

УДК 581.9:581.52:574.91

ВЫСОТНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

© 2019 Акатова Т.В.^{а, *}, Акатов В.В.^{б, **}^а Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп, 385000, РФ^б Майкопский государственный технологический университет, Майкоп, 385000, РФ
e-mail: *hookeria@mail.ru; **akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 02.02.2019. После доработки 18.02.2019. Принята к публикации 15.05.2019.

Рассматривается высотное распространение 100 чужеродных видов растений в горной части Западного Кавказа. Из них 59% – травянистые растения, 41% – древесные; для многих родиной является Северная Америка (42%) или Восточная Азия (32%); 57% – «беженцы из культуры». Максимальное видовое богатство отмечено в нижних поясах гор с более благоприятным климатом, высокой плотностью населения и значительной антропогенной нагрузкой. С увеличением высоты над уровнем моря число видов снижается, что характерно для большинства горных систем умеренной зоны. Выше 1000 м над ур. м. отмечено произрастание только 17 чужеродных видов. Это преимущественно непреднамеренно интродуцированные однолетние травянистые растения, выходцы из Северной Америки. Большинство из них широко распространено на Западном Кавказе, во многих районах России и в Европе. Выше границы леса в субальпийском поясе (2000 м над ур. м.) отмечен один вид – *Matricaria suaveolens*. Показаны различия в высотном распространении чужеродных видов на южном (причерноморском) и северном (кубанском) макросклонах Западного Кавказа. Сделано предположение, что основной причиной проникновения чужеродных видов в верхнегорные пояса этого региона является завоз туда диаспор с материалами, используемыми при строительстве и реконструкции дорог, создании туристической инфраструктуры и других объектов.

Ключевые слова: чужеродные виды растений, высотное распространение, высотный градиент, видовое богатство, структура флоры, Западный Кавказ.

Введение

Знания о характере и причинах высотного распространения чужеродных видов в горных регионах являются важными для развития фитогеографии, инвазионной экологии и природоохранной практики, особенно учитывая интенсивное освоение горных ландшафтов, появление новых чужеродных видов растений и глобальное изменение климата. Однако, если по одним горным системам (например, Альпам, Гималаям, Андам, горам Северной Америки, Южной Африки, Испании, Центральной Европы, Австралии, Гавайских и Канарских островов и др.) имеются публикации, посвящённые этому вопросу [Arévalo et al., 2005; Becker et al., 2005; Daehler, 2005; Pauchard et al., 2009; Kosaka et al., 2010; Vuković et al., 2010; McDougall et al., 2011; Pyšek et al., 2011; Siniscalco et al., 2011; Seipel et al., 2012; Dainese

et al., 2014; Andersen et al., 2015 и др.], то по другим информация остаётся ограниченной или несистематизированной, либо отсутствует [Becker et al., 2005; McDougall et al., 2011; Dainese et al., 2014].

К числу регионов, характеризующихся слабой изученностью высотного распространения чужеродных растений, относится и Западный Кавказ. В соответствии с «Флорой Северо-Западного Кавказа» А.С. Зернова [2006], в границах закубанской части Краснодарского края и Республики Адыгея насчитывается значительное число чужеродных видов (252), многие из которых успешно натурализовались и активно расселяются по региону. К сожалению, сведения о высотных пределах их произрастания в ней не приводятся. Некоторую информацию такого рода можно почерпнуть из ряда других флористических сводок [Гроссгейм,

1949; Косенко, 1970; Галушко, 1978, 1980; Колаковский, 1980, 1982, 1985, 1986]. Однако в основном это обобщённые данные без указания географических привязок и конкретных высот, кроме того, в большинстве случаев они уже явно устарели. В работах А.С. Зернова [2003], И.Н. Тимухина [2006], V. Otte [2007], Г.А. Солтани [2016] приводится информация о новых для Западного Кавказа чужеродных видах, по которой можно примерно судить о высоте их местонахождения. Публикации по Западнему Кавказу, специально посвящённые данному вопросу, нам не известны.

Авторами в течение десяти лет (2007–2017 гг.) осуществлялся сбор данных по высотному распространению чужеродных видов растений в горных районах Западного Кавказа. В статье представлены основные результаты их анализа.

Район исследований

Исследования проводили в пределах Краснодарского края, Республики Адыгея и отчасти Урупского района Карачаево-Черкесии. Северная граница района исследований проходит по предгорьям Апшеронского, Майкопского, Мостовского и Лабинского административных районов. На востоке территория ограничивается долиной р. Большая Лаба; на юге и юго-западе – долиной р. Мзымта и Черноморским побережьем; на западе – долинами рек Шахе, Пшеха (43°25' – 44°50' с. ш., 39°28' – 41°02' в. д.) (рис. 1 А, Б). Фитогеографически эта территория относится к двум ландшафтно-флористическим районам: Сочинскому и Майкопскому [Зернов, 2006].

Рельеф. Основой рельефа является Главный хребет, составляющий осевую зону Большого Кавказа и делящий его на северный (более широкий) и южный макросклоны. Высота хребта в районе исследований составляет 2800–3345 м над ур. моря, и лишь в верховье р. Белая он значительно снижен и не превышает 1800 м, местами не выходя за пределы лесного пояса. Северный склон Большого Кавказа представляет собой мощную горную систему, состоящую из пяти параллельных хребтов, рассечённых долинами рек. Южный склон значительно

короче северного, включает систему хребтов и гряд, которые тянутся от Главного хребта к юго-западу и западу в сторону Чёрного моря, располагаясь кулисообразно, и разделены глубокими речными долинами [Ефремов и др., 2001].

Климат. Территория расположена на границе умеренного и субтропического поясов и относится к влажной западной подобласти климатической области Кавказа [Алисов, 1956]. Большое влияние на климат оказывают незамерзающее Чёрное море и хребты Большого Кавказа, пересекающие территорию в широтном направлении и препятствующие переносу воздушных масс.

Климат причерноморских районов (до 200 м над ур. моря) близок влажному субтропическому: среднегодовая температура воздуха составляет 14.1 °С, средняя температура самого холодного периода 8.6 °С, самого тёплого 18.5 °С, годовое количество осадков 1554 мм. Нижнегорье южного макросклона до высоты 600 м характеризуется умеренным климатом: среднегодовое значение температуры составляет 10.1 °С, средняя температура января –0.3 °С, августа 19.5 °С, количество осадков до 2200 мм. С высотой температура снижается, а количество осадков возрастает. Так, на хр. Ачишхо (бассейн р. Мзымта, 1880 м) средняя температура января –5.5 °С, августа 12.9 °С, годовое количество осадков 2617 мм. На северном макросклоне в нижнегорном поясе средняя годовая температура составляет 10.5 °С, средняя температура января равна –1.1 °С, июля 21.6 °С, средняя годовая сумма осадков – 830 мм. В западной части района в бассейне р. Белой полоса верхнего предела леса (1800 м) характеризуется средней температурой января –4.0...–4.5 °С, августа 13...14 °С, среднее годовое количество осадков – 1780 мм [Гвоздецкий, 1963; Иванченко и др., 1982; Рыбак, 2006]. Климат высокогорной области (выше 2000 м) может быть охарактеризован как холодный высокогорный с высокой влажностью. По данным метеостанции «Джуга», находящейся примерно в средней части описываемого района на высоте 2041 м, среднемноголетняя годовая температура воз-

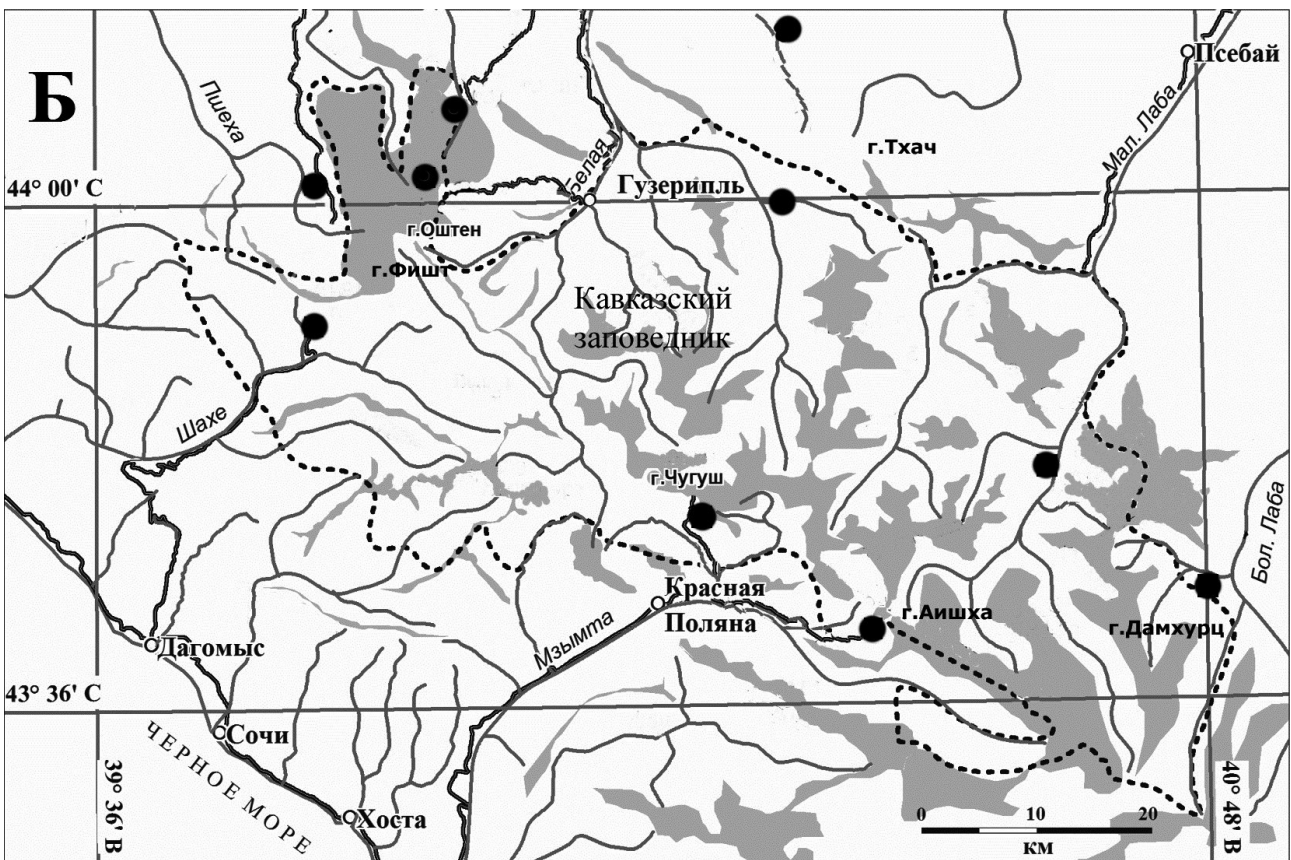


Рис. 1. Местоположение (А) и схема (Б) района исследований. Серым цветом закрашена область высокогорий, пунктирной линией обозначена граница Кавказского заповедника, чёрные сплошные линии – дороги. Кружками отмечены места максимальной высоты местонахождения чужеродных видов на разных высотных профилях.

духа составляет 3.4 °С, средняя годовая сумма осадков – 1168 мм [Животов, 2008].

С начала 1990-х гг. на разных высотах обоих макросклонов Западного Кавказа наблюдается повышение средней годовой температуры, рост количества осадков, преимущественно в высокогорной зоне, и увеличение мощности снежного покрова [Животов, 2008].

Растительность. Высотная зональность климата определяет поясное распределение растительности района исследований. Лесной пояс занимает позиции от 100–300 м над ур. моря до 1800–2200 м. Его нижняя полоса образована широколиственными лесами. С высотой они сменяются буково-пихтовыми, а затем кривоствольными буковыми и берёзовыми лесами, кленовыми редколесьями и сосняками. Растительность субальпийского пояса (1800–2400 м) представлена зарослями кавказского рододендрона (*Rhododendron caucasicum* Pallas) и мезофильными среднетравными субальпийскими лугами. В альпийском поясе малоснежные склоны и гребни хребтов заняты альпийскими низкотравными лугами и лишайниковыми пустошами. В ложбинах и днищах цирков в условиях длительного залегания снега развиваются альпийские ковры и геранники.

До недавнего времени основная антропогенная нагрузка в горной части Западного Кавказа приходилась на предгорья и нижнегорный пояс. К концу XX в. естественный растительный покров Черноморского побережья и нижних частей причерноморских склонов был уже коренным образом преобразован, в предгорьях северного склона Большого Кавказа ровные и пологие участки давно лишлись лесной растительности и были заняты в основном сельскохозяйственными угодьями и пастбищами. Часть этих земель в последние годы перестала использоваться и превратилась в залежи и пустыри. При этом значительные горные территории длительное время оставались относительно мало нарушенными. Этому способствовало и наличие в регионе целого ряда особо охраняемых природных территорий, наиболее значимой из которых является Кавказский заповедник, занимающий площадь

280 034 га. Однако в последние десятилетия приоритетной формой природопользования на Западном Кавказе становится туризм и различные формы зимнего отдыха, причём темпы освоения горных территорий неуклонно возрастают. Строительство горнолыжных курортов, туристической инфраструктуры, линейных объектов (дорог, линий электропередачи и пр.) осуществляется, зачастую, на неосвоенных ранее территориях, в том числе особо охраняемых (в частности, Сочинского национального парка), нередко в непосредственной близости от границ Кавказского заповедника или в его охранной зоне. Все это приводит к масштабному разрушению естественных природных комплексов и способствует расселению чужеродных растений в более высокие горные пояса.

Материал и методы

Объектом исследований явились чужеродные виды растений, попавшие на территорию региона в результате преднамеренной интродукции, либо непреднамеренно в результате хозяйственной деятельности, натурализовавшиеся на новой родине и расселяющиеся по антропогенно нарушенным и естественным местообитаниям.

В публикации использованы материалы, полученные авторами при экспедиционных обследованиях территорий в бассейнах рек Большая Лаба, Малая Лаба, Белая, Пшеха, Шахе, Западный Дагомыс, Сочи, Мацеста, Хоста, Кудепста, Мзымта. Интервал высот 100–2400 м над ур. моря.

Сбор информации о распространении чужеродных видов осуществлялся в течение вегетационного периода (примерно с начала мая по конец октября) в 2007–2017 гг. Приведённые данные по окрестностям Красной Поляны отражают ситуацию до начала масштабного строительства олимпийских объектов (2008–2009 гг.).

Вся территория, включая высокогорье, была покрыта сетью автомобильных и пешеходных маршрутов. На протяжении каждого маршрута (профиля) на разных высотных уровнях проводилась регистрация местонахождений

чужеродных видов в составе сомкнутых и несомкнутых растительных сообществ с указанием координат, высоты над уровнем моря, особенностей местообитания, обилия видов. Основное внимание уделялось растительным сообществам в окрестностях населённых пунктов, турбаз, кордонов Кавказского заповедника, на речных отмелях, в прибрежных местообитаниях, по обочинам дорог и пешеходных троп.

Результаты и обсуждение

Общая характеристика анализируемых чужеродных видов растений

В статье проанализированы особенности высотного распространения 100 чужеродных видов растений. Информация была получена в результате полевых исследований авторов (91 вид), а также из специальных публикаций (9 видов) (табл. 1). Виды объединяются в 75 родов из 40 семейств. Наиболее представительны семейства *Рoасеае* (15 видов), *Asteraceae* (14), *Fabaceae* (8), *Amaranthaceae* (6). Все они являются ведущими семействами чужеродной фракции флоры Северо-Западного Кавказа в целом [Зернов, 2006]. Эти семейства также входят в первую треть самых значимых семейств глобальной чужеродной флоры, а *Asteraceae*, *Рoасеае* и *Fabaceae* вносят в неё наибольший вклад [Rušek et al., 2017]. Примечательно, что 39% видов, встречающихся в предгорной и горной части Западного Кавказа, относятся к числу наиболее распространённых чужеродных растений Европы [Lambdon et al., 2008].

Среди видов, рассматриваемых в качестве объекта анализа, древесные растения (деревья, кустарники, деревянистые лианы) составляют 41%; 59% – травянистые растения, из них 69% – однолетники, реже двулетники.

Происхождение около половины таксонов (49%) связано с Американским континентом, при этом преобладают североамериканские растения (42% от всех видов); 32% видов занесены из Восточной Азии; представители Западной и Средней Азии составляют 9%; для незначительной части видов родиной являются северная Африка, южная Европа, Средиземно-

морье (7%); для одного – Австралия; для двух видов происхождение не определено.

По типу интродукции 57% являются видами, изначально ушедшими из культуры. К ним относятся все древесные растения, а среди травянистых преобладают многолетники. Остальные виды интродуцированы в регион непреднамеренно в результате хозяйственной деятельности. Это преимущественно травянистые монокарпики (однолетние или двулетние), многие из которых на своей родине предпочитают рудеральные местообитания (*ruderal habitats*) [Baker, 1965: по Rejmánek, 1989].

Примерно 56% видов можно условно отнести к растениям существенно нарушенных местообитаний, либо начальных стадий вторичных сукцессий, 41% – к растениям, способным внедряться в мало нарушенные либо естественные сообщества, для 3% видов инвазионный статус не определён. Следует подчеркнуть, что в пределах обследованной части Западного Кавказа степень натурализации многих чужеродных видов зависит от района и высоты над уровнем моря. Так, например, широко распространённый на южном макросклоне вид *Phytolacca americana*, активно внедряющийся в лесные сообщества до среднегорного пояса включительно (V класс высот), на северном макросклоне уже на высоте 400 м над ур. моря (III класс высот) пока не проявляет склонности к распространению из мест непреднамеренной интродукции; *Acalypha australis* в причерноморье является обычным компонентом растительных сообществ речных отмелей и травяного яруса прирусловых лесов, при этом на северном макросклоне редко встречается за пределами населённых пунктов. Большинство видов, способных вселяться в нижних горных поясах в мало нарушенные или естественные сообщества, на верхнем пределе распространения произрастают только в антропогенных местообитаниях.

Изменение числа и состава чужеродных видов растений на высотном градиенте

Поскольку северный и южный макросклоны Западного Кавказа различаются климатиче-

Таблица 1. Список чужеродных видов растений предгорной и горной части Западного Кавказа с указанием семейств, центров происхождения (здесь и на рис. 4: Aus – Австралия; Med – Средиземноморье, включая север Африки, Балканы, южную Европу; WAs – Западная, Центральная Азия; EAs – Восточная Азия; SAm – Южная и Центральная Америка; NAm – Северная Америка), жизненных форм (ar – деревья, кустарники, древянистые лианы, an – травянистые однолетники (двулетники), per – травянистые многолетники), типа интродукции (in – преднамеренная (intentionally), ac – случайная (accidentally), максимального класса достигаемых высот южного (S) и северного (N) макросклонов. Классы высот (здесь и на рис. 2, 4, 5, 6): I – до 200 м над ур. моря; II – 200–400 м; III – 400–600 м; IV – 600–800 м; V – 800–1000 м; VI – 1000–1200 м; VII – 1200–1400 м; VIII – 1400–1600 м; IX – 1600–1800 м; X – 1800–2000 м.

Названия видов	Семейства	Родина	Жизненная форма	Тип интродукции	Макс. класс высот*	
					S	N
<i>Asacia dealbata</i> Link	Fabaceae	Aus	ar	in	I	–
<i>Eryobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	Rosaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Eucalyptus japonica</i> Thunb. ¹	Celastraceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Hibiscus syriacus</i> L.	Malvaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Lepidium virginicum</i> L. ²	Brassicaceae	NAm	an	ac	I	–
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrader	Brassicaceae	NAm	an	ac	I	–
<i>Ligustrum japonicum</i> Thunb. ¹	Oleaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton ³	Oleaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Lonicera nitida</i> Wils. ¹	Caprifoliaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Microstegium nudum</i> (Trin.) A. Camus	Poaceae	EAs	an	ac	I	–
<i>Miscanthus sinensis</i> Anderss.	Poaceae	EAs	per	in	I	–
<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Rafin.	Rutaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Pueraria lobata</i> (Willd.) Ohwi	Fabaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Rosa multiflora</i> Thunb.	Rosaceae	EAs	ar	in	I	–
<i>Spartium junceum</i> L.	Fabaceae	Med	ar	in	I	–
<i>Vitis labrusca</i> L.	Vitaceae	NAm	ar	in	I	–
<i>Viburnum tinus</i> L. ^{2,3}	Caprifoliaceae	Med	ar	in	I	–
<i>Amaranthus deflexus</i> L.	Amaranthaceae	SAm	an	ac	I	I
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Amaranthaceae	NAm	an	ac	I	I
<i>Amaranthus albus</i> L.	Amaranthaceae	NAm	an	ac	I	II
<i>Euphorbia davidii</i> Subils	Euphorbiaceae	NAm	an	ac	I	II
<i>Asclepias syriaca</i> L.	Asclepiadaceae	NAm	per	in	I	II
<i>Hibiscus trionum</i> L...	Malvaceae	?	an	ac	I	II
<i>Armeniacae vulgaris</i> Lam.	Rosaceae	WAs	ar	in	I	II
<i>Paspalum dilatatum</i> Poiret	Poaceae	SAm	per	ac	I	II
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	Poaceae	Med	per	in	I	II
<i>Panicum capillare</i> L.	Poaceae	NAm	an	ac	I	II
<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michaux	Poaceae	NAm	an	ac	I	II
<i>Wisteria sinensis</i> (Sims) Sweet.	Fabaceae	EAs	ar	in	II	–
<i>Catalpa ovata</i> G. Don	Bignoniaceae	EAs	ar	in	II	–
<i>Phyllostachys bambusoides</i> Siebold et Zucc.	Poaceae	EAs	ar	in	II	–
<i>Trachycarpus fortunei</i> H. Wendl.	Palmae	EAs	ar	in	II	–
<i>Laurus nobilis</i> L.	Lauraceae	Med	ar	in	II	–

<i>Amaranthus paniculatus</i> L.	Amaranthaceae	SAm	an	in	II	II
Oenothera glazioviana Micheli	Onagraceae	?	per	in	II	II
<i>Populus deltoides</i> Marshall	Salicaceae	NAm	ar	in	–	II
Elodea canadensis Michaux	Hydrocharitaceae	NAm	per	ac	–	II
Acer calamus L.	Araceae	EAs	per	in	–	II
<i>Echinocystis lobata</i> (Michaux) Torrey et Gray	Cucurbitaceae	NAm	an	in	–	II
<i>Aster novi-angliae</i> L.	Asteraceae	NAm	per	in	–	II
<i>Albizia julibrissin</i> Durazz.	Fabaceae	WAs	ar	in	III	–
<i>Paulownia tomentosa</i> (Thunb.) Steudel	Bignoniaceae	EAs	ar	in	III	–
<i>Liquidambar styraciflua</i> L. ³	Altingiaceae	NAm	ar	in	III	–
<i>Arthaxon hispidus</i> (Thunb.) Makino, s.l.	Poaceae	EAs	an	ac	III	–
Buddleja davidii Franch.	Buddlejaceae	EAs	ar	in	III	–
<i>Elaeagnus pungens</i> Thunb.	Elaeagnaceae	EAs	ar	in	III	–
<i>Ficus carica</i> L.	Moraceae	WAs	ar	in	III	–
<i>Platanus orientalis</i> L.	Platanaceae	EAs	ar	in	III	–
Xanthium spinosum L.	Asteraceae	SAm	an	ac	III	I
<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth ex Steudel	Poaceae	EAs	per	ac	III	III
Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch.	Vitaceae	NAm	ar	in	I	III
<i>Paspalum paspalodes</i> (Michaux) Scribn.	Poaceae	NAm	per	ac	II	III
<i>Acalypha australis</i> L.	Euphorbiaceae	EAs	an	ac	IV	II
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	Fabaceae	NAm	ar	in	II	III
Elaeusine indica (L.) Gaertner	Poaceae	Med	an	ac	I	III
<i>Euphorbia nutans</i> Lagasca	Euphorbiaceae	SAm	an	ac	III	II
<i>Morus alba</i> L.	Moraceae	EAs	ar	in	III	III
<i>Morus nigra</i> L.	Moraceae	WAs	ar	in	I	III
<i>Rudbeckia triloba</i> L.	Asteraceae	NAm	per	in	–	III
<i>Hydrangea macrophylla</i> (Thunb. ex Murr.) Ser.	Hydrangeaceae	EAs	ar	in	IV	–
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke	Rosaceae	EAs	per	in	IV	–
Acer negundo L.	Aceraceae	NAm	ar	in	I	IV
Ailanthus altissima (Miller) Swingle	Simaroubaceae	EAs	ar	in	III	IV
<i>Catalpa bignonioides</i> Walt.	Bignoniaceae	NAm	ar	in	IV	II
<i>Commelina communis</i> L.	Commelinaceae	EAs	an	ac	III	IV
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel.	Poaceae	WAs	an	ac	IV	IV
Digitaria sanguinalis (L.) Scop.	Poaceae	Med	an	ac	IV	IV
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	Fabaceae	NAm	ar	in	II	IV
Oxalis corniculata L.	Oxalidaceae	NAm	per	ac	III	IV
<i>Hemerocallis fulva</i> (L.) L.	Liliaceae	EAs	per	in	IV	III
Quercus rubra L.	Betulaceae	NAm	ar	in	–	IV
Impatiens glandulifera Royle	Balsaminaceae	WAs	an	in	–	II-IV
<i>Juglans nigra</i> L.	Juglandaceae	NAm	ar	in	–	IV
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	Ranunculaceae	Med	per	in	–	IV
Impatiens parviflora DC ⁴	Balsaminaceae	WAs	an	ac	–	IV

<i>Microstegium vimineum</i> (Trin.) A. Camus s.l.	Poaceae	EAs	an	ac	IV	–
<i>Oenothera oakesiana</i> (A. Gray) Robbins ex S. Walt. et Coult. ²	Onagraceae	NAM	an	in	IV	–
<i>Cyclachaena xanthifolia</i> (Nutt.) Fresen.	Asteraceae	NAM	an	ac	–	V
<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreber) Muehl	Poaceae	EAs	an	ac	III	V
<i>Amaranthus blitum</i> L.	Amaranthaceae	NAM	an	ac	IV	V
<i>Euphorbia maculata</i> L.	Euphorbiaceae	NAM	an	ac	IV	V
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Asteraceae	NAM	per	in	II	V
<i>Phytolacca americana</i> L.	Phytolaccaceae	NAM	per	in	V	III
<i>Juncus tenuis</i> Willd.	Juncaceae	NAM	per	ac	VI	VI
<i>Juglans regia</i> L.	Juglandaceae	WAs	ar	in	VI	VI
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Asteraceae	SAM	an	ac	I	VII
<i>Abutilon theophrasti</i> Medicus	Malvaceae	WAs	an	ac	II	VII
<i>Solidago canadensis</i> L.	Asteraceae	NAM	per	in	II	VII
<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.	Lamiaceae	EAs	an	ac	VI	III–VII
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Fabaceae	NAM	ar	in	III	IX
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Amaranthaceae	NAM	an	ac	IV	IX
<i>Bidens frondosa</i> L.	Asteraceae	NAM	an	ac	IV	IX
<i>Oenothera biennis</i> L.	Onagraceae	NAM	an	ac	IV	IX
<i>Galinsoga ciliata</i> (Rafin.) Blake	Asteraceae	SAM	an	ac	VI	IX
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	Asteraceae	NAM	an	ac	VI	IX
<i>Xanthium californicum</i> Greene	Asteraceae	NAM	an	ac	VI	IX
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Asteraceae	NAM	an	ac	VI	IX
<i>Oxalis stricta</i> L.	Oxalidaceae	NAM	an	ac	VI	IX
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	Asteraceae	NAM	an	ac	VIII	IX
<i>Matricaria suaveolens</i> (Pursh) Buchenau	Asteraceae	NAM	an	ac	VI	X

Примечание: * В таблице указан максимальный класс высот, достигаемый каждым видом, при этом для 94 видов минимальная высота нахождения соответствует I классу высот; в ограниченном интервале высот отмечены *Impatiens glandulifera* (II–IV) и *Elsholtzia ciliata* на северном макросклоне (III–VII); только на одном высотном уровне были отмечены *Rudbeckia triloba* (III), *Aquilegia vulgaris*, *Impatiens parviflora*, *Oenothera oakesiana* (IV). Полуужирным шрифтом набраны названия растений, входящих в число наиболее распространенных чужеродных видов Европы [по: Lambdon et al., 2008]. Виды включены по данным: ¹ И.Н. Тимухина [2006]; ² А.С. Зернова [2016]; ³ Г.А. Солгани [2016]; ⁴ V. Otte [2007].

скими условиями, историей развития, структурой экономики, степенью нарушенности территорий, а также временем проникновения и натурализации чужеродных видов, анализ высотного изменения видового богатства и состава чужеродной флоры рассматривали отдельно для каждого из них (рис. 2 и 3).

Из рисунка 2 видно, что для обоих макросклонов характерно снижение видового богатства с высотой над уровнем моря. При этом число чужеродных видов в предгорной зоне (I класс высот) на южном макросклоне выше, чем на северном; в интервале от 200 до 600 м (II и III классы высот) оно примерно одинаково, а в более высоких поясах видовое богатство чужеродной флоры на южном макросклоне ниже, чем на северном. Абсолютный предел современного распространения чужеродных растений на северном макросклоне расположен выше, чем на южном.

Среди общих для обоих макросклонов видов 70% занимают большие высотные диапазоны на северном макросклоне, чем на южном (табл. 1, рис. 3). Чужеродных видов, достигающих более значительных высот на южном склоне, чем на северном, значительно меньше (13%). В основном это растения, уже давно имеющие на южном макросклоне широкое распространение и сравнительно недавно появившиеся или натурализовавшиеся на северном (*Catalpa bignonioides*, *Euphorbia nutans*, *Acalypha australis*, *Phytolacca americana*, *Juglans regia*). У 17% общих видов высотные пределы на обоих склонах примерно совпадают (*Juncus tenuis*, *Amaranthus deflexus*, *Paspalum thunbergii*, *Morus alba* и др.).

Из 100 анализируемых чужеродных видов 34 были встречены только на южном макросклоне. Из них 17 видов произрастают лишь на побережье и в предгорных районах и не отмечались выше 200 м над ур. моря: *Acacia dealbata*, *Eryobotrya japonica*, *Euonymus japonica*, *Hibiscus syriacus* и др. (табл. 1). Большинство из них (14 видов) – выходцы из культуры. Родиной для 65% этих видов является умеренная и субтропическая зоны Юго-Восточной Азии, подавляющее большинство – это деревья, кустарники, деревянистые лианы. Остальные

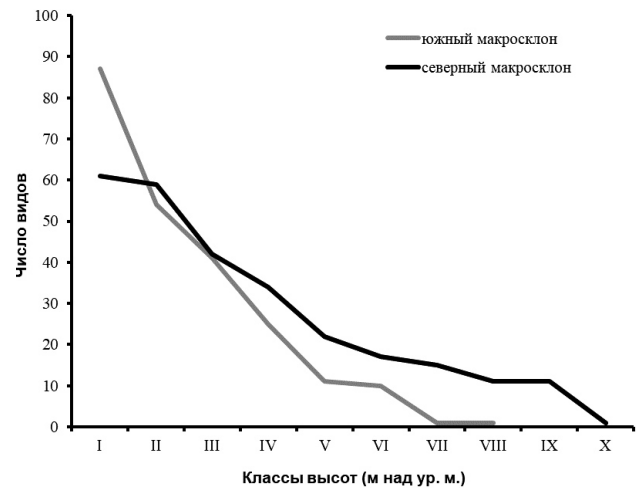


Рис. 2. Изменение числа чужеродных видов с высотой над уровнем моря на южном и северном макросклонах.

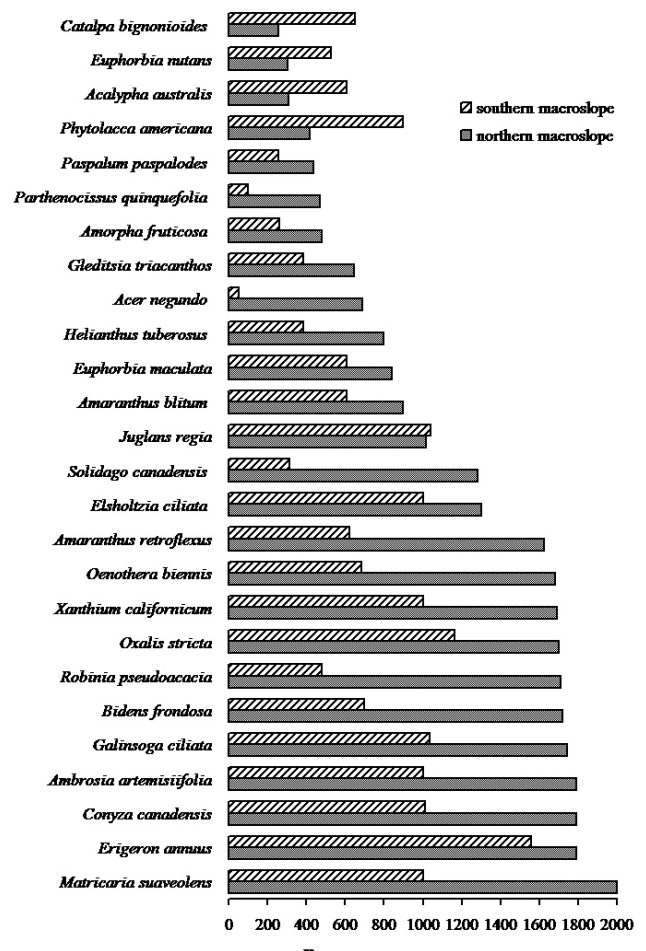


Рис. 3. Высотные диапазоны ряда чужеродных видов на южном и северном макросклонах.

специфичные виды южного макросклона проникают в более высокие горные пояса, но преимущественно не выше 400–600 м над ур. моря (*Wisteria sinensis*, *Catalpa ovata*, *Phyllostachys*

bambusoides, *Paulownia tomentosa*, *Buddleja davidii* и др.). Несколько выше 600 м отмечены *Hydrangea macrophylla*, *Microstegium vimineum*, *Duchesnea indica* и *Oenothera oakesiana*.

Некоторые чужеродные растения, напротив, отмечались только на северном макросклоне. В районе исследований зафиксировано 12 таких видов. Среди них *Populus deltoides*, *Acorus calamus*, *Impatiens glandulifera*, *Cyclachaena xanthiifolia* и др., а также ряд новых натурализовавшихся видов, ранее не указанных для данного региона (*Rudbeckia triloba*, *Quercus rubra*, *Aquilegia vulgaris*, *Aster novi-angliae*).

54 чужеродных вида растений являются общими для северного и южного макросклонов. Их доля возрастает с увеличением высоты над уровнем моря, а примерно с высоты 800 м горные районы оккупированы исключительно такими видами.

Пределы высотного распространения чужеродных видов на разных высотных профилях в различных типах местообитаний

В таблице 2 представлены максимальные высоты местонахождений и соответствующие им типы местообитаний наиболее распространённых чужеродных видов VI–X классов высот (табл. 1) на разных высотных профилях (рис. 1 Б). Выше границы леса в субальпийском поясе (1900–2000 м над ур. моря) встречается один вид – *Matricaria suaveolens*. Его проникновение в высокогорье Западного Кавказа (плато Лагонаки) связано с традиционным использованием этой территории для отгонного животноводства. Первые сборы этого растения на Лагонакском нагорье относятся к 1929 г. – «истоки р. Тепляк, у бывших армянских балаганов, 12.08.29 г., Лесков, Русалеев» (CSR). Основными местообитаниями этого вида в горно-луговом поясе являются разреженные растительные сообщества на сбитых скотом стойбищах, на месте бывших пастушеских балаганов (shepherd's huts), вдоль троп. В других горных районах *Matricaria suaveolens* также нередко достигает наиболее высоких отметок распространения чужеродных видов. Например, высокогорные пастбища в Абхазии [Колаковский, 1982], субальпийский пояс в

горном Алтае [Тимошок и др., 2001], 2300 м в швейцарских Альпах [Becker et al., 2005] и в Кабардино-Балкарии [Портениер, 2012], 2450 м в Северной Осетии [Комжа, 2011]. По нашим данным, в высокогорье этот вид растёт только в условиях нарушенного растительного покрова. Уже на начальных стадиях восстановительных процессов он выпадает из состава сообществ вместе с аборигенными синантропными однолетниками [Акатов, Акатова, 2018].

В лесном поясе наибольших высот чужеродные растения достигают в составе придорожных сообществ, а также в окрестностях туристической и иной инфраструктуры (в частности, кордонов Кавказского заповедника). На южном макросклоне наиболее высоко в горы по обочинам дорог проникли *Erigeron annuus* (1560 м) и *Oxalis stricta* (1164 м), до 1035 м доходят *Galinsoga ciliata* и *Juncus tenuis*. На северном макросклоне *Erigeron annuus*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Conyza canadensis* были найдены на высоте 1792 м (верхняя полоса лесного пояса). Несколько ниже, на высотах 1600–1700 м встречаются *Bidens frondosa*, *Oxalis stricta*, *Robinia pseudoacacia*, *Oenothera biennis*, *Xanthium californicum*, *Galinsoga ciliata*, *Amaranthus retroflexus*. Интересно отметить, что в результате аналогичных исследований в швейцарских Альпах (климат региона близок климату северного макросклона Западного Кавказа) для большинства из этих видов были отмечены близкие верхние пределы: *Erigeron annuus* и *Conyza canadensis* – 1790 м, *Amaranthus retroflexus* – 1620 м, *Oxalis stricta* – 1550 м, *Galinsoga ciliata* – 1480 м [Becker et al., 2005].

По берегам рек в составе пойменных лесов и сообществ прирусловых отмелей чужеродные виды поднимаются примерно до 1000 м над ур. моря. На отмелях наибольших отметок на южном макросклоне (в бассейне р. Мзымта) достигают *Erigeron annuus* и *Conyza canadensis* (1010 м). На северном макросклоне наибольшая высота проникновения чужеродных видов в аналогичных местообитаниях составляет 1090 м над ур. моря, где было отмечено три таких вида: *Oenothera biennis*, *Erigeron annuus* и *Conyza canadensis*. До высоты 860 м встречались *Ambrosia artemisiifolia* и *Galinsoga*

Таблица 2. Максимальные высоты, достигаемые чужеродными видами в различных типах местообитаний на разных высотных профилях

(дор – обочины дорог; инф – объекты инфраструктуры; тр – участки вдоль троп; отм – галечные и песчаные отдели рек; пол – лесные поляны; паст – высокогорные пастбища; оп – лесные опушки; лес – широколиственные леса, пойменные леса)

Бассейн реки	Мзымта			Шахе	Пшеха	Лаба			Белая		
	1	2	3			4	5	6	7	8	9
Номер профиля*	1169 (дор)	1560 (дор)	712 (пол)	1588 (дор)	1355 (дор)	1040 (отм)	1711 (дор)	1792 (инф)	880 (тр)	1100 (тр)	
<i>Erigeron annuus</i>	652 (дор)	1004 (инф)	620 (инф)	1576 (дор)	970 (дор)	900 (инф)	1706 (дор)	1792 (инф)	870 (дор)	580 (дор)	
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	652 (отм)	1010 (отм)	620 (инф)	1084 (дор)	1350 (дор)	1030 (отм)	1510 (дор)	1792 (дор)	651 (дор)	960 (отм)	
<i>Conyza canadensis</i>	652 (дор)	700 (дор)	620 (инф)	1200 (дор)	866 (дор)	580 (отм)	1600 (дор)	1720 (дор)	866 (дор)	580 (дор)	
<i>Bidens frondosa</i>	606 (инф)	1004 (инф)	200 (отм)	1588 (дор)	–	872 (пол)	1600 (дор)	1690 (дор)	691 (пол)	–	
<i>Xanthium californicum</i>	606 (инф)	560 (дор)	620 (инф)	–	1300 (инф)	900 (инф)	1624 (дор)	1624 (инф)	–	775 (инф)	
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1035 (дор)	1004 (инф)	712 (дор)	–	1300 (инф)	1040 (инф)	700 (пол)	1742 (инф)	–	580 (дор)	
<i>Galinsoga ciliata</i>	610 (отм)	683 (отм)	266 (дор)	1576 (дор)	1090 (отм)	1040 (отм)	1680 (дор)	580 (дор)	870 (пол)	580 (дор)	
<i>Oenothera biennis</i>	707 (дор)	1164 (дор)	620 (инф)	–	–	–	1700 (дор)	–	691 (дор)	–	
<i>Oxalis stricta</i>	1035 (дор)	–	363 (дор)	–	–	989 (тр)	1000 (дор)	–	880 (тр)	640 (дор)	
<i>Juncus tenuis</i>	707 (дор)	1004 (инф)	200 (дор)	–	1300 (инф)	992 (тр)	–	–	–	–	
<i>Elytholzia ciliata</i>	–	1004 (инф)	–	–	1300 (инф)	900 (дор)	1950 (паст)	2000 (паст)	–	–	
<i>Matricaria suaveolens</i>	–	1004 (инф)	–	–	1300 (инф)	800 (инф)	579 (дор)	580 (дор)	–	775 (инф)	
<i>Galinsoga parviflora</i>	–	–	–	–	–	690 (лес)	590 (оп)	1018 (оп)	–	600 (инф)	
<i>Juglans regia</i>	660 (оп)	1040 (лес)	700 (лес)	–	–	623 (лес)	1708 (дор)	579 (оп)	–	–	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	477 (дор)	482 (оп)	330 (оп)	400 (оп)	623 (лес)	640 (оп)	1708 (дор)	579 (оп)	–	–	

*Высотные профили. 1. Долина р. Ачипсе – склон г. Чугуш (400–2500 м); 2. Долины рек Мзымта, Пслух – склон г. Аишка (400–1800 м); 3. Долина р. Шахе – склон г. Фишт (200–1800 м); 4. Долина р. Пшеха – склон г. Пшехо-Су (400–1650 м); 5. Долины рек Большая Лаба, Имретинка – склон г. Дамхурц (600–1790 м); 6. Долина р. Малая Лаба (500–1040 м); 7. Долина р. Белая – плато Лагонаки (520–2200 м); 8. Хр. Азиш-Тау – плато Лагонаки (400–2000 м); 9. Долина р. Сахрай – склон г. Гхач (515–900 м); 10. Долина р. Киша – хр. Порт-Артур (580–2100 м).

ciliata, до высоты 640 м – *Robinia pseudoacacia*. Это примерно соответствует высотным пределам распространения некоторых из перечисленных видов вдоль рек итальянских Альп – *Oenothera suaveolens* = *O. biennis* (700 м), *Conyza canadensis* (1109 м), *Erigeron annuus* (925 м), *Robinia pseudoacacia* (740 м) [Siniscalco et al., 2011].

Проникновение чужеродных видов в сообщества полей отмечалось редко и до 700–900 м (*Erigeron annuus*, *Xanthium californicum*, *Galinsoga ciliata*, *Oenothera biennis*). В лесах вдоль троп максимальные отметки проникновения чужеродных видов составляют 880–1100 м (*Erigeron annuus*, *Juncus tenuis*). Из древесных видов в лесных сообществах наибольшие высоты были отмечены у *Juglans regia* на южном макросклоне (1040 м). Следует отметить, что, по литературным данным, в Сочинском районе орех грецкий достигал 1300 м над ур. моря [Смолянинова, 1936].

На всех профилях в верхней части лесного пояса на максимальных высотах присутствовал *Erigeron annuus*. Этот вид на пределе распространения занимает также самый широкий спектр местообитаний.

Изменение структуры чужеродной флоры на высотном градиенте

Высотные изменения структуры чужеродной флоры на южном и северном макросклонах Западного Кавказа представлены на рисунках 4–6. На рисунке 4 показано изменение с высотой доли видов из различных цен-

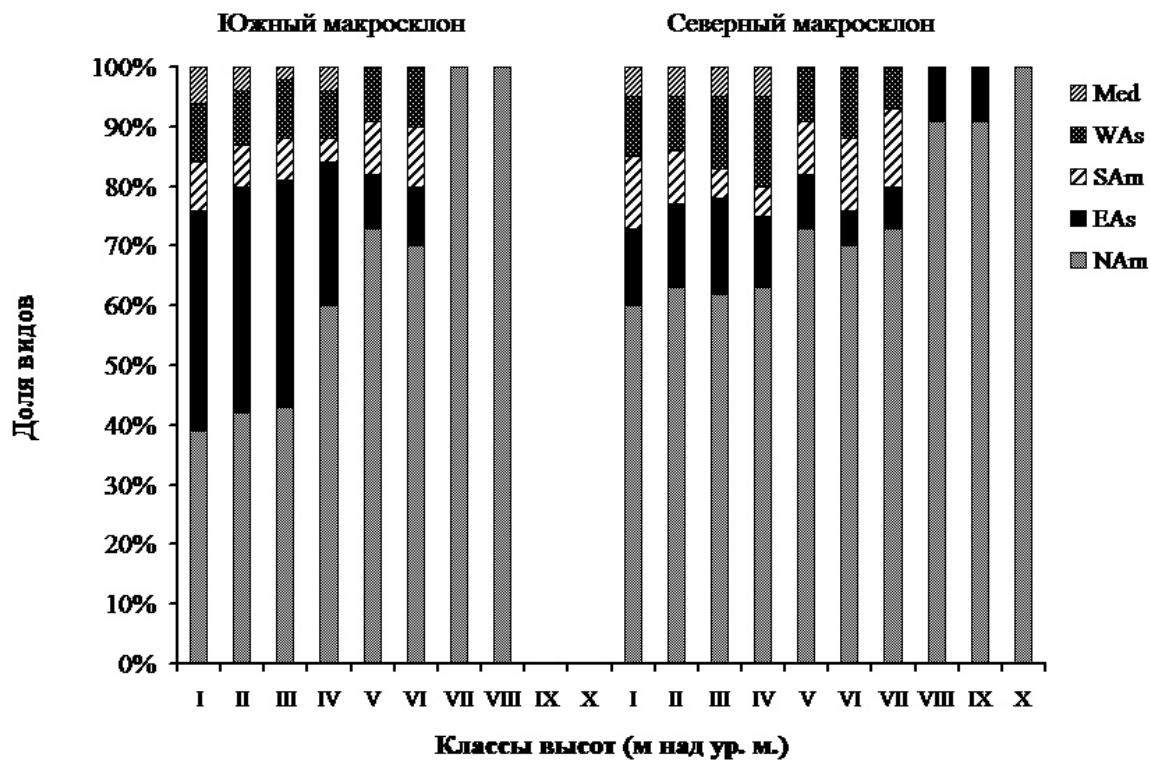


Рис. 4. Соотношение доли видов из разных центров происхождения на высотных градиентах южного и северного макросклонов.

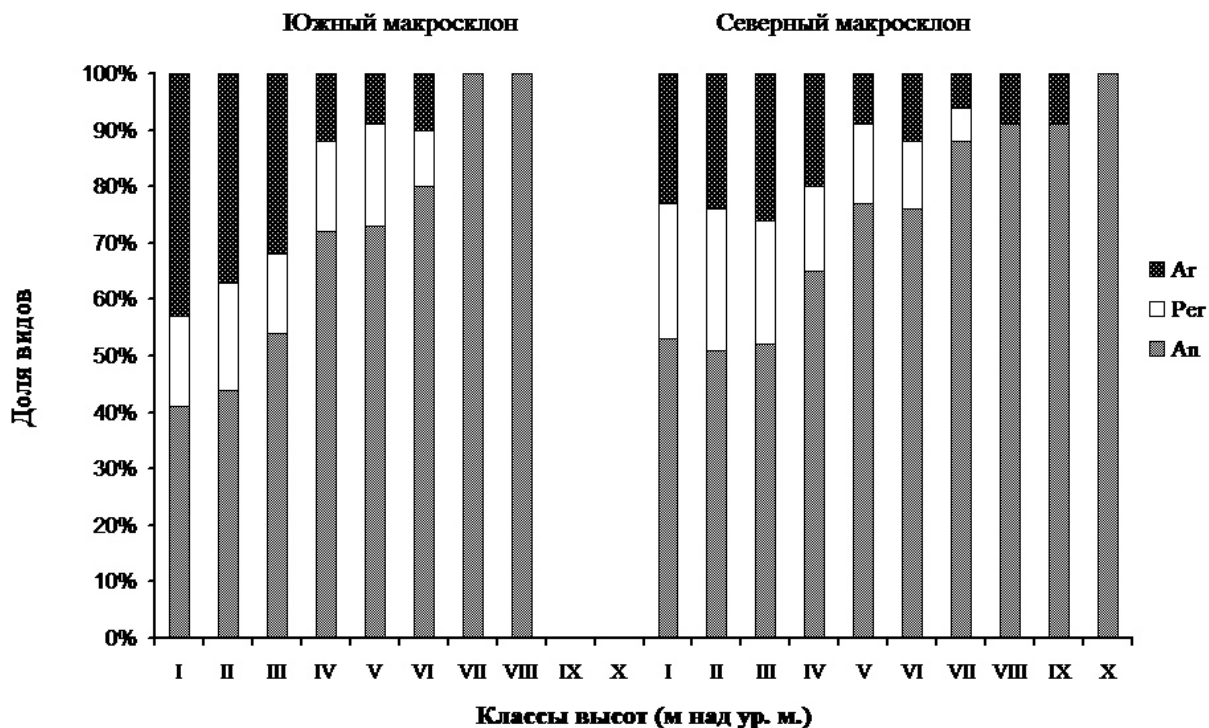


Рис. 5. Соотношение доли видов, относящихся к различным жизненным формам, на высотных градиентах южного и северного макросклонов.

Ar – деревья, кустарники, древесные лианы, Per – травянистые многолетники, An – травянистые однолетники (двулетники).

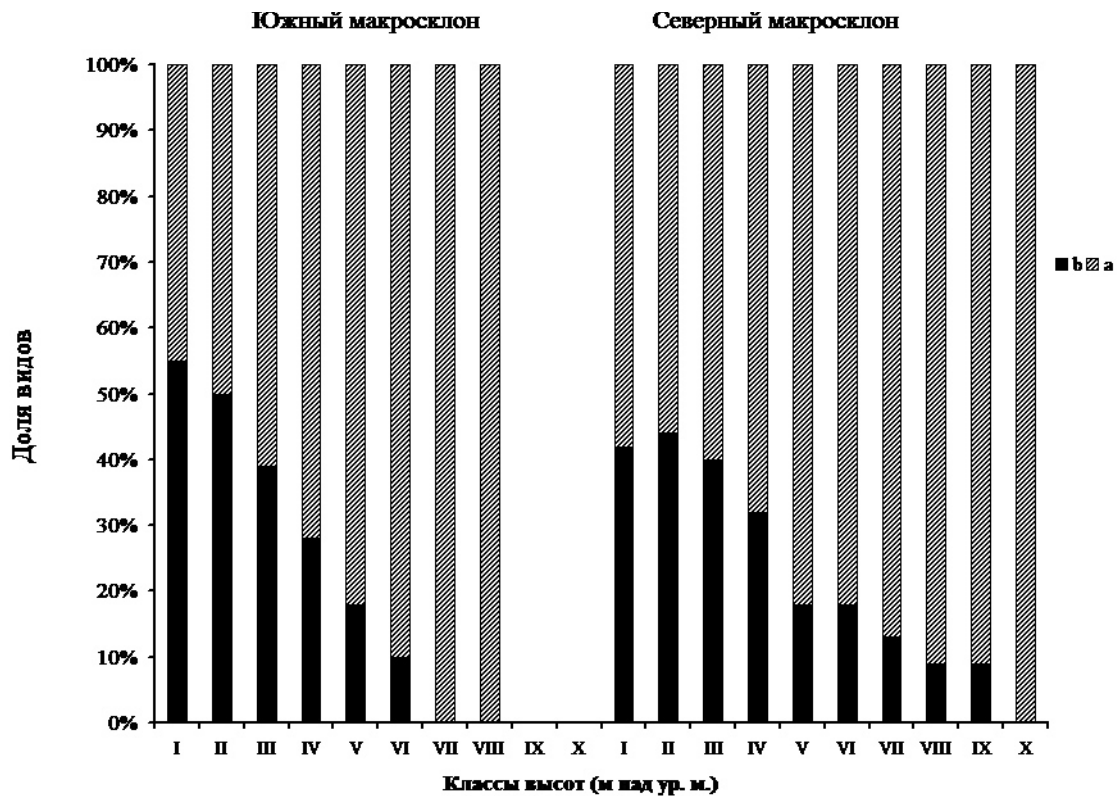


Рис. 6. Соотношение доли непреднамеренно интродуцированных видов (a) и выходцев из культуры (b) на высотных градиентах южного и северного макросклонов.

тров происхождения на южном и северном макросклонах. Как видно, с увеличением высоты наблюдается общая для обоих склонов тенденция возрастания доли выходцев из Северной Америки. При этом на северном макросклоне в нижней части высотного градиента их доля составляет 60%, тогда как в этих же высотных пределах на южном макросклоне она около 40% – в основном за счёт большого числа теплолюбивых видов из Восточной Азии. Значительных высот, как на южном, так и на северном макросклонах, достигают только североамериканские виды. Роль выходцев из других регионов в колонизации горной части Западного Кавказа не столь существенна.

Высотные изменения доли видов, относящихся к различным жизненным формам, представлены на рисунке 5. На диаграмме видно, что как на южном, так и на северном макросклоне с увеличением высоты происходит рост доли малолетних (одно- или двулетних) растений. В верхней части высотного градиента они начинают преобладать, а на максимальных высотах были встречены

только малолетние виды. Наиболее высокая доля древесных чужеродных видов отмечена в предгорьях южного макросклона, при этом выше 1200 м чужеродные деревья на южной стороне Главного хребта уже не встречались, тогда как на северном макросклоне древесный вид (*Robinia pseudoacacia*) был зафиксирован в верхней полосе лесного пояса (1708 м над ур. моря).

Из рисунка 6 видно, что в колонизации горной территории бóльшая роль в целом принадлежит непреднамеренно интродуцированным видам. Исключение представляют два нижних высотных уровня (I и II классы высот) на южном макросклоне, где половину всех видов или несколько более составляют «беженцы из культуры». С ростом высоты над уровнем моря их доля неуклонно снижается. При этом на двух верхних высотных уровнях на южном макросклоне (VII и VIII классы высот) и на самом высоком уровне на северном макросклоне (X класс высот) преднамеренно интродуцированные виды отсутствуют.

Причины снижения числа чужеродных видов с высотой над уровнем моря

Снижение видового богатства чужеродных видов с высотой над уровнем моря и отсутствие или малое их число в высокогорной зоне (в субальпийском и альпийском поясах) отмечается в большинстве горных регионов умеренных широт [Яброва-Колаковская, 1977; Becker et al., 2005; Daehler, 2005; Pauchard et al., 2009; Kikodze et al., 2010; Vuković et al., 2010; Комжа, 2011; Alexander et al., 2011; McDougall et al., 2011; Siniscalco et al., 2011; Seipel et al., 2012; Andersen et al., 2015; и др.]. Такой же характер высотного распространения наблюдается и у синантропных видов в целом [Тимошок и др., 2001; Горчаковский, Харитонов, 2007; Абрамова, 2010; Николин, 2011; и др.]. В противоположность этому, видовое богатство аборигенных несинантропных таксонов обычно не проявляет тенденции к снижению с ростом высоты [Becker et al., 2005; Alexander et al., 2011].

Многие исследования показали, что появление чужеродных видов изначально, как правило, происходит на малых высотах, где антропогенный пресс является наибольшим. Их распространение в более верхние горные пояса происходит путём однонаправленной экспансии из нижнегорных поясов естественным образом, либо посредством человеческой деятельности [Alexander et al., 2011; McDougall et al., 2011]. Наиболее значимыми причинами уменьшения числа чужеродных видов с ростом высоты считаются: 1) снижение интенсивности хозяйственной деятельности [Becker et al., 2005; Pauchard et al., 2009; McDougall et al., 2011; Seipel et al., 2012; и др.]; 2) ухудшение условий произрастания из-за более суровых условий [Becker et al., 2005; Pauchard et al., 2009; Siniscalco et al., 2011; Alexander et al., 2011; Seipel et al., 2012; Petitpierre et al., 2016].

Следствием низкой интенсивности хозяйственной деятельности на больших высотах является относительно слабая нарушенность природных растительных сообществ, которые, как следует из результатов специальных исследований [Горчаковский, Харитонов, 2007; Абрамова, 2010; Kikodze et al., 2010; Rejmánek et al., 2013; Зыкова, 2015; и др.], об-

ладают высокой устойчивостью к внедрению чужеродных видов.

На Западном Кавказе в районе исследованных максимальная высота расположения населённых пунктов в основном не превышает 600–800 м над ур. моря. На более значительных высотах основными местообитаниями чужеродных видов являются обочины дорог, объекты туристической инфраструктуры, кордоны Кавказского заповедника. Важная роль дорог и туристической деятельности в распространении чужеродных видов растений в горных районах вне населённых пунктов подчёркивается многими авторами [Arévalo et al., 2005; Pickering, Hill, 2007; Pauchard et al., 2009; Kosaka et al., 2010; Комжа, 2011; McDougall et al., 2011; Seipel et al., 2012; Акатова, Акатов, 2013; Зыкова, 2015; Чадаева и др., 2018]. Как показали наши наблюдения, появление чужеродных растений в верхнегорных поясах зачастую происходит не в результате их постепенного продвижения вдоль дорог, а путём заноса диаспор сразу на значительную высоту с различными материалами (например, песком и гравием), используемыми при строительстве или реконструкции дорог и других объектов. Следует отметить, что, как правило, песок и гравий добываются в руслах рек нижнегорного пояса, характеризующегося высокими показателями богатства и обилия чужеродных видов.

По нашему мнению, достижение чужеродными видами бóльших высот на северном макросклоне Западного Кавказа по сравнению с южным обусловлено именно наличием на северном макросклоне активно используемых гравийных и асфальтированных дорог, достигающих практически до границы леса, а также туристических комплексов в верхнегорном поясе.

Другой возможной причиной снижения числа чужеродных видов с увеличением высоты над уровнем моря является рост экстремальности условий среды. Высказывается мнение, что распространение многих из них ограничивается низкими высотами в основном из-за того, что они не могут произрастать в более суровых условиях [Alexander et al., 2011; Petitpierre et al., 2016]. При этом чужеродные

виды, достигающие значительных высот, обычно встречаются на всём протяжении высотного градиента, начиная с малых высот, то есть они способны произрастать в широком спектре климатических условий [Alexander et al., 2011; McDougall et al., 2011]. Наш анализ подтверждает данные выводы. Подавляющее большинство видов, обнаруженных нами на больших высотах, характеризуется обширными высотными ареалами, включающими предгорные и равнинные территории (см. табл. 1). На своей родине многие из них, в частности североамериканские виды, также занимают значительный высотный диапазон (от 0–20 до 1000–2700 м над ур. м.) [Flora of North America, 2018].

Особенности высотного распределения чужеродных видов связывают также с их современным обилием в регионах и временем, прошедшим с момента их интродукции [Becker et al., 2005]. Основную часть чужеродных видов, проникающих в более высокие горные пояса на Западном Кавказе, действительно можно отнести к числу наиболее распространённых и обильных в регионе. Следует отметить, что большинство из этих видов занесены в «Чёрную сотню» инвазионных растений России, причём семь из них занимают обширный географический ареал: они являются общими для Европейской части, Сибири и Дальнего Востока (*Amaranthus retroflexus*, *Conyza canadensis*, *Galinsoga parviflora*, *Matricaria suaveolens*, *Oenothera biennis*, *Galinsoga ciliata*, *Ambrosia artemisiifolia*) [Виноградова и др., 2015]. Кроме того, все виды, встреченные в верхнегорных поясах описываемого района, за исключением *Elsholtzia ciliata*, входят в число наиболее распространённых чужеродных видов в Европе [Lambdon et al., 2008].

Ввиду недостаточности данных выявить зависимость высоты проникновения чужеродных видов от времени их появления в регионе не удалось. Можно лишь констатировать, что среди чужеродных растений, отмеченных нами выше 1000 м над ур. моря, встречаются как виды, широко распространившиеся по Кавказу и Предкавказью уже в XIX в. (*Amaranthus retroflexus*, *Oenothera biennis*, *Conyza canadensis*,

Matricaria suaveolens, *Juglans regia*, *Robinia pseudoacacia*) [Липский, 1899; Монтеверде, 1916; Смольянинова, 1936; Гурский, 1957], так и попавшие на Западный Кавказ в более позднее время (*Erigeron annuus*, *Oxalis stricta*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Galinsoga parviflora*, *G. ciliata*, *Bidens frondosa*) [Гроссгейм, 1949; Васильев, 1959; Косенко, 1970; Понерт, 1971; Кушхов, 1977; Виноградова, 2003]. Причём, несмотря на относительно недавнее появление, они проявили высокую активность и быстро расселились по региону, в том числе и в горной его части.

Заключение

На Западном Кавказе максимальное видовое богатство чужеродных видов растений отмечается в нижних поясах гор с более благоприятным климатом, высокой плотностью населения и значительной антропогенной нагрузкой. С увеличением высоты над уровнем моря их число снижается, что характерно для большинства горных систем умеренной зоны.

Из 100 чужеродных видов растений, которые рассматривались нами в качестве объекта анализа, в верхних горных поясах (выше 1000 м над ур. моря) отмечено произрастание только 17. Среди них преобладают непреднамеренно интродуцированные однолетние травянистые растения, выходцы из Северной Америки. Все эти виды занимают большой высотный диапазон, включающий предгорные и равнинные территории, при этом они широко распространены на всем Западном Кавказе, во многих районах России и в Европе. Зависимость высоты проникновения чужеродных растений от времени их появления в регионе выявить не удалось. Наиболее высоко в горы в районе исследований (2000 м над ур. моря, субальпийский пояс) проникает *Matricaria suaveolens*. Это единственный чужеродный вид растений, найденный в высокогорной зоне. Среди других видов, достигающих больших высот в горной части Западного Кавказа, наиболее распространёнными являются *Erigeron annuus*, *Conyza canadensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Bidens frondosa*, *Oenothera biennis*, *Galinsoga ciliata*. Причём для многих из них

максимальные высоты в регионе примерно соответствуют высотным рубежам в аналогичных местообитаниях (обочины дорог и поймы рек) в швейцарских и итальянских Альпах.

Между южным (причерноморским) и северным (кубанским) макросклонами Западного Кавказа наблюдаются различия как в видовом составе чужеродной флоры, так и в особенностях высотного распространения чужеродных видов. Благодаря тёплому и влажному климату для предгорий южного макросклона по сравнению с северным характерно большее видовое богатство, большая доля выходцев из Восточной Азии, большая доля чужеродных древесных видов растений и «беженцев из культуры». При этом абсолютный предел высотного распространения чужеродных растений на северном макросклоне расположен выше, чем на южном, а большинство общих для обоих склонов видов на северном макросклоне занимают большие высотные диапазоны, что обусловлено, в первую очередь, наличием нескольких активно используемых гравийных и асфальтированных дорог и туристических комплексов в верхней части лесного пояса почти у границы леса.

Основной причиной проникновения чужеродных видов в верхнегорные пояса на Западном Кавказе является завоз туда их диаспор с материалами, используемыми при строительстве и реконструкции дорог, создании туристской инфраструктуры. Возможно, определённую роль в этом процессе играет также потепление климата.

Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07-04-00449).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Абрамова Л.М. Основные закономерности синантропизации разных типов растительности Республики Башкортостан // Экология. 2010. № 3. С. 168–172.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. Изменения сообществ субальпийских лугов Лагонакского нагорья после прекращения выпаса // Тр. Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 23. Майкоп: Качество, 2018. С. 72–90.
- Акатова Т.В., Акатов В.В. Распространение адвентивных видов растений в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 20. Майкоп: Графика, 2013. С. 84–109.
- Алисов Б.П. Климат СССР. М: Изд-во Московского университета, 1956. 547 с.
- Васильев Д.С. Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiaefolia* L. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 843–846.
- Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат научн. конф. / Под ред. В.С. Новикова, А.В. Щербачева. М.: Изд. Бот. сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 31–33.
- Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкилович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Владимиров Д.Р., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терёхина Т.А., Трemasова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Чёрная сотня» инвазионных растений России // Совет ботанических садов стран СНГ при международной ассоциации Академий наук. Отделение международного совета ботанических садов по охране растений. Информационный бюллетень. Вып. 4 (27). М., 2015. С. 86–89.
- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1978. Т. 1. 320 с.; 1980. Т. 2. 352 с.; Т. 3. 328 с.
- Гвоздецкий Н.А. Кавказ. Очерк природы. М.: Изд-во геогр. лит-ры, 1963. 264 с.
- Горчаковский П.Л., Харитонов О.В. Синантропизация растительного покрова Печоро-Ильчского биосферного заповедника в высотном градиенте // Экология. 2007. № 6. С. 403–408.
- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 747 с.

- Гурский А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 302 с.
- Ефремов Ю.В., Ильичёв Ю.Г., Панов В.Д., Панова С.В., Погорелов А.В., Шереметьев В.М. Хребты Большого Кавказа и их влияние на климат. Краснодар: Просвещение-Юг, 2001. 145 с.
- Животов А.Д. Динамика метеорологических параметров на территории Кавказского заповедника (1985–2005 гг.) // Тр. Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 18. Майкоп: Качество, 2008. С. 6–22.
- Зернов А.С. Материалы к флоре российского Западного Кавказа. Сообщение 3. // Бюл. Моип, отд. Биол. 2003. Т. 108, вып. 3. С. 92–93.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
- Зыкова Е.Ю. Адвентивная флора Республики Алтай // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 3(19). С. 72–87.
- Иванченко Т.Е., Царёва Д.П., Юрченко В.П., Панов В.Д. Климат туристских маршрутов Западного Кавказа в бассейнах рек Белая и Шахе. Л.: Гидрометеониздат, 1982. 34 с.
- Колаковский А.А. Флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1980. Т. 1. 208 с.; 1982. Т. 2. 282 с.; 1985. Т. 3. 292 с.; 1986. Т. 4. 362 с.
- Комжа А.Л. Некоторые итоги изучения адвентивного компонента флоры Северной Осетии // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Мат. I Межд. научн. конф. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИР, 2011. С. 122–125.
- Косенко И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 613 с.
- Кушхов А.Х. О новых сорных растениях Северного Кавказа // В сб.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 233.
- Липский В.И. Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период её исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. // Тр. Тифл. бот. сада. 1899. Вып. 4. 585 с.
- Монтеверде Н.А. Ботанический атлас русской флоры. Изд. 4-е. Петроград: Изд. А.Ф. Девриена, 1916.
- Николин Е.Г. Инвазия сорных растений в горные системы Северо-Восточной Якутии (на примере Верхоянского хребта) // В сб.: Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Мат. I Межд. научн. конф. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИР, 2011. С. 249–255.
- Понерт Й. Критические заметки о флоре Колхиды // В сб.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1971. Т. 8. С. 292–293.
- Портниер Н.Н. Флора и ботаническая география Северного Кавказа. Избр. труды / Сост. А.К. Сытин, Д.В. Гельтман. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 39–158.
- Рыбак Е.А. Климатические особенности Сочинского национального парка // В сб.: Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка / Под ред. Б.С. Туниева. М.: Престиж, 2006. С. 8–18.
- Смолянинова Л.А. Орех // Культурная флора СССР / Под ред. Е.В. Вульфа. М.; Л., 1936. Т. 17. С. 39–99.
- Солтани Г.А. Адвентивная арборифлора Сочинского Причерноморья // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 42–55.
- Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., Воробьёв В.Н. Синантропизация растительности верхних поясов Семинского хребта (горный Алтай) // Экология. 2001. № 2. С. 91–97.
- Тимухин И.Н. Флора сосудистых растений Сочинского национального парка // В сб.: Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка / Под ред. Б.С. Туниева. М.: Престиж, 2006. С. 41–83.
- Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А., Цепкова Л.Н., Шхагапсоев С.Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 130–140.
- Яброва-Колаковская В.С. Адвентивная флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1977. 64 с.
- Alexander J.M., Kueffer C., Daehler C.C., Edwards P.J., Pauchard A., Seipel T. & the MRIEN Consortium. Assembly of non-native floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2011. Vol. 108. P. 656–661.
- Andersen K.M., Naylor B.J., Bryan A., Endress B.A., Parks C.G. Contrasting distribution patterns of invasive and naturalized non-native species along environmental gradients in a semi-arid montane ecosystem // Applied Vegetation Science. 2015. Vol. 18. P. 683–693.
- Arévalo J.R., Delgado J.D., Otto R., Naranjo A., Salas M., Fernández-Palacios J.M. Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands) // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 7. P. 185–202.
- Becker T., Dietz H., Billeter R., Buschmann H., Edwards P.J. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 7. P. 173–183.
- Daehler C.C. Upper-montane plant invasions in the Hawaiian Islands: Patterns and opportunities // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 7. P. 203–216.
- Dainese M., Kuhn I., Bragazza L. Alien plant species distribution in the European Alps: influence of species'

- climatic requirements // *Biol. Invasions*. 2014. Vol. 16. P. 815–831.
- Flora of North America (электронный документ) // (http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=1). Проверено 14.12.2018.
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Müller-Schärer H. The alien flora of Georgia. Second Edition. 2010. 37 p.p.
- Kosaka Y., Saikia B., Mingki T., Tag H., Riba T., Ando K. Roadside distribution patterns of invasive alien plants along an altitudinal gradient in Arunachal Himalaya, India // *Mountain Research and Development*. 2010. Vol. 30. No. 3. P. 252–258.
- Lambdon Ph.W., Pyšek P., Basnou C. et al. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- McDougall K.L., Alexander J.M., Haider S., Pauchard A., Walsh N.G., Kueffer Ch. Alien flora of mountains: global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17. P. 103–111.
- Otte V. Vegetation and flora of vascular plants in the vicinity of Mt Bol'shoj Thač (NW Caucasus) and the effects of human interference. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, 2007. 79, 1: 85–95.
- Pauchard A., Kueffer C., Dietz H. et al. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations // *Front Ecol Environ*. 2009. Vol. 7. P. 479–486.
- Petitpierre B., McDougall K., Seipel T., Broennimann O., Guisan A., Kueffer C. Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? // *Ecological Applications*. 2016. Vol. 26 (2). P. 530–544.
- Pickering C., Hill W. Roadside Weeds of the Snowy Mountains, Australia // *Mountain Research and Development*. 2007. Vol. 27. No. 4. P. 359–367.
- Pyšek P., Jarošík V., Pergl J., Wild J. Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. Vol. 108. No. 2. P. 439–440.
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cardenas D., Cardenas-Toro J., Castaño N., Chacon E., Chatelain C., Dullinger S., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Genovesi P., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Maurel N., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D., Nowak P.M., Pagad S., Patzelt A., Pelter P.B., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Weber E., Wieringa J.J., Baptiste M.P. & van Kleunen M. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion // *Preslia*. 2017. Vol. 89. P. 203–274.
- Rejmánek M. Invasibility of plant communities // *Biological invasions: a global perspective*. Published by J. Wiley and Sons. Ltd. 1989. P. 369–388.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // *Vegetation Ecology*. Second Edition / Eds E. van der Maarel, J. Franklin. Published by J. Wiley and Sons, Ltd. 2013. P. 387–424.
- Seipel T., Kueffer Ch., Rew L.J., Daehler C.C., Pauchard A., Naylor B.J., Alexander J.M., Edwards P.J., Parks C.G., Arévalo J.R., Lohengrin A., Cavieres L.A., Dietz H., Jakobs G., McDougall K., Otto R., Walsh N. Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world // *Global Ecol. Biogeogr*. 2012. Vol. 21. P. 236–246.
- Siniscalco C., Barni E., Bacaro G. Non-native species distribution along the elevation gradient in the western Italian Alps // *Plant biosystems*. 2011. Vol. 145(1). P. 150–158.
- Vuković N., Bernardić A., Nikolić T., Hršak V., Plazibat M., Jelaska S.D. Analysis and distributional patterns of the invasive flora in a protected mountain area – a case study of Medvednica Nature Park (Croatia) // *Acta societatis botanicorum poloniae*. 2010. Vol. 79. No. 4. P. 285–294.

ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF ALIEN PLANT SPECIES ON THE WESTERN CAUCASUS

Akatova T.V.^{a, *}, Akatov V.V.^{b, **}

^aCaucasian State Nature Biosphere Reserve, Maikop, 385000, Russia;

^bMaikop State Technological University, Maikop, 385000, Russia;

e-mail: *hookeria@mail.ru; **akatovmgti@mail.ru

Altitudinal distribution of 100 alien plant species in the mountainous part of the Western Caucasus is considered. Of these, 59% are herbaceous plants, 41% are woody; most come from North America and East Asia; 57% are cultivated plants. The maximum number of alien plant species is concentrated in the lower zones of mountains with a more favorable climate, high population density and significant human impact. With an increase in altitude above sea level, their number decreases. This is typical of most mountain systems in the temperate zone. Above 1000 m a. s. l. only 17 alien species are present. These are mainly accidentally introduced annual herbaceous plants, natives of North America. Most of them are widespread in the Western Caucasus, in many regions of Russia and in Europe. Above the timberline in the subalpine belt (2000 m a. s. l.), one species is noted – *Matricaria suaveolens*. The differences in the altitudinal distribution of alien species on the southern (Black Sea) and northern (Kuban) macro-slopes of the Western Caucasus are shown. It has been suggested that the main way of penetration of alien species in the upper mountain belts of this region is to import diaspora with materials used in the construction and reconstruction of roads, the building of tourist infrastructure and other objects.

Key words: alien plant species, altitudinal distribution, elevational gradient, species richness, flora structure, Western Caucasus.