная на значительном пространственном градиенте в Северной Америке, вызвала резкое снижение функционального разнообразия у птиц и млекопитающих и в значительно меньшей степени у растений (Flynn et al., 2009). По мнению авторов цитируемой статьи, последнее скорее всего связано с тем, что для растений были исследованы не сообщества сельскохозяйственных земель, а прилегающие к ним полустественные местообитания.

Изменение разнообразия среди групп биоморф не одинаковы: более всего увеличивается видовое богатство однолетников/двулетников, и виды этой биоморфы в наибольшей степени способствуют усилению сходства флор, т. е. их гомогенизации, по сравнению с травянистыми многолетниками и деревянистыми видами (рис. 4). Среди видов, которые натурализовались в большинстве областей (в 10 и более), преобладают однолетники — 57%, деревянистые виды составляют 18%, а травянистые многолетники — 25%. Из однолетников во всех исследованных областях представлены такие распространенные виды как *Bidens frondosa*, *Conyza canadensis*, ряд видов р. *Amaranthus*, *Lepidium densiflorum*, некоторые археофиты

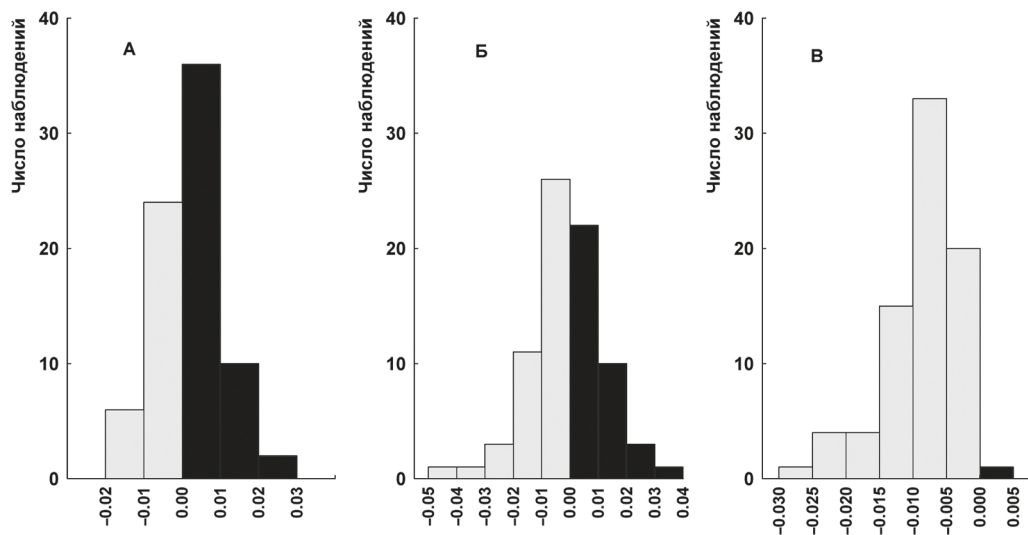


Рис. 4. Встречаемость индексов гомогенизации HT , рассчитанных с учетом разных групп биоморф:

А — однолетники/двулетники, Б — травянистые многолетники, В — древесные виды (по данным авторов). Черные прямоугольники — $HT > 0$, серые — $HT < 0$. Распределение HT по классам значительно различается для всех пар групп биоморф по критерию Уилкоксона ($p < 0.001$).

(*Descurainia sophia*, *Setaria pumila*, *S. viridis*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus* и др.). В отличие от однолетних видов, травянистые многолетники и особенно древесные чужеродные виды усиливают дифференциацию флор. В качестве примера дифференцированной натурализации среди древесных видов можно привести *Amorpha fruticosa*, *Elaeagnus angustifolius*, *Morus alba*, которые натурализовались в основном в южных областях, а среди травянистых многолетников — *Calystegia inflata*, *Petasites hybridus*, *Symphytum asperum* с предпочтительной натурализацией в средней полосе ЕР. Аналогичный вывод по участию разных групп биоморф в гомогенизации/дифференциации получен при анализе флоры штатов Северной Америки (Qian and Guo, 2010). Преимущества малолетних видов по сравнению с многолетними можно объяснить тем, что первые легко адаптируются к разным экологическим условиям и могут расселяться в климатически различных регионах благодаря короткому жизненному циклу, высоким скорости роста и семенной продуктивности.

Соотношение таксономического и функционального разнообразия может зависеть от масштаба исследований. Так, в локальном масштабе увеличение сходства состава пойменных лесов в результате различных процессов (внедрения чужеродных видов, изменения водного режима) сопровождалось функциональной гомогенизацией их структуры (Brice et al., 2017). Положительная зависимость между функциональным и таксономическим богатством выявлена для сообществ птиц в нарушенных лесах Анд на юге Чили (Ibarra and Martin, 2015). В региональном масштабе, по утверждению С. Виллеже (S. Villéger) и соавторов (Villéger et al., 2014), несмотря на выявленную зависимость между HT и HF , изменение функционального разнообразия нельзя отслеживать по изменению таксономического разнообразия, поскольку не всегда оба процесса имеют одинаковую направленность. При изуче-

нии разнообразия рыб для 40 % речных бассейнов западной Палеарктики была отмечена таксономическая дифференциация, но по функциональным группам сходство увеличивалось. Несоответствие величин *HT* и *HF* обнаружено для населения рыб в озерах Китая на плато Юньнань (Su et al., 2015), что послужило поводом для аналогичного вывода. Несмотря на существующие противоречия, очевидно, что изменение функционального разнообразия может быть хорошим индикатором не только функционирования и стабильности экосистем (Villéger et al., 2014), но и состояния биот разного масштаба. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования для проверки потенциальных эффектов функциональной гомогенизации/дифференциации в различных масштабах.

5. Заключение

В региональном масштабе унификация биоты, как одно из предполагаемых последствий расселения чужеродных видов, не является неизбежным фактом биологических инвазий, аналогичная точка зрения высказана в ряде работ (La Sorte et al., 2007; Qian and Guo, 2010). Очевидно также, что необходимо использование количественных подходов для более взвешенной оценки этого явления. Помимо этого важно различать разные аспекты гомогенизации/дифференциации и оценивать не только изменения видового сходства/различия, но и соотношения групп видов в составе и структуре биот. Присутствие натурализовавшихся видов растений во флорах средней полосы ЕР в целом увеличивает таксономическое разнообразие региональных флор и усиливает их различия благодаря дифференцированной натурализации в зависимости от климатических условий. Однако усиление таксономического различия флор сопровождается функциональной гомогенизацией, которая с учетом групп биоморф видов заключается в увеличении долей однолетних/двулетних и деревянистых растений и снижении доли травянистых многолетников. В целом оба процесса — изменение таксономического и функционального сходства — взаимосвязаны, но «протекают с разной скоростью». Число видов во флорах растет быстрее, чем увеличивается число общих видов или происходят изменения в соотношении функциональных типов в структуре флор. В региональном масштабе наблюдаемые изменения *HF* можно объяснить сильной антропогенной нарушенностью территории ЕР и натурализацией чужеродных видов по нарушенным местообитаниям. В этом случае наибольший гомогенизирующий эффект оказывают однолетние/двулетние виды, и увеличение их доли способствует не только функциональной, но и таксономической гомогенизации.

Литература

- Александрова, К. И., Казакова, М. В., Новиков, В. С., Ржевуская, Н. А., Тихомиров, В. Н. (1996). *Флора Липецкой области*. Москва: Аргус.
- Баранова, О. Г., Щербаков, А. В., Сенатор, С. А., Панасенко, Н. Н., Сагалаев, В. А., Саксонов, С. В. (2018). Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры. *Фиторазнообразия Восточной Европы*, XII (4), 4–22. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10031>
- Борисова, Е. А. (2007). *Адвентивная флора Ивановской области*. Иваново: Изд-во «Ивановский государственный университет».

- Василевич, В.И. (2016). Функциональное разнообразие растительных сообществ. *Ботанический журнал*, 101 (7), 776–795. <https://doi.org/10.1134/S0006813616070024>
- Васюков, В. М. (2004). *Растения Пензенской области (конспект флоры)*. Пенза: Пензенский государственный университет.
- Григорьевская, А. Я., Стародубцева, Е. А., Хлызова, Н. Ю., Агафонов, В. А. (2004). *Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты*. Воронеж: Воронежский государственный университет.
- Жмылев, П. Ю., Алексеев, Ю. Е., Морозова, О. В. (2017). *Биоморфологическое разнообразие растений Московской области*. Дубна: Гос. ун-т «Дубна».
- Казакова, М. В. (2004). *Флора Рязанской области*. Рязань: Русское слово.
- Казакова, М. В., Щербаков, А. В. (2017). Флористическая изученность муниципальных районов Рязанской области. В: М. В. Казакова, под ред., *Труды Рязанского отделения РБО. Вып. 4. Флористические исследования*, Рязань: Рязанский государственный университет, 65–83.
- Карпухина, Е. А., Алексеев, Ю. Е., Жмылев, П. Ю., Лазарева, Г. А. (2016). *Флора городского округа Дубна*. Дубна: Гос. ун-т «Дубна».
- Кораблев, А. П., Смирнов, В. Э. (2017). Функциональное разнообразие растительности и жизненные формы растений. В: *Biodiversity: approaches of study and conservation, Материалы междунар. конференции*, Тверь, Россия, 172–176.
- Маевский, П. Ф. (2014). *Флора средней полосы европейской части России*. 11-е изд. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Майоров, С. Р., Бочкин, В. Д., Насимович, Ю. А., Щербаков, А. В. (2012). *Адвентивная флора Москвы и Московской области*. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Малышев, Ю. С., Преловский, В. А. (2009). Инвазивные виды млекопитающих в заповедниках и национальных парках Восточной Сибири. *Байкальский зоологический журнал*, (2), 88–97.
- Морозова, О. В. (2002). База данных по адвентивным видам растений (Alien plant Species). В: Ю. Ю. Дгебуадзе, С. С. Ижевский, под ред., *Материалы совещания по экологической безопасности России*. Москва: IUCN, 83–94.
- Нотов, А. А. (2005). *Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1. Высшие растения*. 4-я версия, перераб. и дополн. Тверь: Тверской государственный университет.
- Нотов, А. А. (2009). *Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры*. Тверь: Тверской государственный университет.
- Панасенко, Н. Н. (2003). Флора сосудистых растений города Брянска. *Ботанический журнал*, 88 (7), 45–52.
- Полуянов, А. В. (2005). *Флора Курской области*. Курск: Курский государственный университет.
- Решетникова, Н. М., Майоров, С. Р., Крылов, А. В., Воронкина, Н. В., Попченко, М. И., Шмытов, А. А. (2010). *Калужская флора: аннотированный список видов Калужской области*. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Серегин, А. П. (2012). *Флора Владимирской области: Конспект и атлас*. Тула: Гриф и К.
- Силаева, Т. Б. (ред.) (2010). *Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры)*. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та.
- Сухоруков, А. П. (ред.) (2010). *Определитель сосудистых растений Тамбовской области*. Тула: Гриф и К.
- Тишков, А. А. (2016). Биогеография антропоцена Северной Евразии: к методологии оценки актуального биоразнообразия. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 54, 405–440.
- Хорун, Л. В., Казакова, М. В. (2013). Флористический состав и натурализация адвентивных видов Рязанской области. *Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле*, (2), 43–47.
- Шереметьева, И. С., Хорун, Л. В., Щербаков, А. В. (2008). *Конспект флоры сосудистых растений Тульской области*. Москва: Изд-во Ботанического сада МГУ; Тула: Гриф и К.
- Baiser, V. and Lockwood, J.L. (2011). The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 20 (1), 134–144. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00583.x>
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U. and Richardson, D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>

- Brice, M.-H., Pellerin, S. and Poulin, M. (2017). Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions*, 23, 828–840. <https://doi.org/10.1111/ddi.12565>
- Burman, S. G., Aronson, R. B. and van Woesik, R. (2012). Biotic homogenization of coral assemblages along the Florida reef tract. *Marine Ecology Progress Series*, 467, 89–96. <https://doi.org/10.3354/meps09950>
- Clavel, J., Julliard, R. and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9 (4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Clavero, M. and García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16, 2313–2324. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016)
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L. and Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenization by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127 (3), 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. and Couvet, D. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 252–261. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x>
- Ernst, R., Linsenmair, K. E. and Rödel, M. O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133, 143–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.028>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman Richers, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. and DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>
- Ibarra, J. T. and Martin, K. (2015). Biotic homogenization: Loss of avian functional richness and habitat specialists in disturbed Andean temperate forests. *Biological Conservation*, 191, 418–427. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.008>
- Kühn, I. and Klotz, S. (2006). Urbanization and homogenization — Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, 127 (3), 292–300. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.033>
- La Sorte, F. A. and McKinney, M. L. (2007). Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna. *Journal of Biogeography*, 34, 2159–2167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01761.x>
- La Sorte, F. A., McKinney, M. L. and Pyšek, P. (2007). Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology*, 13, 913–921. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01329.x>
- Lambdon, P. W., Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Jarošík, V., Pergl, J., Winter, M., Anastasiu, P., Andriopoulos, P., Bazos, I., Brundu, G., Celesti-Grappow, L., Chassot, P., Delipetrou, P., Josefsson, M., Kark, S., Klotz, S., Kokkoris, Y., Kühn, I., Marchante, H., Perglová, I., Pino, J., Vilà, M., Zikos, A., Roy, D. and Hulme, P. E. (2008). Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia*, 80, 101–149.
- Leprieux, F., Beauchard, O., Hugué, B., Grenouillet, G. and Brosse, S. (2008). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 14, 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00409.x>
- Lockwood, J. L., Brooks, T. M. and McKinney, M. L. (2000). Taxonomic homogenization of global avifauna. *Animal Conservation*, 3 (1), 27–35. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2000.tb00084.x>
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hajek, O., Kintrová, K., Laníková, D., Otýpková, Z. and Řehořek, V. (2012). Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, 145, 179–184. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.003>
- McKinney, M. L. (2004). Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 13 (1), 47–53. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00059.x>
- McKinney, M. L. (2005). New Pangea: Homogenizing the Future Biosphere. *Proceeding of the California Academy of sciences*, 56 (11), 119–129.
- McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 (11), 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)

- Morozova, O. V. (2018). Naturalized Alien Species in the Floras of the Middle Part of European Russia: Homogenization or Differentiation? *Russian Journal of Biological Invasions*, 9 (4), 366–373. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040094>
- Morozova, O. V. and Borisov, M. M. (2010). Web-oriented geoinformation system on alien plant species of European Russia. *Russian Journal of Biological Invasions*, 1 (3), 194–199. <https://doi.org/10.1134/S2075111710030094>
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 2027–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>
- Olden, J. D. and Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162 (4), 442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E. and Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (1), 18–24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Qian, H. and Guo, Q. (2010). Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions*, 16, 119–125. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00627.x>
- Qian, H., McKinney, M. L. and Kühn, I. (2008). Effects of introduced species on floristic similarity: Comparing two US states. *Basic and Applied Ecology*, 9, 617–625. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.004>
- Qian, H. and Ricklefs, R. E. (2006). The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, 9, 1293–1298. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00982.x>
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288, 854–856. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.854>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. and West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A. and Waller, D. M. (2004). Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, 18, 787–98. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00515.x>
- Sax, D. F. and Gaines, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (11), 561–566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Schmera, D., Erős, T. and Podani, J. (2009). A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecology*, 43, 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9152-9>
- Schwartz, M. W., Thorne, J. H. and Viers, J. H. (2006). Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 127 (3), 282–291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.01>
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekötter, T., Hendrickx, F., Herzog, F., Liira, J., Maelfait, J.-P., Speelmans, M. and Dziock, F. (2007). Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos*, 116, 461–472. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15372.x>
- Shaw, J. D., Spear, D., Greve, M. and Chown, S. L. (2010). Taxonomic homogenization and differentiation across Southern Ocean Islands differ among insects and vascular plants. *Journal of Biogeography*, 37, 217–228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02204.x>
- Smart, S. M., Thompson, K., Marrs, R. H., Le Duc, M. G., Maskel, L. and Firbank, L. G. (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2659–2665. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3630>
- Smith, K. (2006). Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties. *Biological Conservation*, 127, 327–335. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.026>
- Starodubtseva, E. A., Morozova, O. V. and Grigorjevskaja, A. J. (2014). Materials for the Black Book of Voronezh Oblast. *Russian Journal of Biological Invasions*, 5 (3), 206–216. <https://doi.org/10.1134/S2075111714030114>
- Su, G., Xu, J., Akasaka, M., Molinos, J. G. and Matsuzaki, S. S. (2015). Human impacts on functional and taxonomic homogenization of plateau fish assemblages in Yunnan, China. *Global Ecology and Conservation*, 4, 470–478. <https://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2015.09.002>

- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyšek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O. and Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11, 2234–2250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>
- Tobias, N. and Monika, W. (2012). Does taxonomic homogenization imply functional homogenization in temperate forest herb layer communities? *Plant Ecology*, 213, 431–443. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9990-3>
- Trentanovi, G., von der Lippe, M., Sitzia, T., Ziechmann, U., Kowarik, I. and Cierjacks, A. (2013). Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions*, 19, 738–748. <https://doi.org/10.1111/ddi.12028>
- Villéger, S., Grenouillet, G. and Brosse, S. (2014). Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1450–1460. <https://doi.org/10.1111/geb.12226>
- Winter, M., Kühn, I., La Sorte, F. A., Schweiger, O., Nentwig, W. and Klotz, S. (2010). The role of non-native plants and vertebrates in defining patterns of compositional dissimilarity within and across continents. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (3), 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00520.x>
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didžiulis, V., Hejda, M., Hulme, P. E., Lambdon, P. W., Pergl, J., Pyšek, P., Roy, D. B. and Kühn, I. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *PNAS*, 106 (51), 21721–21725. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907088106>

Статья поступила в редакцию 5 июня 2019 г.
Статья рекомендована в печать 10 февраля 2020 г.

Контактная информация:

Морозова Ольга Васильевна — olvasmor@mail.ru
Жмылев Павел Юрьевич — zhmylev@gmail.com

Taxonomic differentiation and functional homogenization of flora in the middle part of European Russia as a result of naturalization of alien species*

O. V. Morozova¹, P. Yu. Zhmylev²

¹ Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences,
29, Staromonetnyi per., Moscow, 119017, Russian Federation

² Lomonosov Moscow State University,
1, Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russian Federation

For citation: Morozova, O. V., Zhmylev, P. Yu. (2020). Taxonomic differentiation and functional homogenization of flora in the middle part of European Russia as a result of naturalization of alien species. *Vestnik of Saint Petersburg University. Earth Sciences*, 65 (2), 284–302. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.204> (In Russian)

Biological invasions triggered by human activity cause large-scale changes in the distribution of organisms, one of the consequences of which is biotic homogenization, revealed in varying ratios for different biotic groups. So far, there are not so many studies assessing the extent of this phenomenon for large areas. For the regions of the middle part of European Russia (ER), changes in the taxonomic and functional diversity of regional flora were analyzed, taking into account naturalized alien species. The Bray–Curtis index was used to quantify the changes in both taxonomic and functional dissimilarity in flora. As a measure of homogenization/differentiation, we used the difference in similarity indices calculated for regional floras with

* The research was carried out within the state assignment of Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences (no. 0148-2019-0007).

the participation of naturalized species and only for indigenous ones. The functional diversity of flora is assessed by the type of species belonging to groups of life forms. Naturalized species increase the taxonomic diversity and differences of regional floras, which can be explained by differentiated naturalization depending on the climate. The differentiating effect weakens with increasing distance between the regions. However, an increase in the taxonomic difference of flora is accompanied by functional homogenization, which consists in increasing the proportions of annual/biennial and woody species and reducing the proportion of herbaceous perennials. Changes in taxonomic and functional similarities are interrelated, but proceed at different rates as a result of differences in the leading factors explaining the changes in these categories. Taxonomic diversity is determined by climate to a greater extent than functional diversity, while the ratio of life forms in the structure of flora is mainly associated with the diversity of habitats. Among the groups of biotopes, annual/biennial species have the greatest homogenizing effect, and an increase in their share contributes not only to functional, but also to taxonomic homogenization.

Keywords: plants, alien species, naturalization, taxonomic and functional diversity, homogenization/differentiation of flora, life forms, European Russia.

References

- Aleksandrova, K. I., Kazakova, M. V., Novikov, V. S., Rzhenskaya, N. A. and Tikhomirov, V. N. (1996). *Flora of the Lipetsk Region*. Moscow: Argus Publ. (In Russian)
- Baiser, B. and Lockwood, J. L. (2011). The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 20 (1), 134–144. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00583.x>
- Baranova, O. G., Shcherbakov, A. V., Senator, S. A., Panasenko, N. N., Sagalaev, V. A. and Saksonov, S. V. (2018). The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora. *Phytodiversity of Eastern Europe*, XII (4), 4–22. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10031> (In Russian)
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U. and Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Borisova, E. A. (2007). *Adventive Plants in Flora of the Ivanovo Region*. Ivanovo: Ivanovo State University Press. (In Russian)
- Brice, M.-H., Pellerin, S. and Poulin, M. (2017). Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions*, 23, 828–840. <https://doi.org/10.1111/ddi.12565>
- Burman, S. G., Aronson, R. B. and van Woesik, R. (2012). Biotic homogenization of coral assemblages along the Florida reef tract. *Marine Ecology Progress Series*, 467, 89–96. <https://doi.org/10.3354/meps09950>
- Clavel, J., Julliard, R. and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9 (4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Clavero, M. and García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16, 2313–2324. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016)
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L. and Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127 (3), 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. and Couvet, D. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 252–261. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x>
- Ernst, R., Linsenmair, K. E. and Rödel, M. O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133, 143–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.028>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman Richers, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. and DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>

- Grigorevskaya, A. Ya., Starodubtseva, E. A., Khlyzova, N. Yu., Agafonov, V. A. and Tishkov, A. A. (2004). *Adventive flora of Voronezh Region: historical, biogeographical, ecological Aspects*. Voronezh: Voronezh State University. (In Russian)
- Ibarra, J. T. and Martin, K. (2015). Biotic homogenization: Loss of avian functional richness and habitat specialists in disturbed Andean temperate forests. *Biological Conservation*, 191, 418–427. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.008>
- Karpukhina, E. A., Alekseev, Yu. E., Zhmylev, P. Yu. and Lazareva, G. A. (2016). *Flora of the Dubna City*. Dubna: Dubna State University Press. (In Russian)
- Kazakova, M. V. (2004). *Flora of the Ryazan Region*. Ryazan: Russkoe slovo Publ. (In Russian)
- Kazakova, M. V. and Shcherbakov, A. V. (2017). Floristic knowledge of municipal districts of the Ryazan Region. In: M. V. Kazakova, ed., *Trudy Riazanskogo otdeleniia Russkogo botanicheskogo obshchestva. Vyp. 4. Floristicheskie issledovaniia*, Ryazan: Ryazan State University, 65–83. (In Russian)
- Khorun, L. V. and Kazakova, M. V. (2013). Floristic structure and naturalization of alien plant species of the Ryazan region's flora. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*, (2), 43–47. (In Russian)
- Korablev, A. P. and Smirnov, V. E. (2017). Plant Functional Diversity and Plant Life Forms. In: *Biodiversity: approaches of study and conservation, Proceedings of International Scientific Conference dedicated to 100th anniversary of the Department of Botany*, Tver, Russia, 172–176. (In Russian)
- Kühn, I. and Klotz, S. (2006). Urbanization and homogenization — Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, 127 (3), 292–300. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.033>
- La Sorte, F. A. and McKinney, M. L. (2007). Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna. *Journal of Biogeography*, 34, 2159–2167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01761.x>
- La Sorte, F. A., McKinney, M. L. and Pyšek, P. (2007). Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology*, 13, 913–921. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01329.x>
- Lambdon, P. W., Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Jarošík, V., Pergl, J., Winter, M., Anastasiu, P., Andriopoulos, P., Bazos, I., Brundu, G., Celesti-Grapow, L., Chassot, P., Delipetrou, P., Josefsson, M., Kark, S., Klotz, S., Kokkoris, Y., Kühn, I., Marchante, H., Perglová, I., Pino, J., Vilà, M., Zikos, A., Roy, D. and Hulme, P. E. (2008). Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia*, 80, 101–149.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Huguency, B., Grenouillet, G. and Brosse, S. (2008). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 14, 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00409.x>
- Lockwood, J. L., Brooks, T. M. and McKinney, M. L. (2000). Taxonomic homogenization of global avifauna. *Animal Conservation*, 3 (1), 27–35. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2000.tb00084.x>
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hajek, O., Kintrová, K., Laniková, D., Otýpková, Z. and Řehořek, V. (2012). Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, 145, 179–184. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.003>
- Maevskii, P. F. (2014). *Flora of the Middle Belt of Russia's European Part*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. (In Russian)
- Maiorov, S. R., Bochkina, V. D., Nasimovich, Yu. A. and Shcherbakov, A. V. (2012). *Adventive Plants in Flora of Moscow City and the Moscow Region*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. (In Russian)
- Malyshev, Yu. S. and Prelovsky, V. A. (2009). Alien species of mammals in reserves and national parks of Eastern Siberia. *Baikal'skii zoologicheskii zhurnal*, (2), 88–97. (In Russian)
- McKinney, M. L. (2004). Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 13 (1), 47–53. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00059.x>
- McKinney, M. L. (2005). New Pangea: Homogenizing the Future Biosphere. *Proceeding of the California Academy of sciences*, 56 (11), 119–129.
- McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 (11), 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)

- Morozova, O. V. (2002). Database on alien plant species. In: Yu. Yu. Dgebuadze, S. S. Izhevsky, ed., *Materialy soveshchaniia po ekologicheskoi bezopasnosti Rossii*. Moscow: IUCN Publ., 83–94. (In Russian)
- Morozova, O. V. (2018). Naturalized Alien Species in the Floras of the Middle Part of European Russia: Homogenization or Differentiation? *Russian Journal of Biological Invasions*, 9 (4), 366–373. <https://doi.org/10.1134/S2075111718040094>
- Morozova, O. V. and Borisov, M. M. (2010). Web-oriented geoinformation system on alien plant species of European Russia. *Russian Journal of Biological Invasions*, 1 (3), 194–199. <https://doi.org/10.1134/S2075111710030094>
- Notov, A. A. (2005). *Materials to the Flora of the Tver Region. P. 1: Higher Plants*. Tver: Tver State University. (In Russian)
- Notov, A. A. (2009). *Adventive Component of Tver Regional Flora: Dynamics of Composition and Structure*. Tver: Tver State University. (In Russian)
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 2027–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>
- Olden, J. D. and Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162 (4), 442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E. and Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (1), 18–24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>
- Panasenko, N. N. (2003). Flora of vascular plants of Bryansk town. *Botanicheskii Zhurnal*, 88 (7), 45–52. (In Russian)
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Poluianov, A. V. (2005). *Flora of the Kursk Region*. Kursk: Kursk State University Publ. (In Russian)
- Qian, H. and Guo, Q. (2010). Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions*, 16, 119–125. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00627.x>
- Qian, H., McKinney, M. L. and Kühn, I. (2008). Effects of introduced species on floristic similarity: Comparing two US states. *Basic and Applied Ecology*, 9, 617–625. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.004>
- Qian, H. and Ricklefs, R. E. (2006). The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, 9, 1293–1298. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00982.x>
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288, 854–856. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.854>
- Reshetnikova, N. M., Maiorov, S. R., Krylov, A. V., Voronkina, N. V., Popchenko, M. I. and Shmytov, A. A. (2010). *Kaluga flora: An annotated checklist of plant species of the Kaluga Region*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. (In Russian)
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. and West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A. and Waller, D. M. (2004). Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, 18, 787–98. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00515.x>
- Sax, D. F. and Gaines, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (11), 561–566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Schmera, D., Erös, T. and Podani, J. (2009). A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecology*, 43, 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9152-9>
- Schwartz, M. W., Thorne, J. H. and Viers, J. H. (2006). Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 127 (3), 282–291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.01>
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekötter, T., Hendrickx, F., Herzog, F., Liira, J., Mael-fait, J.-P., Speelmans, M. and Dziock, F. (2007). Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos*, 116, 461–472. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15372.x>
- Seregin, A. P. (2012). *Flora of Vladimir Oblast, Russia: checklist and atlas*. Tula: Grif i K Publ. (In Russian)

- Shaw, J.D., Spear, D., Greve, M. and Chown, S.L. (2010). Taxonomic homogenization and differentiation across Southern Ocean Islands differ among insects and vascular plants. *Journal of Biogeography*, 37, 217–228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02204.x>
- Sheremet'eva, I. S., Khorun, L. V. and Shcherbakov, A. V. (2008). *Synopsis of the flora of vascular plants in the Tula Region*. Moscow: Moscow Botanical Garden Press; Tula: Grif i K Publ. (In Russian)
- Silaeva, T. B. (ed.) (2010). *Vascular plants of the Republic of Mordovia (check-list of the flora)*. Saransk: Mordovia State University Press. (In Russian)
- Smart, S. M., Thompson, K., Marrs, R. H., Le Duc, M. G., Maskel, L. and Firbank, L. G. (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2659–2665. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3630>
- Smith, K. (2006). Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties. *Biological Conservation*, 127, 327–335. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.026>
- Starodubtseva, E. A., Morozova, O. V. and Grigorjevskaja, A. J. (2014). Materials for the Black Book of Voronezh Oblast. *Russian Journal of Biological Invasions*, 5 (3), 206–216. <https://doi.org/10.1134/S2075111714030114>
- Su, G., Xu, J., Akasaka, M., Molinos, J. G. and Matsuzaki, S. S. (2015). Human impacts on functional and taxonomic homogenization of plateau fish assemblages in Yunnan, China. *Global Ecology and Conservation*, 4, 470–478. <https://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2015.09.002>
- Sukhorukov, A. P. (ed.) *The identification manual of vascular plants of the Tambov Region*. (2010). Tula: Grif i K Publ. (In Russian)
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pysek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O. and Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11, 2234–2250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>
- Tishkov, A. A. (2016). Biogeography of anthropocene of Northern Eurasia: a methodology for assessing the actual biodiversity. *Archives of Zoological Museum of Lomonosov State University*, 54, 405–440. (In Russian)
- Tobias, N. and Monika, W. (2012). Does taxonomic homogenization imply functional homogenization in temperate forest herb layer communities? *Plant Ecology*, 213, 431–443. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9990-3>
- Trentanovi, G., von der Lippe, M., Sitzia, T., Ziechmann, U., Kowarik, I. and Cierjacks, A. (2013). Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions*, 19, 738–748. <https://doi.org/10.1111/ddi.12028>
- Vasilevich, V. I. (2016). Functional diversity in plant communities. *Botanicheskii Zhurnal*, 101 (7), 776–795. <https://doi.org/10.1134/S0006813616070024> (In Russian)
- Vasiukov, V. M. (2004). *Plants of the Penza Region*. Penza: Penza State University Publ. (In Russian)
- Villéger, S., Grenouillet, G. and Brosse, S. (2014). Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1450–1460. <https://doi.org/10.1111/geb.12226>
- Winter, M., Kühn, I., La Sorte, F. A., Schweiger, O., Nentwig, W. and Klotz, S. (2010). The role of non-native plants and vertebrates in defining patterns of compositional dissimilarity within and across continents. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (3), 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00520.x>
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didžiulis, V., Hejda, M., Hulme, P. E., Lambdon, P. W., Pergl, J., Pyšek, P., Roy, D. B. and Kühn, I. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *PNAS*, 106 (51), 21721–21725. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907088106>
- Zhmylev, P. Yu., Alekseev, Yu. E. and Morozova, O. V. (2017). *Biomorphological diversity of plants in the Moscow Region*. Dubna: Dubna State University Press. (In Russian)

Received: June 5, 2019

Accepted: February 10, 2020

Contact information:

Olga V. Morozova — olvasmor@mail.ru

Pavel Yu. Zhmylev — zhmylev@gmail.com