# РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ТИСО-САМШИТОВОЙ РОЩИ КАВКАЗСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА ПОСЛЕ ГИБЕЛИ BUXUS COLCHICA POJARK

© 2020 Пшегусов Р.Х.\*, Чадаева В.А.\*\*

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик 360051; Россия e-mail: \*p\_rustem@inbox.ru; \*\*v\_chadayeva@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2020. После доработки 21.08.2020. Принята к публикации 26.10.2020

На ранних этапах сукцессионных процессов, вызванных гибелью *Buxus colchica*, на территории Хостинской тисо-самшитовой рощи отмечено 58 видов чужеродных растений, 14 из которых активно внедряются в естественные лесные фитоценозы. На пробных площадках (400 м²) выявлено 1—8 чужеродных видов травянистых растений, что составляет от 8 до 57% от общего числа видов. Наибольшее их число отмечено на участках лесных сообществ с сомкнутостью крон деревьев верхнего яруса от 0.4 до 0.7. Травяно-кустарничковый ярус таких участков сформирован в условиях относительно хорошей освещённости и относительно не высокого проективного покрытия доминантов. При этом наиболее высокой конкурентоспособностью чужеродные виды травянистых растений обладают на участках лесных сообществ с высокой сомкнутостью крон деревьев, где из-за низкой освещённости в травяно-кустарничковом ярусе хорошо выраженные доминанты отсутствуют.

**Ключевые слова**: Хостинская тисо-самшитовая роща, *Cydalima perspectalis*, инвазибельность, полночленность фитоценозов.

#### Введение

Биологические инвазии в настоящее время – одна из глобальных проблем, связанных с деградацией лесов [Rai, 2015]. Воздействие чужеродных видов на лесные экосистемы может носить как краткосрочный, так и долгосрочный характер, осуществляться посредством простых трофических взаимодействий (травоядность, хищничество, паразитизм) или через сложные механизмы конкурентных отношений [Lovett et al., 2006; Kenis et al., 2009; Liebhold et al., 2017]. Так, последствиями инвазий насекомых и микроорганизмов являются не только дефолиация и гибель деревьев, но и изменения видового состава, структуры леса, режима инсоляции, микроклиматических и эдафических условий, утрата биоразнообразия, базовых экологических функций и деградация лесных экосистем [Lovett et al., 2006; Shearer et al., 2009; Økland et al., 2011; Price et al., 2011; Krivets et al., 2015; Adigbli et al., 2019]. Внедрение одних видов на новую территорию нередко происходит во взаимосвязи с вторжением других видов [Wardle, Peltzer, 2017]. Инвазии животных могут инициировать изменения в лесных экосистемах, способствующие внедрению чужеродных видов растений [Eisenhauer et al., 2009; Anderson et al., 2013; Barrios-Garcia et al., 2014; Wood et al., 2015].

Подобный сценарий развития событий наблюдается в настоящее время в самшитовых лесах Западного Кавказа, подвергшихся в 2013-2017 гг. экспансии самшитовой огнёвки Cydalima perspectalis Walker, 1859 (Lepidoptera, Crambidae: Spilomelinae). Вызвав массовую гибель самшитников Черноморского побережья, внедрение этого восточноазиатского вида чешуекрылых насекомых привело к проявлению динамических процессов в лесных фитоценозах. Формируя второй и третий ярусы широколиственных и смешанных лесов, самшит колхидский Вихиз colchica Pojark до недавнего времени выполнял функцию эдификатора, определяющего условия произрастания сопутствующих видов [Mitchell et al., 2018]. Его гибель сопровождалась значительным осветлением нижних ярусов, и, как следствие, разрастанием живого напочвенного покрова, интенсивным возобновлением *древостоя главных пород*, внедрением чужеродных видов растений [Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Акатова и др., 2019].

Одним из удобных полигонов для изучения последствий экспансии Cydalima perspectalis и гибели Buxus colchica Черноморского побережья является территория Хостинской тисо-самшитовой рощи - одного из отделов Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова. Располагаясь в нижнем течении р. Хоста на границе с Хостинским административным районом г. Сочи, территория рощи подвержена инвазиям чужеродных растений из рудеральных сообществ города, а также видов интродуцентов (Persica vulgaris Mill., Ficus carica L., Morus alba L., Elaeagnus pungens Thunb. и др.), плоды и семена которых разносят птицы и экскурсанты [Цвигун, Тимухин, 2004; Акатова, Акатов, 2013; Цымбал, Трубачёва, 2016]. Непреднамеренный перенос семян чужеродных растений посетителями рощи на подошвах обуви и одежде, вероятно, происходит по развитой дорожно-тропиночной сети. Источником поступления некоторых видов (Euonymus japonicus Thunb., Trachycarpus fortunei (Hook.) H.Wendl., Commelina communis L., Hibiscus syriacus L. и др.) в естественные фитоценозы является культурная флора заповедника, используемая для декорации административных и хозяйственных объектов. В итоге, ещё к 2013 г. в пределах Хостинской тисо-самшитовой рощи было зарегистрировано 47 чужеродных видов растений (преимущественно на полянах и осветлённых участках леса, ветровалах), из которых 32 вида проникали в естественные растительные сообщества [Загурная и др., 2013]. Данная ситуация усугубляется постоянным увеличением видового богатства чужеродной флоры Черноморского побережья (в том числе за счёт натурализовавшихся растений), общее число видов которой к настоящему времени насчитывает около 170 [Tuniyev, Timukhin, 2017]. По другим данным

[Солтани, 2016], только древесных интродуцированных видов, способных к самостоятельному распространению на территории Сочинского Причерноморья, насчитывается более 160.

Несмотря на большое число литературных источников, описывающих распространение Cydalima perspectalis в странах Европы и Азии [Leuthardt, Baur, 2013; Nacambo et al., 2014; Nagy et al., 2017; Badano et al., 2019; Bras et al., 2019; и др.], сведения о последствиях гибели самшита для лесных экосистем представлены в основном работами российских исследователей, в которых отражены отдельные аспекты динамики растительного покрова [Литвинская, Савченко, 2016; Цымбал, Трубачёва, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Акатова и др., 2019]. Представление же о закономерностях внедрения чужеродных видов растений в лесные экосистемы после гибели Buxus colchica, факторах, ограничивающих инвазии, отсутствует. В то же время вопросы, связанные с инвазибельностью растительных сообществ, их способностью противостоять биологическим инвазиям, в настоящее время вызывают острый интерес, как у научного сообщества, так и управленческих структур [Миркин, Наумова, 2002; Pyšek et al., 2012; Nunez-Mir et al., 2017; Wardle, Peltzer, 2017; и др.].

Цель данного исследования — выявить основные закономерности инвазионных процессов в лесных фитоценозах Хостинской тисо-самшитовой рощи на ранних этапах развития сукцессионного процесса после гибели *Вихиз colchica*. Задачи: изучить современный видовой состав чужеродной флоры рощи; оценить характер распространения и относительную конкурентоспособность чужеродных видов растений в травяно-кустарничковом ярусе нарушенных лесных фитоценозов, а также факторы их определяющие; выявить относительный потенциал инвазибельности этих сообществ.

#### Материал и методика

Исследования проводили на южном макросклоне Западного Кавказа (Черноморское побережье, Хостинская тисо-самшитовая роща) (рис. 1).

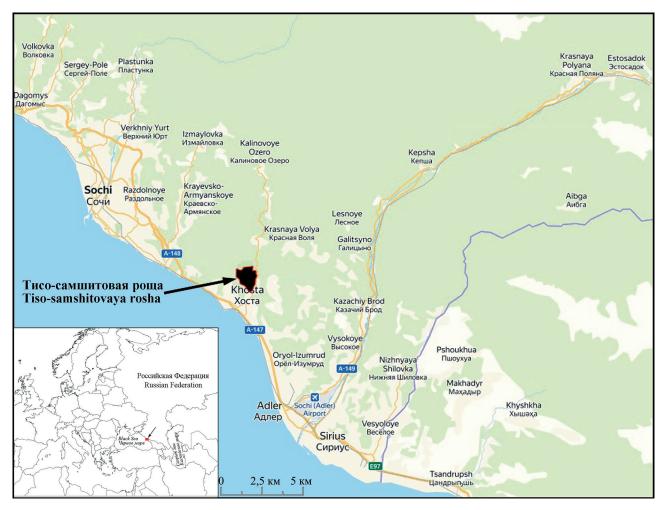


Рис. 1. Расположение и карта-схема района исследований.

Природно-климатические условия данного района соответствуют влажной субтропической зоне с характерными обилием тепла (длительность безморозного периода 8–10 месяцев, среднегодовая температура воздуха +13.2 °C, средняя многолетняя температура января +6 °C, июля и августа -+23 °C), влажностью воздуха 95-98% и количеством осадков в среднем 1550 мм в год [Рыбак, 2016; Солтани, Рыбак, 2018]. Согласно литературным данным [Семагина, 1990; Дворецкая, 2010, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018], в бассейне р. Хоста на момент массового усыхания самшит в основном был распространён в лесах из Fagus orientalis Lipsky, Carpinus betulus L., Tilia begoniifolia Steven, Taxus baccata L., Acer campestre L. и A. laetum C.A. Mey., Quercus iberica Steven. B paspeженном подлеске встречались Laurocerasus M. Roem., Staphylea colchica officinalis Steven, напочвенный покров формировали рассеянно произрастающие Ruscus colchicus

Yeo, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, *Sambucus nigra* L., *Sanicula europaea* L. Общее проективное покрытие растений травяно-кустарничкового яруса не превышало 35%, широко были представлены леса мёртвопокровного типа.

Описание лесных фитоценозов проводилось в течение 2018 и 2019 гг. (в мае, июле и октябре) на 29 пробных площадках площадью  $400 \text{ м}^2 (\Pi\Pi)$ , в пределах которых были заложены (регулярным способом) 30 микроплощадок (МП) размером  $0.5 \text{ м}^2$ . В качестве основного принципа, которым мы руководствовались при выборе участков под ПП, являлось наличие на участке погибших деревьев *Buxus colchica* (не менее 30% стволов от общего древостоя). Кроме того, их закладывали таким образом, чтобы охватить различные типы лесных сообществ (по доминирующим видам в травяно-кустарничковом ярусе) на разном удалении от тропиночной сети (рис. 2).

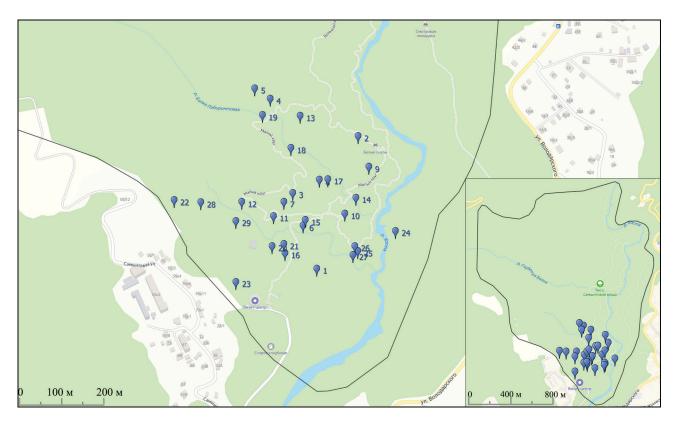


Рис. 2. Локалитеты пробных площадок в районе исследований.

Структуру древостоя на каждой ПП оценивали через соотношение числа стволов деревьев разных видов диаметром 30-90 см, сомкнутость крон определяли глазомерно [Неронов, 2002]. Пересчёт подроста проводили на  $\Pi\Pi$  (400 м<sup>2</sup>). Для характеристики травяно-кустарничкового яруса на каждой ПП и микроплощадках отмечали виды травянистых растений и кустарничков, оценивали их проективное покрытие. На этой основе были определены значения следующих характеристик: общее число видов растений (N), в том числе чужеродных (Na), на ПП, их среднее число на микроплощадках (S и Sa), общее проективное покрытие всех растений (Cov, %) и отдельно чужеродных видов (Cov, %), покрытие отдельных видов аборигенных и чужеродных растений, их встречаемость на площадках 0.5 м<sup>2</sup> (отношение числа микроплощадок, на которых обнаружен вид к общему числу площадок -F, %).

Для оценки относительной конкурентоспособности чужеродных видов на ПП использовали показатель Sa/ESa, где ESa = Na(S/N) — ожидаемое среднее число чужеродных видов на микроплощадках в том случае, если они равноценны с аборигенными с

точки зрения их способностей к расселению и выживанию. Соотношение Sa/ESa больше единицы свидетельствует о большей конкурентоспособности чужеродных видов по отношению к аборигенным, меньше единицы – наоборот [Акатов и др., 2009, 2012].

Потенциал инвазибельности изученных сообществ (то есть вероятность внедрения в них новых чужеродных видов) оценивали через соотношение S/N [Акатов и др., 2009, 2012; Akatov, Akatova, 2010]. Сделано предположение, что этот показатель отражает относительный уровень полночленности ценозов, рост которого обычно идёт в направлении достижения максимального видового разнообразия при минимально возможной численности особей (встречаемости) отдельных видов. Соответственно, чем выше значения N по отношению к S, тем ниже средняя встречаемость видов в ценозах, тем ниже вероятность внедрения в них новых видов, в том числе чужеродных, без вытеснения старых [Акатов и др., 2009, 2012; Akatov, Akatova, 2010].

Анализ данных был выполнен с использованием регрессионного анализа. Номенклатура видов дана в соответствии с междуна-

родной таксономической базой The Plant List [2019]. Исключение – название *Buxus colchica* Pojark., которое в указанной базе приводится как синоним *Buxus sempervirens* L.

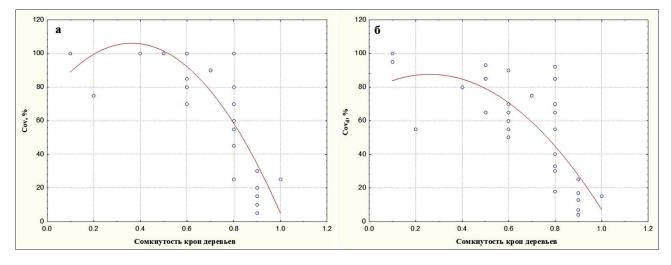
# Результаты и обсуждение

В 2018-2019 гг. на территории Хостинской тисо-самшитовой рощи были исследованы 29 участков лесных фитоценозов с погибшим Buxus colchica на удалении 2-120 м от тропиночной сети (табл. 1). На месте некогда мёртвопокровных самшитников под пологом главных древесных пород и самшитников скальных отмечены лесные фитоценозы на разных стадиях формирования живого напочвенного покрова. При относительно разреженном древостое главных пород (в среднем 310 шт./га) низкая инсоляция в травяно-кустарничковом ярусе ранее была обусловлена затенением со стороны Buxus colchica с сомкнутостью крон 0.7–1 (в среднем 2134 шт./ га взрослых деревьев и 995 шт./га подроста около 2 м высотой). Выпадение самшитового древостоя привело к осветлению нижних ярусов леса, распространению кустарничков и травянистых растений, возобновлению главных древесных пород [Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Акатова и др., 2019]. Как следует из наших данных, интенсивность этого процесса в значительной мере определяется сомкнутостью крон деревьев верхнего

**Таблица 1.** Соотношение между показателем сомкнутости крон деревьев основных пород и некоторыми количественными параметрами травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

Параметры	Модель	R <sup>2</sup>
Cov, %	$y = -248.87x^2 + 180.44x + 73.403$	0.670**
Cov <sub>d</sub> , %	$y = -154.13x^2 + 84.041x + 76.694$	0.556**
N	$y = -43.057x^2 + 47.881x + 2.5592$	0.461**
Na	$y = -13.803x^2 + 12.735x + 1.6$	0.296**
S	$y = -12.339x^2 + 12.475x + 0.4495$	0.541**
Sa	$y = -2.9052x^2 + 2.8507x + 0.0522$	0.274*
Sa/ESa	y = 0.6882x + 0.4261	0.191*
S/N	$y = -0.2719x^2 + 0.2034x + 0.2054$	0.164

Примечание: Соv и Соv<sub>d</sub>, % – общее проективное покрытие растений травяно-кустарничкового яруса всех видов и суммарное проективное покрытие двух содоминантов травяно-кустарничкового яруса на площадках  $400 \text{ m}^2$ ; N и Na – общее число, соответственно, всех видов и только чужеродных видов на площадках  $400 \text{ m}^2$ ; S – среднее число всех видов растений на микроплощадках  $0.5 \text{ m}^2$ , Sa – среднее фактическое число чужеродных видов на площадках  $0.5 \text{ m}^2$ ;  $R^2$  – коэффициент детерминации; уровень достоверности: \*\* – p <0.01, \* – p <0.05.



**Рис. 3.** Соотношение межу показателями сомкнутости крон деревьев основных пород, общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса Cov, % (a) и суммарного проективного покрытия двух наиболее обильных видов Cov, % (б).

Таблица 2. Характеристика лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

Nº IIII	Координаты: с. ш., в. д.	Высота над уровнем моря, м	Крутизна склона, °	Формула древостоя	Сомкнутость крон	Г, м	Виды растений — доминанты живого напочвенного покрова
1	43.52810; 39.87600	32	5	7Б2Л1Гр	0.8	30	Ruscus colchicus
2	43.53090; 39.87720	102	5	8Я2Л	0.5	2	Rubus anatolicus
3	43.52970; 39.87530	98	10	8Я2Г	0.8	2	Ruscus colchicus
4	43.53168; 39.87465	146	5	5Я4Л1Гр	0.6	3	Duchesnea indica
5	43.53191; 39.87420	147	5	9Я1Гр	0.6	2	Achnatherum virescens
6	43.52901; 39.87560	51	10	5Л4Т1Б	0.8	35	Ruscus colchicus
7	43.52951; 39.87505	50	5	9Гр1Я	0.9	2	_
8	43.52998; 39.87608	79	10	6Л3Я1Гр	0.4	3	Geranium robertianum
9	43.53025; 39.87752	100	10	7Я2К1Л	0.7	10	Ruscus colchicus
10	43.52926; 39.87682	70	5	5Гр3Л2Я	0.6	3	Vinca minor
11	43.52921; 39.87475	63	15	4Б4Т2К	1	2	_
12	43.52951; 39.87382	76	5	5Б3К2Л	0.2	2	Ruscus colchicus
13	43.53133; 39.87552	117	5	8Б2Гр	0.9	4	_
14	43.52959; 39.87714	78	5	5Л3Гр2Я	0.5	20	Geranium robertianum
15	43.52913; 39.87567	35	5	5Л3Гр2Т	0.8	4	Ruscus colchicus
16	43.52843; 39.87508	54	5	7Г2Б1К	0.8	50	Allium ursinum
17	43.52999; 39.87633	77	5	5Гр3Я2Б	0.5	60	Ruscus colchicus
18	43.53065; 39.87525	96	10	4Г3Т2Б1К	0.8	2	_
19	43.53134; 39.87443	119	5	5Я4Л1Г	0.6	2	Ruscus colchicus
20	43.52858; 39.87470	63	5	6Г3Я1К	0.8	2	Allium ursinum
21	43.52862; 39.87505	66	5	7Г2К1Т	0.8	10	Ruscus colchicus
22	43.52955; 39.87186	157	10	5Г3Л1Я1Б	0.6	4	Rubus anatolicus

23	43.52782; 39.87365	67	5	4Т2Л2Г2Я	0.8	1	Vinca minor
24	43.52889; 39.87829	21	50	5ЯЗК2Б	0.1	120	Ruscus colchicus
25	43.52847; 39.87719	31	15	6я2Д2К	0.6	40	Ruscus colchicus
26	43.52858; 39.87711	30	5	5Я5Л	0.1	50	Rubus anatolicus
27	43.52839; 39.87705	25	15	6я2К1Д1Л	0.9	60	_
28	43.52950; 39.87263	80	10	7Г2Б1Т	0.9	100	_
29	43.52911; 39.87365	85	30	5Г4Б1Д	0.9	100	_

Примечание: № ПП – номер пробной площадки; L, м – расстояние от ПП до тропы; Б – бук (Fagus orientalis), Л – липа (Tilia begoniifolia), Гр – грабинник (Carpinus orientalis Mill.), Г – граб (Carpinus betulus), Я – ясень (Fraxinus excelsior), Т – тис (Taxus baccata), К – клён (Acer campestre), Д – дуб (Quercus iberica); прочерком «—» обозначено отсутствие в сообществе выраженного доминанта живого напочвенного покрова.

яруса. Между значениями этой характеристики и показателем общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса Соу, %, так же как суммарного проективного покрытия двух наиболее обильных видов (содоминантов) Соу<sub>д</sub>, %, наблюдается статистически значимая отрицательная полиномиальная (второй степени) зависимость (табл. 1, рис. 3 а, б).

При низкой сомкнутости крон верхнего яруса 0.1-0.6 на 19 из 29 ПП (ПП2-6, 8-10, 12, 14-17, 19, 20, 22, 24-26) отмечено интенсивное распространение отдельных видов аборигенных и чужеродных растений травяно-кустарничкового яруса. Так, на девяти из указанных площадок (ППЗ, 6, 9, 12, 15, 17, 19, 24, 25: Cov - 60-100%) практически монодоминантный напочвенный покров образует Ruscus colchicus (табл. 2, 3). Число видов нижнего яруса на данных ПП составляет 6-17, среднее число экземпляров подроста (Fraxinus excelsior L., Acer campestre, Carpinus betulus, C. orientalis Mill., Tilia begoniifolia, реже Fagus orientalis, Quercus iberica, Taxus baccata) высотой до 100 см варьирует в пределах 9-20 шт.

На ПП2, 22 и 26 (Cov – 60–100%) плотные заросли в нижнем ярусе формирует *Rubus anatolicus* Focke, число видов травяно-кустарничкового яруса составляет 7–18, число экземпляров подроста, как и в предыдущем случае, невелико – 5–16 шт.

На ПП10 (Cov - 100%) в качестве доминанта нижнего яруса леса выступает *Vinca minor* L., отмечено всего восемь видов кустарничков и травянистых растений, число экземпляров подроста (Acer campestre, Carpinus orientalis) - 19 шт.

Среди травянистых растений массовое распространение в нижнем ярусе получили *Geranium robertianum* L. (ППВ, 14: Cov – 85–100%), *Allium ursinum* L. (ПП16, 20: Cov – 85–90%), *Duchesnea indica* (Jacks.) Focke *u Achnatherum virescens* (Trin.) Banfi, Galasso & Bartolucci (ПП4 и 5: Cov – 80%). Число сопутствующих видов на данных ПП варьирует в пределах 12–21 (максимально в сообществах с *Duchesnea indica* и *Achnatherum virescens* – 20–21), возобновление главных древесных пород характеризуется наличием в среднем всего 15 побегов подроста.

Более выраженное затенение со стороны верхнего яруса замедляет разрастание живого напочвенного покрова. Так, при сомкнутости крон 0.7–1 значения показателя Соv не превышают 5–60% (ПП1, 7, 11, 13, 18, 21, 23, 27, 28, 29). При этом относительно высокие значения проективного покрытия растительности травяно-кустарничкового яруса на ПП1, 21, 23 (35–60%) обусловлены распространением под пологом леса теневыносливых видов *Ruscus colchicus* и *Vinca minor*. Для данных ПП при сомкнутости крон 0.8 отмечена наибольшая интенсивность возобновления

Таблица 3. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса на пробных площадках лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

1   2   3   4   5   6   7   8   9   10   11   12   13     13   14   5   6   7   8   9   10   11   12   13     14   15   15   15     15   15   15   15     15   15	Пробные плошалки														Пробные плошалки	Sie mi	ОШалк	И											
Note that the property of th	Виды растений	_	2	8	4	5	9	7	∞	6					4	15 1	6 1				_		-		-		5 27	7 28	3 29
												Ви	ды аб	нәгпдс	юй фл	19до.													
	Achnatherum vires- cens	ı	<u> </u>	ı	ı	55	ı	ı	ı	i i	ı	ı	ı														<u>'</u>	'   .	<u>'</u>
-   -   -   -   -   -   -   -   -   -	Aegopodium podagraria	ı	r	ı	5	I	ı	ı	ī	ı	ı	ı	ı										2						
The control of the	Ajuga reptans	ı	ı	1	ı	1	ı	ı	1	ı	ı		1														 		 
The control of the	Allium ursinum	1	ı	ı	ı	ı	5	ı			1	1	1																
1	Calamagrostis arundinacea	ı	<b>4</b>	ı	<b>4</b>	I	ı	ı	ı	i i	I	ı	ı			·	·				·	·			·	·			
The control of the	Calystegia sylvestris	<b>1</b>	-		ı	10	1	1				ı	1	1		, ,	<u>'</u>	<u>'</u>	4,	0.0	<u> </u>	<u>'</u>		' 					<u>'</u>
The continue of the continue	Carex pendula		r	r	r	5	3		-	r				'			r .			r		r					r	r	
The control of the	Carex remota	ı	1	1	1	ı	ı	1		1	1	ı	1			_				L L						_	 	 	
The control of the	Carpesium abrotanoides	ı	I	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	2						·	ı	·		<u>.</u>					₩	'
The continue of the continue	Chaerophyllum bulbosum	ı	i.	ı	ı	ı	ı	ı	2	ı	ı	ı	ı	1	5				<u>.</u>	1					·				<u>'</u>
2         1	Dentaria quinquefolia	r	1					1					r		r		·		3			·  - 		<u> </u>			<u>'</u>		<u> </u>
The control of the	Dryopteris filix-mas	2	ı	ı	r	ı	ı	ı	1	r	1	4	5	<b>1</b>			r -	'	1	r	1	2		5	4		<u>.</u>	ī	
1   2   1   1   1   1   1   1   1   1	Fragaria viridis	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	1	ı	1	ı	ı	1			<u>'</u>	<u>'</u>		1				<u>'</u>					<u>'</u>
1         5         r	Galeobdolon caucasicum	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	·			-			ı		-	1						
I         5         I         10 <td>Galium aparine</td> <td>ı</td> <td>ı</td> <td>ı</td> <td>r</td> <td>ı</td> <td>r</td> <td>r</td> <td>r</td> <td>ı</td> <td>ı</td> <td>I</td> <td>1</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>ı</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>  I</td> <td></td> <td></td>	Galium aparine	ı	ı	ı	r	ı	r	r	r	ı	ı	I	1							ı							I		
T         T	Geranium robertia- num	1	5	ı	10	10	ı	2	70	2	ı	ı	ı						1	3				·		· .			<u>'</u>
3       -       1       -	Geum urbanum	'n	r	ı	7	'n	I	1	3	ı	ı	1	r		ı					r			ı	_			- I	<u>.</u>	-
3       -       1       -       -       -       -       -       10       -	Glechoma hederacea	ı	1	ı	ı	ı	ı	ı	1	ı	1	I	ı							r				r					<b>4</b>
1       1	Hedera colchica	3	-	1	-	ı	r	r	-	1	-		10														. r	3	1
r       -	Helleborus caucasicus	ı	1	-	ı	ı	ı	1	-	ı	-	ı	ı			· 													
- r       - r	Ilex colchica	'n	ı	ı	ı	ı	ы	1	1	ı	ı	1	1												_		·		
- r	Inula conyza	ı	r	ı	ı	ı	ı	1	ı	1	ı	1	1	1		_			-								<b>1</b>		
	Luzula forsteri	ı	ı	ı	1	ı	ı	ı	-	1	-	1	1	1				<u>'</u>		ı.				'		_	'		
	Oplismenus undulatifolius	ı	ı	ı	7	I	I	1	ı	I	ı	10	S						·	1	·							-	

I	ı	С	I	I	u	I	I	ı	ı	ı	ı	ı		I	ı	'n	ı	ı	I	ı	ı	ı	I	-
ī	ı	10	r	2	ı	I	I	I	ı	I	r	ı		I	ı	I	I	Ι	I	ı	I	ı	ı	1
5	ı	20	4	-	1	1	ı	ı	ı	ı	r	ı		1	ı	1	-	1	I		1	ı	ı	ı
I	86	ı	_	I	ı	I	I	I	ı	ı	_	ı		ı	ı	r	ı	_	ı	'n	2	-	ī	ı
10	5	40	5	r	r	I	I	I	ı	ı	r	ı		I	ı	ı	ı	_	I	ı	4	ı	Ţ	ı
I	r	06	_	Ι	r	Ι	I	ı	ı	ı	-	5		ı	ı	ı	1	_	I	ı	1	ı	I	١
н	10	10	I	ı	5	I	4	I	ı	I	ı	20		-	ı	ı	I	-	I	ı	ı	ı	I	ı
I	40	15	5	2	ı	ı	I	ı	ı	ı	ı	ı		2	ı	ı	ı	ı	I	ı	ı	3	ı	ı
2	5	30	r	1	1	1	ı	ħ	ı	ı	ı	ı		1	ı	1	r	1	I	ı	I	ı	ı	ı
I	5	5	r	2	ы	I	ų	ı	ı	ı	-	ı		ı	ı	ı	r	_	I	ı	1	ı	ı	4
'n	5	40	_	r	ı	I	i.	I	ı	ı	I	ı		3	ı	ı	ı	r	I	ı	ı	2	ı	ı
'n	ı	15	-	2	ı	ı	I	ı	ı	ı	3	ı		ı	ı	ı	r	r	I	ı		2	I	ı
u	ı	06	3	I	ı	I	ı	ı	ı	ı	r	ı		ı	ı	2	r	ı	I	ı	1	ı	ı	1
'n	15	10	1	ı	ı	I	Ħ	ı	ı	ı	ı	ı	ий	ı	ı	ı	ı	ı	I	1	1	1	ı	ı
2	ı	65	_	ı	ı	I	I	I	ı	ı	I	ı	истен	ı	ı	2	r	_	I	ı	ı	ľ	I	ı
I	5	25	r	1	1	1	ı	I	ı	ı	1	ı	Чужеродные виды растений	1	ı	20	5	1	I	ı	ı	ı	ı	ı
8	ı	4	_	1	ı	1	I	I	ı	ı	ı	ı	эные в	ı	ı	1	ı	r	I	ı	ı	r	I	ı
I	I	45	_	-	1	r	3	I	ı	ı	I	ı	одэж	r	ı	r	-	-	2		3	ı	ı	ı
S	ı	5	_	ı	ı	ı	I	ı	ı	ı	_	ı	η.	-	ı	-	ı	_	I	ı	ı	ı	I	ı
H	S	20	10	ı	ı	ı	I	H	ı	ı	ı	09		ı	ı	ı	ı	ı	I	ı	ı	ı	I	ı
7	10	09	15	ı	1	ı	I	I	ı	r	ı	ı		ı	ı	ı	ı	1	I	1	_	ı	ı	1
I		10	r	I	ı	I	I	I	ı	I	I	ı		2	ı	10	2	-	I	ı	ı	-	i i	ı
1	H	15	ı	I	ı	I	I	I	1	ı	ı	I		I	I	-	ı	I	I	1		ı	ı	1
2	5	50	I	1	1	1	<b>4</b>	ı	1	-	-	ı	_	-	ı	5		I	I		ı	1	I	
ı	1	1	10	ı	ı	I	<u> </u>	I	1	Ħ	Ţ	ı		I	H	5	1	_	I	2		2	<u> </u>	
1		<b>4</b>	r	I	1	ı	I	ı	1	ı	-	ı		1	ı	50	-	-	2	5	S	2	Ħ	
ı	2	95	_	1	1	1	Ħ	ı	1	ı	-	1		-	1	1	-	_	I		2	1	ı	1
<b>4</b>	80	5 (	_	1	1	I	I	I	ı	1	-	1		3	<b>4</b>	5	<b>1</b>	_	1	1	1	1	I	
I	2	30	3	1	1	1		ı	ı	1	1	1		1	1	3	-		I		1 - t	1	ı	
Phyllitis scolopendrium	Rubus anatolicus	Ruscus colchicus	Ruscus ponticus	Sanicula europaea	Smilax excelsa	Solanum nigrum	Symphytum grandi- florum	Tamus communis	Tussilago farfara	Veronica melissifolia	Viola alba	Vinca minor		Bidens frondosa	Conyza canadensis	Duchesnea indica	Erigeron annuus	Galinsoga parviflora	Microstegium japon- icum	Paspalum dilatatum	Phytolacca americana	Solidago canadensis	Symphyotrichum graminifolium	Wisteria sinensis

Примечание: цифрами в поле таблицы указано проективное покрытие видов (%), r – вид очень редок (1–4 особи на ПП) и с незначительным покрытием. Единично встреченные аборигенные виды растений (цифрой обозначен номер ІПІ, в скобках – проективное покрытие вида на ПП): Galium odoratum 3 (г), Hedera helix 3 (г), Physalis alkekengi 4 (г), Sonchus oleraceus 13 (г), Stellaria media 5 (г); единично встреченные чужеродные виды растений: Abutilon theophrasti 23 (г), Acalypha australis 1 (r), Actinidia chinensis var. deliciosa 10 (r), Amaranthus retroflexus 22 (r), Ambrosia artemisiifolia 22 (r), Commelina communis 20 (1), Digitaria sanguinalis 24 (r), Eleusine indica 5 (r), Euphorbia maculata 1 (r), Euphorbia nutans 22 (r), Galinsoga quadriradiata 8 (r), Oxalis corniculata 5 (r), Oxalis stricta 28 (r), Phyllostachys viridi-glaucescens 24 (r), Pseudosasa japonica 24 (r), Pueraria lobata 10 (5), Sorghum halepense 22 (r), Xanthium albinum 23 (r).

основных пород (соответственно, 2693, 1068, 813 побегов).

При максимальной сомкнутости крон 0.9–1 в составе мёртвопокровных лесов (ПП13, 28, 29) и мёртвопокровных лесов на начальных этапах разрастания живого напочвенного покрова (ПП7, 11, 18, 27) отмечены минимальные значения Cov — соответственно, 5–15% и 20–30%. На данных ПП число экземпляров подроста, вероятно, в силу неблагоприятного режима инсоляции, составляет всего 7–21 шт.

Гибель самшитников и осветление нижних ярусов лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи способствовали не только проявлению сукцессионных процессов, но и интенсивному проникновению под полог леса чужеродных видов растений. Наиболее полная сводка по чужеродной флоре рощи, составленная Т.В. Акатовой и В.В. Акатовым [Акатова, Акатов, 2013] в период, предшествующий инвазии Cydalima perspectalis и гибели самшитников, включает 47 видов. Из них 23 вида деревьев и крупных кустарников, большинство которых – натурализовавшиеся интродуценты. В ходе исследований нами отмечены 11 видов древесно-кустарниковой растительности из приведённого авторами списка. Среди них Trachycarpus fortunei H. Wendl. и Ficus carica L. (встречаемость 52.3 и 24.2%, 2-5 деревьев на ПП), Gleditsia triacanthos L., Ailanthus altissima (Mill.) Swingle, Laurus nobilis L., Paulownia tomentosa (Thunb.) Steudel (встречаемость 6-9%, 1-4 экземпляра на  $\Pi\Pi$ ) и единично отмеченные Aesculus hippocastanum L., Catalpa bignonioides Walter, Euonymus japonicus, Morus alba L., Robinia pseudoacacia L. (1-2) экземпляра на  $\Pi\Pi$ ).

Кроме того, в прирусловом лесу найдены два экземпляра ранее не указанного вида Buddleja davidii Franch., недалеко от входа в рощу — экземпляр Rosa multiflora Thunb. Среди не отмеченных нами 12 видов деревьев и кустарников — единично встречающиеся в роще Eriobotrya japonica (Thunb.) Lindl., Elaeagnus pungens, Ligustrum japonicum Thunb., Lonicera ligustrina var. yunnanensis Franch., Poncirus trifoliata (L.) Rafin. Cupressus lusitanica Mill., а также произрастающие вдоль троп и на

смотровой площадке Malus domestica Borkh., Persica vulgaris Mill., Amorpha fruticosa L., Morus nigra L. и используемые для озеленения Albizia julibrissin Durazz, Hybiscus syriacus L. [Акатова, Акатов, 2013]. Таким образом, в составе чужеродной древесно-кустарниковой флоры тисо-самшитовой рощи на данный момент зарегистрировано 25 видов.

Однако более динамичным компонентом лесных фитоценозов рощи, в короткие сроки реагирующим на гибель самшитового яруса и изменение микроклиматических условий, являются травяно-кустарничковая тельность и лианы. Перечень таких видов во флористической сводке Т.В. Акатовой, В.В. Акатова включает 24 таксона [Акатова, Акатов, 2013]. Из них в 2018–2019 гг. нами не отмечены только два вида с локальным произрастанием – Miscanthus sinensis Anderss. и Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch. B To же время найдено девять ранее не указанных видов растений (табл. 4). Среди них встреченные единично с низким проективным покрытием Actinidia chinensis Planch., Sorghum halepense (L.) Pers., Xanthium albinum (Widder) Scholz & Sukopp, *Eleusine indica* (L.) Gaertn и Digitaria sanguinalis (L.) Scop. Коэффициент встречаемости Microstegium japonicum (Miq.) Koidz., Symphyotrichum graminifolium (Spreng.) G.L. Nesom в настоящее время не превышает 7 и 21%, соответственно. Наибольший интерес среди новых для флоры рощи видов представляют Bidens frondosa L. и Solidago canadensis L. (встречаются на около 30% ПП), чаще произрастающие по обочинам троп, опушкам, у хозяйственных построек. Несмотря на всё ещё низкое проективное покрытие под пологом леса (до 3%), оба вида имеют тенденцию к распространению на территории рощи с формированием локальных зарослей.

Из ранее известных чужеродных видов рощи наибольшее распространение в лесных фитоценозах отмечено для *Duchesnea indica* (Andrews) Focke, *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Phytolacca americana* L. (28–59% ПП). Резкое увеличение обилия этих светолюбивых видов произошло вскоре после поражения самшитников [Резчикова, 2017; Акатова и др., 2019].

**Таблица 4.** Встречаемость чужеродных видов травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

Вид	F, %	Наличие в 2010 г.	Вид	F, %	Наличие в 2010 г.
Abutilon theophrasti	3.4	+	Galinsoga parviflora	10.3	+
Acalypha australis	3.4	+	Microstegium japonicum	6.9	_
Actinidia chinensis	3.4	_	Oxalis corniculata	3.4	+
Amaranthus retroflexus	3.4	+	Oxalis stricta	3.4	+
Ambrosia artemisiifolia	3.4	+	Paspalum dilatatum	13.7	+
Bidens frondosa	27.6	_	Phyllostachys viridi-glaucescens	3.4	+
Commelina communis	3.4	+	Phytolacca americana	27.6	+
Conyza canadensis	10.3	+	Pseudosasa japonica	3.4	+
Digitaria sanguinalis	3.4	_	Pueraria lobata	3.4	+
Duchesnea indica	58.6	+	Solidago canadensis	31.0	_
Eleusine indica	3.4	_	Sorghum halepense	3.4	_
Erigeron annuus	41.4	+	Symphyotrichum graminifolium	20.7	_
Euphorbia maculata	3.4	+	Wisteria sinensis	6.9	+
Euphorbia nutans	3.4	+	Xanthium albinum	3.4	_
Galinsoga quadriradiata	3.4	+	_	_	_

*Примечание:* F, % — средний показатель встречаемости видов на пробных площадках (ПП). Данные о наличии/ отсутствии видов на территории рощи в 2010 г. приведены по материалам Т.В. Акатовой и В.В. Акатова [Акатова, Акатов, 2013].

Таким образом, в настоящее время во флоре Хостинской тисо-самшитовой рощи зарегистрировано 58 видов чужеродных растений: 25 видов деревьев и кустарников, 29 видов травянистых растений и кустарничков, четыре вида лиан. С 2010 г. на территорию рощи проникли 9 новых видов чужеродных растений.

Ещё 13 видов, в настоящее время не известных для рощи, отмечены нами в её непосредственных границах (рудеральные придорожные сообщества населённого пункта Хоста – микрорайона г. Сочи), и в дальнейшем могут проникнуть на её территорию. Среди них сорные виды Armoracia rusticana P.G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., Bidens bipinnata L., Conyza sumatrensis (Retz.) E. Walker, Cuscuta campestris Yunck., Echinochloa crus-galli (L.) P. Beauv., Cyperus eragrostis Vahl, Eupatorium cannabinum L., Portulaca oleracea L. и «беженцы» из культуры Cosmos sulphureus Cav., *Helianthus tuberosus* L., *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, Mirabilis jalapa L., Rudbeckia fulgida Aiton. Так, например, череда дваждыперистая Bidens bipinnata, входящая в список карантинных вредных организмов, отсутствующих

на территории Евразийского экономического союза [Единый перечень..., 2019], в октябре 2019 г. была выявлена в трёх придорожных сообществах. На участке между обочиной дороги и руслом р. Хоста проективное покрытие вида составляет 55% при средней высоте особей 1.2 м, в остальных точках отмечены 5–25 более низкорослых (15–30 см) растений в фазе цветения, реже начала обсеменения. Высокий репродуктивный потенциал (48.62±19.94 соцветий на побеге) и эффективное распространение семян, цепляющихся за одежду, шерсть и т. п., вероятно, вскоре позволят виду внедриться на территорию рощи.

Количественный анализ видового богатства флоры травяно-кустарничкового яруса Хостинской тисо-самшитовой рощи выявил на ПП в среднем 13 (5–21) видов, из которых в среднем 3 (1–8) чужеродных и 10 (3–16) аборигенных (табл. 5). Средняя доля чужеродных видов, таким образом, составляет 24% (8–57%). Общее число видов на МП (S) составляет в среднем 2.62, число чужеродных видов Sa - 0.5 (19%).

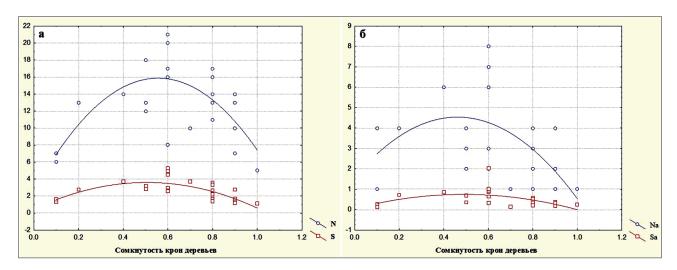
**Таблица 5.** Видовое богатство и насыщенность адвентивными видами исследованных лесных фитоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи

№ ПП	Cov,	Cov <sub>a</sub> , %	Cov <sub>d</sub> , %	N	Na	S	Sa	ESa	Sa/ESa	S/N
1	45	3	33	16	4	2.23±0.66/30.98	0.24±0.10/40.02	0.52	0.47	0.13
2	100	8	85	18	4	3.18±1.02/32.10	0.71±0.36/46.27	0.72	1.01	0.18
3	100	2	92	14	2	1.82±0.52/34.96	0.25±0.11/35.14	0.26	0.96	0.13
4	85	65	60	20	7	5.25±1.73/33.04	2.04±0.51/31.64	1.84	1.11	0.26
5	100	10	65	21	8	4.96±1.04/20.86	0.89±0.41/48.34	1.73	0.52	0.22
6	70	5	55	11	2	2.32±0.61/26.36	0.32±0.18/38.42	0.42	0.76	0.21
7	20	1	17	10	2	1.43±0.44/43.52	0.36±0.15/29.46	0.29	1.22	0.14
8	100	15	80	14	6	3.71±0.94/25.23	0.86±0.38/42.37	1.59	0.54	0.27
9	90	1	75	10	1	3.71±1.15/30.96	0.14±0.06/29.35	0.37	0.38	0.37
10	100	5	70	8	2	2.96±0.84/30.39	$0.33 \pm 0.12 / 21.08$	0.74	0.45	0.37
11	25	1	15	5	1	$1.11\pm0.31/28.45$	0.25±0.13/42.16	0.22	1.13	0.22
12	75	5	55	13	4	2.75±0.65/23.47	$0.73 \pm 0.25/27.33$	0.85	0.86	0.21
13	10	1	7	14	4	$1.21\pm0.32/30.41$	$0.39 \pm 0.15/34.52$	0.35	1.13	0.09
14	100	25	65	12	2	$2.86\pm0.80/28.12$	$0.36 \pm 0.19 / 39.73$	0.48	0.75	0.24
15	80	2	70	11	3	$1.61\pm0.50/30.88$	$0.5 \pm 0.21/48.35$	0.44	1.14	0.15
16	100	1	85	13	1	$2.21\pm0.69/30.99$	$0.36 \pm 0.18 / 37.27$	0.17	2.10	0.17
17	100	2	90	13	3	$3.18\pm1.02/32.10$	$0.36 \pm 0.20 / 42.36$	0.73	0.49	0.24
18	25	2	18	14	3	$3.61 \pm 1.07/29.55$	$0.50\pm0.23/35.24$	0.77	0.65	0.26
19	100	5	90	16	3	$4.50\pm0.96/21.38$	$0.64 \pm 0.27 / 34.38$	0.84	0.76	0.28
20	80	5	65	17	4	$2.64 \pm 0.83 / 31.26$	$0.57 \pm 0.17/25.36$	0.62	0.92	0.16
21	55	1	40	14	2	$1.36 \pm 0.36 / 31.17$	$0.21 \pm 0.13/47.32$	0.19	1.11	0.09
22	80	5	55	16	6	$2.64\pm0.78/29.52$	$0.93 \pm 0.21/27.18$	0.76	1.23	0.13
23	60	1	30	17	4	$3.36 \pm 0.87 / 25.91$	$0.52\pm0.19/30.44$	0.67	0.77	0.17
24	100	1	95	6	1	$1.32 \pm 0.38 / 31.99$	$0.13 \pm 0.06 / 25.11$	0.22	0.59	0.22
25	70	4	50	17	6	$2.57 \pm 0.79 / 30.73$	$1.02 \pm 0.32 / 30.67$	0.86	1.19	0.14
26	100	2	100	7	4	$1.61 \pm 0.44 / 30.88$	$0.29 \pm 0.16 / 37.25$	0.92	0.31	0.23
27	30	1	25	10	1	$2.75\pm0.84/30.70$	$0.21 \pm 0.12 / 45.33$	0.28	0.78	0.28
28	15	0.5	13	13	1	$1.68 \pm 0.47 / 31.89$	$0.18\pm0.06/26.85$	0.13	1.38	0.13
29	5	1	4	7	2	1.21±0.42/34.41	0.32±0.15/46.75	0.35	0.93	0.17

В целом, как следует из таблицы 1 и рисунков 4 а, б, между сомкнутостью крон деревьев основных пород и параметрами N, S, Na, Sa наблюдается статистически значимая унимодальная (полиномиальная второй степени) связь. Наиболее высокое видовое богатство травяно-кустарничкового яруса на ПП и МП (N и S), также, как и наибольшее число адвентивных видов (Na и Sa), наблюдается в фитоценозах с сомкнутостью крон верхнего яруса от 0.5 до 0.7. Можно предположить, что при относительно низкой сомкнутости крон

проникновению под полог леса, как аборигенных, так и чужеродных видов растений препятствует высокое проективное покрытие доминантов живого напочвенного покрова (биотический барьер), при относительно высокой сомкнутости крон – пониженная инсоляция (абиотический барьер).

Как видно из рисунка 5а, наиболее высокие значения S/N, то есть наиболее низкий уровень полночленности фитоценозов и, соответственно, наиболее высокий потенциал их инвазибельности (вероятность проникно-



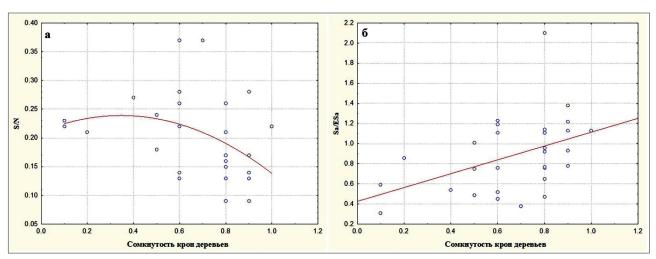
**Рис. 4.** Соотношение межу показателями сомкнутости крон деревьев основных пород и видового богатства травяно-кустарничкового яруса: N и S – соответственно, число всех видов растений на площадках 400 и 0.5 м $^2$  (a); Na и Sa – число чужеродных видов на площадках 400 и 0.5 м $^2$  (б).

вения в сообщества в будущем новых, в том числе чужеродных, видов), также отмечены на ПП со средними значениями сомкнутости крон деревьев. Можно предположить, что это обусловлено ослабленными на данных ПП как биотическим, так и абиотическим барьерами: относительно низкой конкуренцией со стороны доминирующих видов и относительно высокой освещённостью. Однако, обратим внимание, что связь между сомкнутостью крон и значениями S/N статистически не значима (табл. 1).

Среднее значение показателя Sa/ESa для всех  $\Pi\Pi-0.88$ , то есть ниже единицы. Это позволяет предположить, что относительная конкурентоспособность чужеродных видов

на изученных участках леса в среднем ниже, чем аборигенных. В то же время, на 9 из 29 ПП фитоценотические позиции чужеродных видов можно оценить как более сильные, чем позиции аборигенных видов (Sa > ESa). В настоящее время на таких ПП представлены фитоценозы как с развитым напочвенным покровом из *Allium ursinum*, *Rubus anatolicus*, *Ruscus colchicus*, *Duchesnea indica* (ПП4, 15, 16, 22, 25), так и мёртвопокровные леса на ранних этапах разрастания живого напочвенного покрова (ПП7, 11, 13, 28).

В целом же относительная конкурентоспособность чужеродных видов возрастает по мере увеличения сомкнутости крон деревьев верхнего яруса (табл. 1, рис. 56). Та-



**Рис. 5.** Соотношение межу показателем сомкнутости крон деревьев основных пород, инвазибельностью сообществ травяно-кустарничкового яруса S/N (a) и относительной конкурентоспособностью чужеродных видов Sa/ESa (б).

ким образом, в условиях низкой инсоляции в фитоценозах рощи произрастает относительно небольшое число как чужеродных, так и аборигенных видов, однако первые при отсутствии выраженного угнетения со стороны доминантов живого напочвенного покрова успешнее осваивают пространство.

#### Заключение

В настоящее время чужеродная фракция флоры Хостинской тисо-самшитовой рощи насчитывает 58 видов, из которых 25 видов деревьев и кустарников (в основном натурализовавшиеся интродуценты), 28 видов травянистых растений и кустарничков, 4 вида лиан. Из них в естественных фитоценозах рощи наиболее широко распространены Duchesnea indica и Phytolacca americana, в меньшей степени - Bidens frondosa, Solidago canadensis, Pueraria lobata, Wisteria Trachycarpus fortunei, Ailanthus altissima, Ficus carica, Laurus nobilis, Conyza canadensis, Erigeron annuus, Symphyotrichum graminifolium, Microstegium japonicum. B pyдеральных сообществах, по обочинам дорог, вблизи построек расселяются Acalypha australis, Paspalum dilatatum, Galinsoga parviflora. Остальные виды на территории рощи встречаются единично и с незначительным покрытием.

В составе придорожных рудеральных фитоценозов из окрестностей Хостинской тисо-самшитовой рощи дополнительно отмечено ещё 13 чужеродных видов растений, которые в дальнейшем могут распространиться по её территории. Среди них особенно стоит отметить агрессивные инвазионные виды Bidens bipinnata (по официальным данным, отсутствующий на территории Евразийского экономического союза), Helianthus tuberosus, Ipomoea purpurea.

На пробных площадках Хостинской тисо-самшитовой рощи (400 м²) в настоящее время произрастает в среднем 3 (1–8) чужеродных вида растений травяно-кустарничкового яруса (около 23% от общего видового богатства), на микроплощадках -0.5 (0.13–2.04) видов (19% от общего числа). Наибольшее число как чужеродных, так и аборигенных

видов растений на микроплощадках и пробных площадках отмечено при средних показателях сомкнутости крон деревьев верхнего яруса (от 0.4 до 0.7). Данные лесные сообщества, характеризующиеся достаточно благоприятным уровнем инсоляции в нижнем ярусе и относительно слабой конкуренцией со стороны доминантов напочвенного покрова, одновременно наиболее инвазибельны. При более низкой и высокой сомкнутости крон, вероятно, вследствие ограничения со стороны абиотического (низкая инсоляция) и биотического (высокая конкуренция со стороны доминантов растительного покрова) барьеров, под полог погибших самшитников внедряется меньшее число как аборигенных, так и чужеродных видов растений. При этом наибольшей относительной конкурентоспособностью чужеродные виды обладают в сообществах с высокой сомкнутостью крон деревьев, где из-за низкой освещённости в травяном ярусе отсутствуют хорошо выраженные доминанты.

Таким образом, в настоящее время распространение чужеродных видов растений по территории рощи в существенной степени определяется сомкнутостью крон деревьев главных пород, обусловливающей уровень инсоляции напочвенного яруса, проективное покрытие живого напочвенного покрова и степень доминирования в них определенных видов. Дальнейшее развитие сукцессионных процессов в лесных экосистемах Хостинской тисо-самшитовой рощи и связанное с ним возможное изменение данных параметров (например, благодаря интенсивному развитию подроста и кустарникового яруса) могут привести к изменению характера распространения чужеродных видов. Полученные нами результаты являются основой для проведения мониторинга рассмотренных выше процессов.

#### Финансирование работы

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (рос-

сийский Западный и Центральный Кавказ)», а также при финансовой поддержке гранта РФФИ 18-04-00961.

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

#### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели // Новые технологии. 2009. № 2. С. 89–93.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа // Российский журнал биологических инвазий. 2012. Т. 5. № 2. С. 2–15. [Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Zagurnaya Yu.S. Relative competitive of adventive plants in herbaceous communities of the Western Caucasus // Russian journal of biological invasions. 2012. Vol. 3. Issue 4. P. 235–242].
- Акатова Т.В., Акатов В.В. Распространение адвентивных видов растений в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 84–109.
- Акатова Ю.С., Резчикова О.Н., Грабенко Е.А. Отклик биоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи на гибель самшита колхидского // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на Западном Кавказе. Мат. Международ. конф. Нальчик, 2019. С. 94–95.
- Дворецкая Е.В. Влияние природно-климатических факторов на обилие и распределение подроста самшита колхидского // Лесоведение. 2010. № 4. С. 27–33.
- Дворецкая Е.В. Характеристика древостоев Buxus colchica и их состояние с 2005 по 2009 год // Труды Сочинского национального парка. 2016. Вып. 7. С. 41–53.
- Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза. 2019 (Электронный ресурс) // (https://vniikr.ru/edinyij-perechen-karantinnyix-obektov-evrazijskogo-ekonomicheskogo-soyuza). Проверено 30.12.2019.
- Загурная Ю.С., Акатов В.В., Акатова Т.В. Инвазии адвентивных видов в растительные сообщества Хостинской тисо-самшитовой рощи // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. 2013. Вып. 20. С. 258–266.

- Литвинская С.А., Савченко М.Ю. К вопросу об инвазивности флоры Западного Кавказа // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 23–35.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Неронов В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе европейской России: Методическое пособие. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 139 с.
- Резчикова О.Н. Характер возобновления Taxus baccata на Западном Кавказе // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия Естественно-математические и технические науки. 2017. Т. 3, вып. 206. С. 88–94.
- Рыбак Е.А. Общая характеристика климата и климатообразующих факторов района исследований // Труды Сочинского национального парка. 2016. Вып. 7. С. 26–31.
- Семагина Р.Н. Растительность колхидских субтропических лесов Сочинского побережья Кавказа // Труды Кавказского государственного заповедника. 1990. Вып. 14. С. 33–44.
- Солтани Г.А. Адвентивная арборифлора Сочинского Причерноморья // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2016. № 1. С. 42–55.
- Солтани Г.А., Рыбак Е.А. Прогнозирование направления сукцессии самшитников черноморского побережья Кавказа // Социальные, экономические, технологические и экологические аспекты устойчивого развития регионов России. Мат. Всерос. научн. конф. Сочи: Оптима, 2018. С. 275–281.
- Цвигун Н.Е., Тимухин И.Н. Видовой состав инвазийных растений тисо-самшитовой рощи // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Мат. V конф. молодых учёных. Сочи, 2004. С. 94–118.
- Цымбал Г.С., Трубачёва Т.А. К анализу флоры Хостинской тисо-самшитовой рощи Кавказского биосферного заповедника // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Мат. научно-технич. конф. СПб.: СПбГЛТУ, 2016. С. 177–179.
- Adigbli D.M., Anning A.K., Adomako J.K., Fosu-Mensah B.Y. Effects of *Broussonetia papyrifera* invasion and land use on vegetation characteristics in a tropical forest of Ghana // Journal of Forestry Research. 2019. Vol. 30. Issue 4. P. 1363–1373. https://doi.org/10.1007/s11676-018-0691-9
- Akatov V.V., Akatova T.V. Saturation and invasion resistance of non-interactive plant communities // Russian Journal of Ecology. 2010. Vol. 41. № 3. P. 229–236.
- Anderson C.B., Lencinas M.V., Wallem P.K., Valenzuela A.E.J., Simanonok M.P., Pastur G.M. Engineering by an invasive species alters landscape-level ecosystem function, but does not affect biodiversity in freshwater systems // Diversity and Distributions. 2013. Vol. 20. Issue 2. P. 214–222. https://doi.org/10.1111/ddi.12147
- Badano D., Caracciolo D., Mariotti M., Raineri V. Destruction of a protected habitat by an invasive alien species:

- the case of *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) in the box tree formations of Liguria (North-West Italy) (Lepidoptera: Crambidae) // SHILAP. 2019. Vol. 47. Issue 185. P. 87–95.
- Barrios-Garcia M.N., Classen A.T., Simberloff D. Disparate responses of above- and belowground properties to soil disturbance by an invasive mammal // Ecosphere. 2014. Vol. 5(4). Art. 44. P. 1–13.
- Bras A., Avtzis D.N., Kenis M., Li H., Vétek G., Bernard A., Courtin C., Roussele J., Roques A., Auger-Rozenberg M.-A. A complex invasion story underlies the fast spread of the invasive box tree moth (*Cydalima perspectalis*) across Europe // Journal of Pest Science. 2019. Vol. 92. Issue. 3. P. 1187–1202. https://doi.org/10.1007/s10340-019-01111-x
- Eisenhauer N., Partsch S., Parkinson D., Scheu S. Invasion of a deciduous forest by earthworms: changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation // Soil Biology and Biochemistry. 2009. Vol. 39. *P*. 1099–1110. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.12.019
- Kenis M., Auger-Rozenberg M.-A., Roques A., Timms L., Péré Ch., Cock M.J.W., Settele J., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Ecological effects of invasive alien insects // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 21–45. https://doi.org/10.1007/s10530-008-9318-y
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Transformation of taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four-eyed fir bark beetle Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. Issue 2. P. 94–108. https://doi.org/10.1134/S2075111715020058
- Leuthardt F.L.G., Baur B. Oviposition preference and larval development of the invasive moth *Cydalima perspectalis* on Five European Box-Tree Varieties // Journal of Applied Entomology. 2013. Vol. 137. P. 437–444.
- Liebhold A.M., Brockerhoff E.G., Kalisz S., Nuñez M.A., Wardle D.A., Wingfield M.J. Biological invasions in forest ecosystems // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. *P*. 3437–3458. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1458-5
- Lovett G.M., Canham C.D., Arthur M.A., Weathers K.C., Fitzhugh R.D. Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in Eastern North America // Bio-Science. 2006. Vol. 56. Issue 5. P. 395–405. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0395:FERTEP]2.0. CO:2
- Mitchell R., Chitanava S., Dbar R., Kramarets V., Lehtijärvi A., Matchutadze I., Mamadashvili G., Matsiakh I., Nacambo S., Papazova-Anakieva I., Sathyapala Sh., Tuniyev B., Vétek G., Zukhbaia M., Kenis M. Identifying the Ecological and Societal Consequences of a Decline in *Buxus* forests in Europe and the Caucasus // Biological Invasions. 2018. Vol. 20, Issue 12. P. 3605–362. https://doi.org/10.1007/s10530-018-1799-8
- Nacambo S., Leuthardt F.L.G., Wan H., Li H., Haye T., Baur B., Weiss R.M., Kenis M. Development Characteristics of the Box-tree Moth *Cydalima perspectalis* and its Potential Distribution in Europe // Journal of Applied

- Entomology. 2014. Vol. 138. Issue 1–2. P. 14–26. https://doi.org/10.1111 / jen.12078
- Nagy A., Szarukán I., Csabai J., Molnár A., Molnár B.P., Kárpáti Z., Tóth M. Distribution of the Box Tree Moth (*Cydalima perspectalis* Walker 1859) in the North-Eastern Part of the Carpathian Basin with a New Ukrainian Record and Hungarian Data // EPPO Bulletin. 2017. Vol. 47(2). P. 279–282. https://doi.org/10.1111/epp.12384
- Nunez-Mir G.C., Liebhold A.M., Guo Q., Brockerhoff E.G., Jo I., Ordonez., Fei S. Biotic resistance to exotic invasions: its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. P. 3287–3299. https://doi.org/10.1007/ s10530-017-1413-5
- Økland B., Erbilgin N., Skarpaas O., Christiansen E., Långström B. Inter-species interactions and ecosystem effects of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles // Biological Invasions. 2011. Vol. 13. P. 1151–1164. https://doi.org/10.1007/s10530-011-9957-2
- Price M.F, Gratzer G., Duguma L.A., Kohler Th., Maselli D., Romeo R. Mountain forests in a changing world-realizing values, addressing challenges. Rome: FAO/MPS and SDC, 2011. 84 p.
- Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U., Vilà M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment // Global Change Biology. 2012. Vol. 18. P. 1725–1737. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x
- Rai P.K. Paradigm of plant invasion: multifaceted review on sustainable management // Environmental Monitoring and Assessment. 2015. Vol. 187. P. 759. https://doi.org/10.1007/s10661-015-4934-3
- Shearer B.L., Crane C.E., Fairman R.G., Dunne C.P. Ecosystem dynamics altered by pathogen-mediated changes following invasion of woodland and *Eucalyptus marginata* forest biomes of south-western Australia by *Phytophthora cinnamomi* // Australasian Plant Pathology. 2009. Vol. 38. Issue 4. *P.* 417–436. https://doi.org/10.1071/AP09018
- The Plant List. (Electronic resource) // (http://www.the-plantlist.org). Accessed 27.12.2019.
- Tuniyev B.S., Timukhin I.N. Species composition and comparative-historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea coast (Russia) // Nature Conservation Research. 2017. Vol. 2. Issue 4. P. 2–25.
- Wardle D.A., Peltzer D.A. Impacts of invasive biota in forest ecosystems in an aboveground–belowground context // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. Issue 11. P. 3301–3316. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1372-x
- Wood J., Dickie I.A., Moeller H.V., Peltzer D.A., Bonner K.I., Rattray G., Wilmshurst J.M. Novel interactions between non-native mammals and fungi facilitate establishment of invasive pines // Journal of Ecology. 2015. Vol. 103. P. 121–129. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12345

# DISTRIBUTION OF PLANT ALIEN SPECIES IN FOREST COMMUNITIES OF KHOSTA YEW-BOXWOOD GROVE OF THE CAUCASUS STATE NATURAL BIOSPHERE RESERVE AFTER DESTRUCTION OF *BUXUS COLCHICA* POJARK

© 2020 Pshegusov R.H.\*, Chadaeva V.A.\*\*

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences, Nalchik 360051, Russia

e-mail: \*p rustem@inbox.ru; \*\*v chadayeva@mail.ru

In the early stages of succession processes caused by the destruction of *Buxus colchica*, 58 species of alien plants have been noted on the territory of the Khosta yew-boxwood grove, 14 of which introduces actively into natural forest communities. The number of alien flora species growing on test plots (400 m²) is 1–8 (8–57% of total species richness). The largest number of alien species has been noted in forest communities with tree crowns density of the upper forest layer from 0.4 to 0.7. The lower forest layer of such communities has formed under conditions of relatively good illumination and a relatively low projective cover of dominants. At that, alien species are most competitive in forest communities with a high tree crowns density, where, due to low illumination, there are no well-defined dominants in the lower layer.

**Key words**: Khosta yew-boxwood grove, *Cydalima perspectalis*, invasibility, saturation of phytocenoses.