

СОСТАВ И ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАЛЕЖЕЙ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ (БАССЕЙН РЕКИ БЕЛАЯ, ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

© 2012 Ескина Т.Г.¹, Акатов В.В.², Акатова Т.В.¹

¹ Кавказский государственный природный биосферный заповедник,
Майкоп 385000

² Майкопский государственный технологический университет,
Майкоп 385000, akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2011

В работе анализируется влияние чужеродных (адвентивных) доминантов (*Erigeron annuus*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca* и др.) на состав и видовое богатство фитоценозов залежей, расположенных в бассейне реки Белая на Западном Кавказе. Результаты показывают, что 1) адвентивные доминанты не оказывают существенного специфического влияния на состав залежных сообществ; 2) сообщества с более обильными адвентивными доминантами характеризуются более низким видовым богатством на участках площадью 0.5 м² и 15 м² в целом, меньшим числом аборигенных видов и большим числом адвентивных; 3) сообщества с более обильными адвентивными доминантами характеризуются более низкой средней встречаемостью на площадках 0.5 м² как аборигенных, так и адвентивных видов растений. Однако связь между всеми этими характеристиками является слабой.

Ключевые слова: адвентивные виды, залежи, доминанты, видовое богатство, встречаемость, Западный Кавказ.

Введение

В результате адвентивизации растительного покрова нередко возникают ситуации, когда аборигенные доминанты сменяются адвентивными (чужеродными). Можно назвать как минимум две причины, по которым следствием данного процесса может стать снижение видового богатства растительных сообществ. Во-первых, чужеродные виды растений могут оказаться более сильными конкурентами по сравнению с аборигенными, обычно доминирующими на таких местообитаниях, и достигать более высокого обилия, а соответственно, и уровня доминирования [Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Hejda et al., 2009]. Чем выше этот уровень, тем меньше ресурсов остается сопутствующим видам, тем ниже их

возможная численность и видовое богатство сообществ [Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 1998; McKane et al., 2002; Kunte, 2008]. Во-вторых, средообразующая деятельность некоторых чужеродных видов (путем избирательного использования минеральных ресурсов, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы, аллелопатии и т. д.) может препятствовать произрастанию в ценозах определенных аборигенных видов растений, обычных для данных типов местообитаний [Callaway, Ridenour, 2004; Reinhart et al., 2005; Hulme, Bremner, 2006]. В результате сообщества с существенным преобладанием чужеродных растений могут включать меньшее число видов, чем исходные, даже если обилие аборигенных доминантов в этих

исходных сообществах было столь же значительным.

Следует отметить, что публикации по данной проблеме включают примеры как существенного влияния чужеродных доминантов на видовое богатство и состав ценозов [Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Reinhart et al., 2005; Hejda et al., 2009], так и его отсутствия [Houlahan, Findlay, 2004; Sagoff, 2005; Hulme, Bremner, 2006]. Причем даже в тех случаях, когда рассматриваются инвазии одного и того же вида, но на разных участках сообществ [Hejda, Pyšek, 2006; Mills et al., 2009].

На Западном Кавказе чужеродные виды растений наиболее часто становятся преобладающими в сообществах залежей, которые в естественном состоянии в этом районе обычно не имеют хорошо выраженных доминантов. Поэтому представляло интерес выяснить, как чужеродные доминанты влияют на состав и видовое богатство залежных ценозов. В статье рассмотрены следующие вопросы: 1) оказывают ли они специфическое влияние на состав залежных сообществ; 2) какова связь между обилием адвентивных доминантов и видовым богатством аборигенных и адвентивных видов растений на участках залежей разной площади; 3) какова связь между обилием адвентивных доминантов и средней встречаемостью аборигенных и адвентивных видов.

Материал и методика

Сообщества залежей были описаны в 2008 и 2009 гг. в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря (координаты центра района исследований: 44° 37.249' с. ш., 40° 00.059' в. д.). Описания выполняли на участках фитоценозов размером 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м². На маленьких площадках отмечали виды растений (травянистые, а также подрост деревьев и кустарников), глазомерно оценивали

общее проективное покрытие сообществ (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее) и проективное покрытие конкретных видов с использованием балльной шкалы (1 балл – покрытие менее 1%, 2 – покрытие 1–5%, 3 – 6–15%, 4 – 16–25%, 5 – 26–50%, 6 – 51–75%, 7 – 76–100%). Всего было описано 35 участков залежей по 15 м². На всех участках адвентивные виды присутствовали и один из них являлся доминантом, то есть имел более высокое обилие, оцененное через средний балл покрытия на площадках 0.5 м², по сравнению с другими, как адвентивными, так и аборигенными растениями.

На основе выполненных описаний, кроме среднего балла покрытия, были определены значения следующих показателей: S – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м² (в пределах участка 15 м²); S_n и S_a – среднее число аборигенных и сопутствующих (т. е. кроме доминанта) адвентивных видов растений на этих площадках; N , N_n и N_a – общее число видов растений, число аборигенных и сопутствующих адвентивных видов на участках 15 м², соответственно; F , F_n и F_a – средняя встречаемость сопутствующих видов растений, в том числе аборигенных и адвентивных, на площадках 0.5 м² (в пределах 15 м²). Материал был обработан методами корреляционного и факторного анализов. Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Общая характеристика сообществ залежей с доминированием различных адвентивных видов растений представлена в таблицах 1 и 2. Как видно из таблицы 1, они включают значительное число общих (константных) видов, которые обычно произрастают на таких местообитаниях (*Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Plantago major* и др.). Среди аборигенных видов явные

доминанты на обследованных участках отсутствовали. Суммарное число выявленных в этом типе сообществ адвентивных видов растений составило 18 (10% от общего числа видов, попавших в описания), что больше, чем на большинстве других типов местообитаний района исследований (остепненных лугах, лесных полянах, отмелях и т. д.). Данное обстоятельство связано не только с высокой инвазивностью залежных фитоценозов, но и с биоэкологическими особенностями большинства адвентивных видов растений, занесенных в район исследований [Акатов и др., 2010]. Следует отметить, что в данном случае мы не рассматриваем в качестве адвентивных виды-археофиты, нами анализируются лишь чужеродные растения, занесенные в регион

относительно недавно (после XVIII в.), так называемые неофиты. Большинство из них (72%) – выходцы из Северной Америки, остальные имеют азиатское происхождение. По способу заноса 50% рассматриваемых адвентивных видов – эргазиофиты (одичалые культурные растения и интродуценты), вторую половину составляют ксенофиты (непреднамеренно занесенные преимущественно сорные травянистые растения) [по: Миркин, Наумова, 1998]. В группе ксенофитов преобладают малолетники (одно-, двулетние растения) и, напротив, среди многолетних адвентиков большинство являются «беженцами из культуры». Из 7 адвентивных видов, выступавших в качестве доминантов в сообществах залежей, 5 являются одичалыми культурными растениями.

Таблица 1. Общая характеристика описанных участков залежей

№ вида	Группы описаний*	1	2	3	4	5
	Число площадок 15 м ² (0.5 м ²)	8 (160)	4 (80)	16 (320)	4 (80)	3 (60)
	Покрытие	100	100	100	100	100
	Высота травостоя, см	127.5	80	98.8	120	133.3
Средний балл покрытия на 15 м ² и встречаемость на 0.5 м ² (в скобках, %) адвентивных доминантов						
1	<i>Solidago canadensis</i> L.	6.2 (100)		0.1 (5.3)		
2	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	0.3 (24.4)	4.8 (100)	0.4 (39.1)	0.1 (7.5)	1.0 (33.0)
3	<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	0.5 (36.9)	0.2 (18.8)	2.2 (100)	0.9 (87.5)	1.5 (68.0)
4	<i>Asclepias syriaca</i> L.	0.2 (23.8)		0.1 (10.3)	2.9 (100)	
5	<i>Helianthus tuberosus</i> L.					1.4 (33.0)
6	<i>Abutilon theophrasti</i> Medikus	0.1 (1.3)	0.1 (1.3)			1.4 (33.0)
7	<i>Silphium perfoliatum</i> L.					2.0 (33.0)
Встречаемость адвентивных видов на 0.5 м ² , %						
8	<i>Oxalis stricta</i> L.	6.9		13.1	23.8	1.7
9	<i>Erigeron canadensis</i> L.	11.9	2.5	12.2		31.7
10	<i>Xanthium strumarium</i> L.		5.0	2.2		8.3
11	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	0.6		4.4		5.0
12	<i>Bidens frondosa</i> L.			9.4		1.7
13	<i>Amaranthus albus</i> L.	0.6	25.0			
14	<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth ex Steudel		7.5			3.3
15	<i>Morus nigra</i> L.	3.7				
16	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.		50.0			

17	<i>Secale cereale</i> L.			0.3		
18	<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter					33.3
Встречаемость наиболее обычных аборигенных видов на 0.5 м ² , %						
19	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	66.3	63.8	81.6	100	86.7
20	<i>Festuca pratensis</i> Hudson	67.5	22.5	76.3	95.0	20.0
21	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	32.5	33.8	48.1	16.3	38.3
22	<i>Setaria pumila</i> (Poiret) Schult.	12.5	70.0	2.2	1.3	38.3
23	<i>Trifolium repens</i> L.	35	26.3	30.6	33.8	20.0
24	<i>Trifolium medium</i> L.	3.1	1.3	26.9	3.8	55.0
25	<i>Cichorium intybus</i> L.	7.5	26.3	39.4	36.3	10.0
26	<i>Cirsium arvense</i> L. (Scop.)	6.3	17.5	16.6	40.0	11.7
27	<i>Daucus carota</i> L.	13.1	16.3	47.8	35.0	15.0
28	<i>Potentilla reptans</i> L.	23.1	10.0	13.1	18.8	28.3
30	<i>Plantago major</i> L.	1.3	16.3	18.1	1.3	31.7
Встречаемость видов, характерных для сообществ с определенными доминантами, на 0.5 м ² , %						
31	<i>Atriplex patula</i> L.		43.8			
32	<i>Chenopodium album</i> L.		61.3	0.9		
33	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.		33.8			2.0
34	<i>Polygonum minus</i> Hudson	1.3	47.5	0.3		
35	<i>Portulaca oleracea</i> L.		48.8			2.0
36	<i>Avena fatua</i> L.	3.8		22.5		
37	<i>Plantago lanceolata</i> L.	1.3	3.8	30.6	14.0	2.0
38	<i>Sonchus arvensis</i> L.		6.3	25.6		
Встречаемость видов, не выявленных в сообществах с определенным доминантом, на 0.5 м ² , %						
39	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	15.6		31.3	45.0	10.0
40	<i>Equisetum arvense</i> L.	26.3		15.6	5.0	33.3
41	<i>Rubus caesius</i> L.	13.9		8.8	35.0	41.7

* Примечание. Группы описаний участков залежей с доминированием определенных видов адвентивных растений: 1. *Solidago canadensis*; 2. *Ambrosia artemisiifolia*; 3. *Erigeron annuus*; 4. *Asclepias syriaca*; 5. *Helianthus tuberosus*, *Abutilon theophrasti*, *Silphium perfoliatum*.

Таблица 2. Значения параметров, характеризующих участки залежей с доминированием или содоминированием определенных адвентивных видов растений

Доминант	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>F</i>	<i>N_a</i>	<i>S_a</i>	<i>F_a</i>
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	16	28.3	12.8	0.43	2.3	1.0	0.47
<i>Solidago canadensis</i> L.	8	27.0	9.2	0.30	3.9	1.1	0.24
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	4	23.3	10.6	0.45	2.3	1.1	0.49
<i>Asclepias syriaca</i> L.	4	29.5	11.8	0.38	2.8	1.2	0.44
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	1	31	14.5	0.45	4	2.1	0.53
<i>Abutilon theophrasti</i> Medikus	1	26	8.7	0.31	7	2.8	0.40
<i>Silphium perfoliatum</i> L.	1	27	13.4	0.48	2	0.7	0.35

Как следует из таблицы 1, наиболее часто в качестве доминанта на участках залежей выступал *Erigeron annuus*, реже – *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Asclepias syriaca*, остальные виды – единично. Наиболее высокое обилие на отдельных участках было достигнуто *Solidago canadensis* (средний балл покрытия – 7.0), ниже – *Ambrosia artemisiifolia* (5.9), *Erigeron annuus* (5.9) и *Silphium perfoliatum* (5.9); еще ниже – *Asclepias syriaca* (4.7), *Helianthus tuberosus* (4.1) и *Abutilon theophrasti* (4.1). Характеристика среднего обилия этих видов для групп участков представлена в таблице 1. Оно наиболее высокое у *Solidago canadensis*, наиболее низкое у *Erigeron annuus*. Кроме того, необходимо отметить, что на одном из восьми участков с преобладанием *Solidago canadensis*, этот вид имел средний балл покрытия менее 4 (т. е. покрытие не более 15%). Для участков с относительно высоким обилием *Ambrosia artemisiifolia* такая ситуация имела место на одном участке из четырех, *Erigeron annuus* – на 15 из 16 участков, *Asclepias syriaca* – на трех из четырех. Таким образом, на 20 из 35 описанных нами участков указанные выше адвентивные виды, хотя и преобладали количественно над другими видами, но имели невысокое обилие.

С целью определения наличия или отсутствия специфического воздействия конкретных адвентивных доминантов на видовой состав залежных сообществ, мы предприняли попытку выделить группы аборигенных видов, которые имели бы относительно высокую или, напротив, относительно низкую среднюю встречаемость в сообществах с доминированием того или иного вида. Как следует из таблицы 1, первых оказалось всего 8. Пять из них встречались преимущественно в фитоценозах с доминированием *Ambrosia artemisiifolia* и три – с *Erigeron annuus*. В сообществах с другими адвентивными доминантами характерные для них виды обнаружены

не были. Кроме того, мы выявили три вида, которые не были встречены в сообществах с доминированием *Ambrosia artemisiifolia*, но имели относительно высокую встречаемость на других описанных участках (*Agrimonia eupatoria*, *Equisetum arvense* и *Rubus caesius*). Для сообществ с доминированием других адвентивных видов такие виды обнаружены не были.

Таким образом, полученный результат свидетельствует об относительно слабом специфическом влиянии конкретных адвентивных видов-доминантов на видовой состав изученных залежных сообществ. В пользу данного вывода свидетельствует и результат ординации описанных участков залежей методом факторного анализа (рис. 1). Он выполнен на основе только сопутствующих видов растений (как адвентивных, так и аборигенных), то есть ни один из семи адвентивных доминантов при этом не учитывался. Как видно из рисунка, участки залежей не образуют в факторном пространстве хорошо обособленных скоплений по признаку доминирующего вида.

Как следует из таблицы 2, на площадках 0.5 м² наименьшее среднее видовое богатство было выявлено для ценозов с доминированием *Solidago canadensis* и *Abutilon theophrasti*, наибольшее – с *Silphium perfoliatum* и *Helianthus tuberosus*. Наименьшее число видов на участках 15 м² было выявлено в ценозах с доминированием *Ambrosia artemisiifolia*, наибольшее – с *Helianthus tuberosus*. Соответственно, как видно из этой таблицы, участки залежей с наиболее высокими и низкими средними значениями покрытия не обязательно характеризуются наиболее высокими или низкими средними значениями видового богатства.

Наибольшее число адвентивных видов растений было выявлено на участке с доминированием *Abutilon theophrasti*, наименьшее – с *Silphium perfoliatum*. Наименьшая средняя встречаемость видов характерна для участков с доминированием

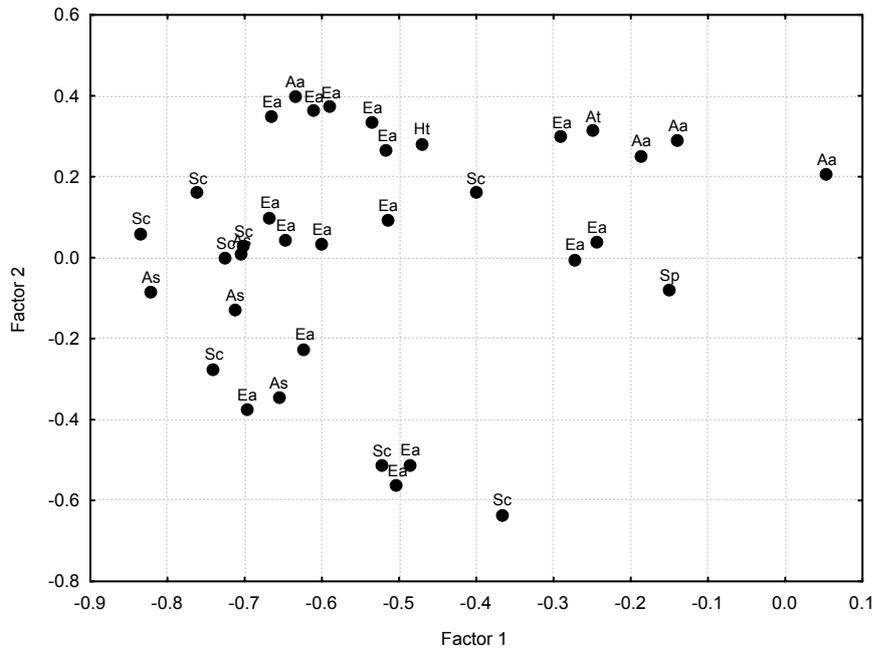


Рис. 1. Ординация фитоценозов залежей с доминированием разных адвентивных видов растений методом факторного анализа.

Доминирующие виды: Sc – *Solidago canadensis*, Aa – *Ambrosia artemisiifolia*, Ea – *Erigeron annuus*, As – *Asclepias syriaca*, Ht – *Helianthus tuberosus*, At – *Abutilon theophrasti*, Sp – *Silphium perfoliatum*.

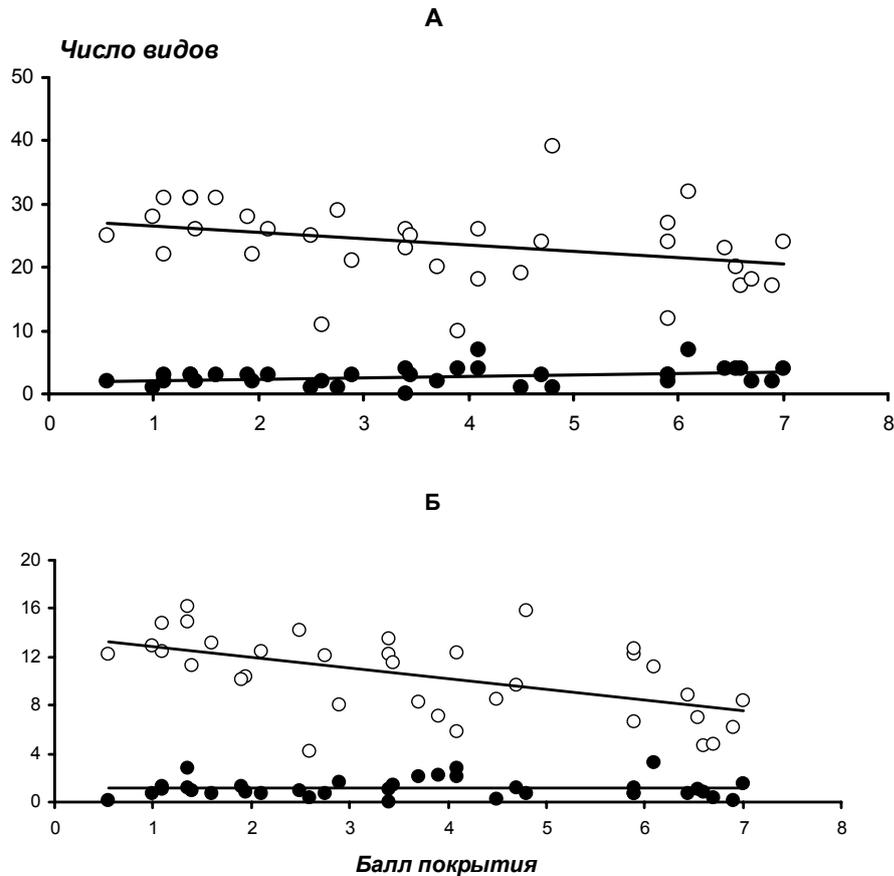


Рис. 2. Соотношение между обилием адвентивного доминанта и числом аборигенных и сопутствующих адвентивных видов растений на участках площадью 15 м² (А) и 0.5 м² (Б). Обилие доминирующего вида выражено через средний балл проективного покрытия. Белые кружки – число аборигенных видов растений, черные – сопутствующих адвентивных видов.

Таблица 3. Соотношение между покрытием доминирующих адвентивных видов растений, видовым богатством и средней частотой встречаемости видов на участках залежей

Зависимые параметры	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>r_s</i>	<i>R</i> ²
<i>N</i>	35	-0.251	-0.326*	0.063
<i>N_n</i>	35	-0.327*	-0.424**	0.107
<i>N_a</i>	35	0.313*	0.359**	0.098
<i>S</i>	35	-0.521***	-0.531***	0.271
<i>S_n</i>	35	-0.547***	-0.566***	0.299
<i>S_a</i>	35	0.032	-0.013	0.001
<i>F</i>	35	-0.507***	-0.509***	0.257
<i>F_n</i>	35	-0.427**	-0.480***	0.182
<i>F_a</i>	35	-0.319*	-0.320*	0.102

Примечание. *n* – число площадок; *r* – коэффициент корреляции Пирсона; *r_s* – коэффициент корреляции рангов (Спирмена); уровень достоверности: *** – <0.01, ** – <0.05, * – <0.1, отсутствие верхнего индекса свидетельствует об уровне достоверности выше 0.1; *R*² – коэффициент детерминации.

Solidago canadensis и *Abutilon theophrasti*, наиболее высокая – с *Silphium perfoliatum*. Средняя встречаемость аборигенных и сопутствующих адвентивных видов растений на площадках различается не существенно. Встречаемость аборигенных несколько выше, чем сопутствующих адвентивных на участках с доминированием *Solidago canadensis* и *Silphium perfoliatum*, на остальных – наоборот.

В таблице 3 и на рисунке 2 показаны результаты сопоставления среднего покрытия наиболее обильных адвентивных видов растений с различными компонентами видового богатства и частотой встречаемости видов на участках залежей. Как видно, сообщества с более высоким покрытием адвентивного доминанта характеризуются более низкими видовым богатством в целом, числом аборигенных видов и средней встречаемостью как аборигенных, так и адвентивных видов. Сила связи во всех случаях невысокая (данный фактор определяет варьирование зависимых параметров на 10–30%), но при этом следует отметить, что отрицательное воздействие адвентивных доминантов на число аборигенных видов несколько сильнее проявляется на меньших по

площади участках. Данное наблюдение согласуется с результатами ранее выполненных исследований, которые свидетельствуют о том, что: 1) влияние адвентивных видов на разнообразие аборигенных сильнее проявляется на небольших участках сообществ [Brown, Peet, 2003; Fridley et al., 2004; Herben et al., 2004; Réjmánek et al., 2005]; 2) влияние уровня доминирования любых видов (не обязательно чужеродных) на видовое богатство растительных сообществ снижается по мере увеличения площади пробного участка [Акатов, 2010а]. Высказано предположение, что это может быть связано с изменением относительной роли локальных (конкурентное исключение) и региональных (иммиграция) процессов в определении видового богатства сообществ на градиенте площади [Brown, Peet, 2003; Акатов, 2010а].

Связь между обилием адвентивных доминантов и числом адвентивных видов на площадках также слабая, но положительная. Наличие отрицательной связи между обилием адвентивных доминантов и средней встречаемостью видов, по-видимому, свидетельствует о том, что снижение видового богатства сообществ не является следствием

средообразующей деятельности адвентивных растений, которая препятствует произрастанию рядом с ними одних аборигенных видов растений и, соответственно, способствует достижению более высокого обилия другими (эффект компенсации или экологического высвобождения [Soule, 1986; Чернов, 2005; Gonzalez, Loreau, 2009 и др.]). Об этом же говорит и относительно слабое специфическое влияние конкретных адвентивных видов-доминантов на видовой состав сообществ, что было показано выше.

В завершение кратко коснемся природоохранного значения полученных результатов. В публикациях, посвященных проблемам инвазивной экологии, большое внимание уделяется влиянию адвентивных видов организмов, в том числе и растений, на видовое богатство акцепторных сообществ. Однако представления относительно последствий внедрения чужеродных растений (в отличие от инвазий животных) в природные или полуприродные ценозы для аборигенных видов остаются неопределенными. Так, имеется информация, что почти половина из занесенных в список угрожаемых видов растений США (Endangered Species Act) оказались редкими в результате конкуренции со стороны адвентиков [Flather, Sieg, 2008]. В отечественных публикациях иногда приводятся конкретные примеры вытеснения адвентивными видами растений аборигенных, например, заносной североамериканской чередой *Bidens frondosa* популяций местных видов рода *Bidens* [Виноградова, 2003; 2008; Васильева, Папченков, 2011]. Но при этом в ряде работ было показано, что инвазии чужеродных видов в сообщества растений в основном происходят без вытеснения аборигенных видов [Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005; Кравцова и др., 2010]. Необходимо также обратить внимание, что частота упоминаний конкуренции со стороны инвазивных растений среди факторов, лимитирующих численность

видов сосудистых растений, включенных в Красные книги РСФСР [1988] и РФ [2008], составляет менее одного процента [Акатов, 2010б].

Сообщества залежей обычно не относятся к созологически значимым, поскольку чаще всего не содержат эндемичные, редкие или исчезающие виды растений. Однако, как отмечалось выше, это тот тип сообществ Западного Кавказа, где адвентивные виды достигают наибольшего числа и обилия и, более того, на многих их участках такие виды являются доминантами. Поэтому фитоценозы залежей можно рассматривать в качестве модели для ситуации, когда в результате расширения эколого-ценотического спектра чужеродных видов в регионе они начнут доминировать в других, созологически более ценных типах сообществ. На их примере можно рассматривать последствия достижения адвентивными видами высокого обилия для аборигенных видов.

Как показали результаты наших исследований, адвентивные виды растений, достигая высокого обилия, действительно оказывают отрицательное воздействие на разнообразие и встречаемость аборигенных видов, однако это влияние мало специфично, в целом не очень велико и снижается при увеличении размера пробных участков от 0.5 до 15 м². Поэтому можно предположить, что на участках еще большего размера оно будет мало заметным. Интересно сопоставить полученные данные с результатами анализа смены аборигенных доминантов в древесном и кустарниковом ярусах прирусловых лесов Западного Кавказа (*Populus nigra* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Salix alba* L., *Swida australis* (C.A.Mey.) Pojark. ex Grossh., *Euonymus europaea* L. и др.) чужеродными (*Ailanthus altissima* (Miller) Swingle, *Ficus carica* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer negundo* L. и *Amorpha fruticosa* L.) [Акатов и др., в печати]. Связь между уровнем доминирования и видовым богатством на участках сообществ

деревьев площадью 300 м² и кустарников площадью 15 м² была более значительна, чем между обилием адвентивных растений, выраженным через средний балл покрытия, и видовым богатством на участках залежей площадью 0.5 и 15 м² (коэффициент корреляции Пирсона варьировал от 0.662 до 0.777, $P < 0.001$). Однако средняя численность адвентивных доминантов (*Ailanthus altissima*, *Ficus carica* и *Robinia pseudoacacia*) оказалась не выше, чем аборигенных на аналогичных местообитаниях, а видовое богатство сообществ на участках площадью 300 м² не ниже. Напротив, смена аборигенных доминантов кленом ясенелистным (*Acer negundo*) привела к снижению, а аморфой кустарниковой (*Amorpha fruticosa*) к существенному снижению числа и средней численности местных видов древесных растений. Причем, по-видимому, не только в результате перехвата адвентивными доминантами большей доли ресурсов по сравнению с аборигенными, но и потому, что они спровоцировали более «жесткое» разделение другими (сопутствующими) видами оставшихся ресурсов [Акатов и др., в печати]. Однако и в этом случае необходимо учитывать фактор пространственного масштаба, поскольку при увеличении размера пробных участков в 10 раз (от 300 м² до 0.3 га) роль уровня доминирования в варьировании видового богатства древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа падает примерно в три раза [Акатов, 2010а].

Выводы

Полученные нами результаты позволяют сделать следующие выводы и предположения:

1. Адвентивные доминанты не оказывают значительного специфического влияния на видовой состав залежных сообществ района исследований.

2. Сообщества залежей с более обильными адвентивными доминантами включают преимущественно меньшее

число аборигенных видов растений и большее – адвентивных. При этом влияние данного фактора на видовое богатство сообществ относительно невелико и снижается с увеличением размера пробного участка.

3. Обилие адвентивных доминантов оказывает отрицательное влияние на среднюю встречаемость видов, как аборигенных, так и адвентивных. Данное обстоятельство позволяет предположить, что снижение видового богатства залежных сообществ на градиенте роста значений этого фактора не является следствием средообразующей деятельности адвентивных доминантов, скорее это результат конкуренции за ресурсы.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07-04-00449).

Литература

Акатов В.В. Роль локальных и региональных процессов в формировании видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа на участках разной площади // Электронный журнал «Исследовано в России». 2010а. №040. С. 479–486 // (<http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2010/040.pdf>).

Акатов В.В. Редкие и исчезающие виды растений России, Краснодарского края и Республики Адыгея: лимитирующие факторы и угрозы глазами экспертов // Мат. XXI Недели науки МГТУ: XVI Межд. науч.-практ. Конф. «Экологические проблемы современности. Рациональное природопользование и сохранение биоразнообразия». Майкоп: Изд-во МГТУ, 2010б. Т. III. С.105–115.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы варьирования числа адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа // Экология. 2010. № 5. С. 344–351.

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных видов // Экология (в печати).
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 31–33.
- Виноградова Ю.К. Инвазибельность естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 2. С. 2–18.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2008. 855 с.
- Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invisibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. V. 84. № 1. P. 32–39.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: a biochemically used hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. № 2. P. 433–436.
- Flather C.H., Sieg C.H. Species Rarity: Definition, Causes, and Classification // Conservation of rare or little-known species: biological, social, and economic considerations / Eds. M.G. Raphael, R. Molina. Washington, 2008. P. 40–66.
- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // Ecology. 2004. V. 85. № 12. P. 3215–3222.
- Gonzalez A., Loreau M. The Causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2009. V. 40. P. 393–414.
- Hejda M., Pyšek P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biological Conservation. 2006. V. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // Journal of Ecology. 2009. V. 97. P. 393–403.
- Herben T., Mandak B., Bimova K., Munzbergova Z. Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data // Ecology. 2004. V. 85. P. 3223–3233.
- Houlihan J.E., Findlay C.S. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // Conservation Biology. 2004. V. 18. № 4. P. 1132–1138.
- Hulme P.E., Bremner E.T. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal //

- Journal of Applied Ecology. 2006. V. 43. P. 43–50.
- Kunte K. Competition and species diversity: removal of dominant species: increases diversity in Costa Rican butterfly communities // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 69–76.
- McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Rastetter E.B., Fry B., Giblin A.E., Kielland K., Kwiatkowski B.L., Laundre J.A., Murray G. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // *Nature*. 2002. V. 415. P. 68–71.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // *Ecography*. 2001. V. 24. P. 633–644.
- Mills J.E., Reinartz J.A., Meyer G.A., Young E.B. Exotic shrub invasion in an undisturbed wetland has little community-level effect over a 15-year period // *Biol. Invasions*. 2009. V. 11. P. 1803–1820.
- Réjmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // *Vegetation ecology* / Eds. E. van der Maarel. Oxford: Blackwell, 2005. P. 332–355.
- Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. 2005. V. 28. P. 573–582.
- Sagoff M. Do non-native species threaten the natural environment? // *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*. 2005. V. 18. P. 215–236.
- Sax D.F., Brown J.H., White E., Gaines S.D. The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity. Chapter 17 // *Species invasions: insights into Ecology, Evolution and Biogeography* / Eds. D.F. Sax, S.D. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2005. P. 447–465.
- Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. V. 18. № 11. P. 561–566.
- Silliman B.R., Bertness M.D. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes // *Conservation Biology*. 2004. V. 18. P. 1424–1434.
- Soule M.E. Community processes // *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity* / Eds M.E. Soule. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1986. P. 304–308.

COMPOSITION AND SPECIES RICHNESS OF FALLOW PLANT COMMUNITIES WITH PREDOMINANCE OF ADVENTIVE SPECIES (THE BELAYA RIVER BASIN, WESTERN CAUCASUS)

© 2012 Eskina T.G.¹, Akatov V.V.², Akatova T.V.¹

¹Caucasus State Reserve, Maikop, 385000

²Maikop State Technological University, Maikop, 385000, e-mail: akatovmgti@mail.ru

The influence of adventive dominants (*Erigeron annuus*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca* etc.) on composition and species richness of fallow plant communities (the Belaya River basin, the Western Caucasus) are analyzed. The results show that 1) adventive dominants influence poorly on composition of fallow communities; 2) communities with more abundant adventive dominants are characterized by the lower community species richness on the plots of 0.5 m² and 16 m² as a whole, and lesser number of native species and the higher number of adventive ones; 3) communities with the more abundant adventive dominants are characterized by the lower average frequency of native and adventive species on the plots of 0.5 m². However, relations between all these characteristics are poor.

Key words: adventive species, fallow lands, dominants, species composition. species richness, frequency, Western Caucasus.