

УДК 581.554[633.2:630.182](470.6)

ББК 42.23+28.58

А-38

Акатов Валерий Владимирович, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и защиты окружающей среды экологического факультета Майкопского государственного технологического факультета, e-mail: akatovmgti@mail.ru.

Акатова Татьяна Владиславовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Кавказского государственного природного биосферного заповедника, г. Майкоп.

Ескина Татьяна Григорьевна, кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры лесохозяйственных дисциплин экологического факультета Майкопского государственного технологического факультета.

ФАКТОРЫ АДВЕНТИВИЗАЦИИ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА: АНАЛИЗ НА ОСНОВЕ НУЛЕВОЙ МОДЕЛИ

Анализируются факторы адвентивизации травяных фитоценозов Западного Кавказа. Для этого использована простая математическая модель. В ее основе лежат два предположения: 1) о стохастичности процессов иммиграции и вымирания видов на участках сообществ; 2) об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов. Объекты изучения: растительные сообщества прирусловых отмелей и полей однолетних культур, залежей, полян и остепненных лугов. Результаты показали, что уровень насыщенности травяных сообществ Западного Кавказа адвентивными видами связан с совокупным действием нескольких факторов и его нельзя объяснить на основе одной гипотезы.

Ключевые слова: адвентивные виды, растительные сообщества, видовой фонд, видовая полночленность, конкурентоспособность, Западный Кавказ.

Akatov Valery Vladimirovich, Dr.Biol.Sci., the professor of the department of ecology and environmental protection at the ecological faculty, Maikop State Technological University, e-mail: akatovmgti@mail.ru.

Akatova Tatyana Vladislavovna, Cand.Biol.Sci., the senior research worker of the Caucasian state natural biospheric reserve, Maikop.

Eskina Tatyana Grigorevna, Cand.Biol.Sci., the senior assistant of the department of forestry disciplines at the ecological faculty, Maikop State Technological University.

ADVENTIVE FACTORS OF GRASSY SPECIES IN THE WESTERN CAUCASUS: ANALYSIS ON THE BASIS OF ZERO MODEL

Adventive factors of grassy phytocenosis in the Western Caucasus are analyzed. The simple mathematical model is used for this purpose. Two assumptions are the basis of it. The first one is about stochasticity of immigration processes and extinction of species in some parts. The second one is about ecological equivalence of aboriginal and adventive species. The objects of studying are vegetative kingdom of river-bed banks, fields of annual crops, fallow lands, glades and steppe meadows. According to the results the level of saturation with adventive species in the Western Caucasus is connected with some factors in common and it cannot be explained only by one hypothesis.

Keywords: adventive species, vegetative kingdom, specific fund, specific completeness, competitiveness, the Western Caucasus.

Адвентивизация растительного покрова может иметь серьезные последствия, как для аборигенных видов растений регионов-реципиентов, так и для здоровья и экономического благополучия их населения. Поэтому факторы, определяющие интенсивность этого процесс, активно обсуждается экологами в последние годы [1, 2, 3]. В данной работе представлен один из вариантов ее решения. Для этого мы использовали простую математическую модель, в основе которой лежат предположения о стохастичности процессов иммиграции и вымирания видов на участках сообществ, а также об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов. Такие модели принято называть нулевыми [4]. В качестве объекта исследований были выбраны травяные сообщества низкогорной и среднегорной зон Западного Кавказа, в разной степени насыщенные адвентивными видами.

Объекты и методы сбора фактического материала

В работе использован фактический материал, собранный на Западном Кавказе в бассейнах рек Белая, Киша, Малая Лаба, Шепси, Псеуапсе, Шахе, Западный Дагомыс, Сочи, Хоста и Мзымта. Объектами анализа явились:

1. Открытые растительные сообщества (группировки) нижнегорных прирусловых отелей. Реки: Белая, Шепси, Псеуапсе и Западный Дагомыс; высота над ур. м.: 70-200 м; константные виды: *Polygonum persicaria* L., *Setaria glauca* (L.) P.Beauv., *Setaria viridis* (L.) P.Beauv., *Medicago lupulina* L., *Lolium rigidum* Gaudin, *Crepis setosa* Hall. fil.); наиболее распространенные адвентивные виды: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Bidens frondosa* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* L., *Euphorbia nutans* Lagasca., *Oenothera biennis* L.

2. Открытые растительные сообщества (группировки) прирусловых отелей среднегорного пояса. Реки: Белая и Малая Лаба; высота над ур. м.: 440-900 м; константные виды: *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel. s.l., *Leontodon hispidus* L., *Setaria viridis*, *Medicago lupulina*; наиболее распространенные адвентивные виды: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* L., *Oenothera biennis* L.

3. Сообщества полей (500-680 м) и остепненных лугов (200-300 м), используемых под сенокосение или выпас (бассейны рек Белая и Киша). В сообществах остепненных лугов доминируют *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng и *Festuca valesiaca* Gaudin; в сообществах полей наиболее часто встречаются – *Agrostis marschalliana* Seregin, *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L.; наиболее распространенные адвентивные виды: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* L., Lagasca., *Helianthus annuus* L.

4. Сегетальные сообщества полей однолетних культур (пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои). Бассейн реки Белая; высота 200 м над ур. м; константные виды: *Convolvulus arvensis* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Elytrigia repens* (L.) Nevski s.l., *Chenopodium polyspermum* L.; наиболее распространенные адвентивные виды: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Asclepias syriaca* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* L., Lagasca., *Oxalis stricta* L., *Solidago canadensis* L.

5. Сообщества залежей. Бассейн реки Белая; высота 200 м над ур. м; константные виды: *Agrimonia eupatoria* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Daucus carota* L., *Elytrigia repens*; наиболее распространенные адвентивные виды: *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* L., Lagasca., *Oxalis stricta* L.

Описания выполнялись на площадках 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывались 20 площадок по 0,5 м². На каждой маленькой площадке оценивали общее проективное покрытие растений и отмечали виды. Общее число выбранных и описанных участков составило 132, в том числе на прирусловых отелях нижнегорного пояса – 38, прирусловых отелях среднегорного пояса – 26, на полянах и остепненных лугах – 20, полях – 25, залежах – 23.

На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей: P_a – общее число адвентивных видов растений выявленных в сообществах определенных типов; S_a – среднее число видов адвентивных растений на площадках 0,5 м²; S – среднее число всех видов растений на площадках 0,5 м²; N_a – число видов адвентивных растений на площадках 15 м²; N – общее число видов на площадках 15 м². Характеристику N мы рассматривали в качестве актуального (ценотического) видового фонда для участков сообществ 0,5 м²

Методы анализа

Предположим, что видовое богатство небольших (локальных) участков растительных сообществ является результатом стохастических процессов иммиграции и вымирания видов, а также что аборигенные и адвентивные виды сообществ (актуальных видовых фондов) равноценны с точки зрения их способностей к расселению и выживанию на этих участках. В этом случае доля адвентивных видов на локальных участках сообществ должна быть пропорциональна их доле в видовых фондах этих сообществ [4], а значит, число таких видов на участках может быть определено по формуле:

$$S_a = N_a(S/N),$$

где N – число видов в видовом фонде, S – локальное богатство, N_a – число адвентивных видов в видовом фонде, S_a – число адвентивных видов на локальном участке.

При этом следует обратить внимание, что в данном уравнении соотношение S/N отражает относительный уровень полночленности видовых фондов, а, соответственно, и самих сообществ: чем меньше размер их видовых фондов по отношению к их локальному богатству (а, соответственно, по отношению к видовой емкости среды), тем ниже уровень их полночленности [5, 6].

Кроме того, если локальная конкурентоспособность аборигенных и адвентивных видов в среднем примерно равна, то ожидаемое (то есть рассчитанное на основе этой модели) число адвентивных видов на участках сообществ (ES_a) должно хорошо соответствовать фактическому (S_a) или, по крайней мере, учитывая влияние случайных процессов, число случаев, когда ожидаемые значения будут выше фактических, должно быть примерно равно числу случаев с обратным соотношением значений данных характеристик. Напротив, если адвентивные виды в сообществах характеризуются в среднем более высокой или, наоборот, более низкой конкурентоспособностью, по сравнению с аборигенными, то следует ожидать, преимущественно, либо более высокого, либо более низкого фактического числа инородных видов на участках по сравнению с расчетным. Таким образом, данная модель позволяет нам рассмотреть три фактора потенциально способные влиять на уровень насыщенности сообществ адвентивными видами: число адвентивных видов в видовых фондах акцепторных сообществ, их относительную локальную конкурентоспособность и уровень полнотности сообществ. Для оценки роли факторов N_a и S/N в варьировании S_a были использованы методы простого и множественного регрессионного анализа (Елисеева, Юзбашев, 2002). Для тестирования правомерности предположения об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов мы использовали метод χ^2 . Уровень относительной локальной конкурентоспособности адвентивных видов оценивался через S_a/ES_a . Анализ данных проводился с использованием программ Microsoft Excel и Statistica.

Результаты и обсуждение

Результаты исследований представлены в таблицах 1-4. В таблице 1 представлены средние значения параметров N_a , S/N и S_a ; и пределы их варьирования. Как следует из этой таблицы, наиболее высокое локальное видовое богатство адвентивных растений (S_a) выявлено в сообществах полей и залежей, наиболее низкое – в группировках нижнегорных прирусловых отмелей (табл. 1).

Таблица 1 - Характеристика растительных сообществ Западного Кавказа, использованных в качестве объектов анализа

Сообщества	нижнегорных отмелей	среднегорных отмелей	полей	залежей	лугов
Высота над ур. моря (м)	70-200	440-900	200	200	200-680
Проективное покрытие (%)	1-25	1-25	40-100	70-100	59-100
P_a	18	7	17	14	8
N_a	3.24 (1-7)	2.07 (1-4)	3.88 (1-9)	3.26 (1-5)	2.35 (1-5)
S_a	0.61 (0.1-1.6)	0.88 (0.2-2.5)	1.91 (0.2-3.6)	1.89 (1.0-3.4)	1.04 (0.1-2.6)
N	17.95 (7-33)	19.46 (15-31)	20.32 (11-34)	27.70 (21-41)	30.05 (16-46)
S	4.41 (1.9-8.4)	4.55 (3.0-8.5)	7.89 (4.5-12.8)	11.17 (5.1-17.7)	12.85 (6.9-19.5)
S/N	0.26 (0.16-0.39)	0.22 (0.17-0.35)	0.40 (0.32-0.56)	0.40 (0.24-0.61)	0.43 (0.31-0.61)
К-во описаний	38	26	25	23	20

Обозначения: P_a – общее число адвентивных видов растений, выявленных в сообществах определенных типов; S_a – среднее число адвентивных видов на площадках 0.5 м^2 ; S – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м^2 ; N_a – число адвентивных видов на площадках 15 м^2 ; N – общее число видов на площадках 15 м^2 ; + – виды с низкой и средней встречаемостью, ++ – виды с высокой встречаемостью.

В таблице 2 представлены результаты анализа зависимости числа адвентивных видов растений на небольших участках (S_a) от их числа в актуальных видовых фондах (N_a) и уровня полнотности этих фондов (S/N). Как видно из таблицы, рассматриваемые факторы оказывают существенное (статистически значимое) совокупное влияние на S_a , и могут объяснить более 50% варьирования значений этого параметра применительно ко всему набору данных. Причем вклад факторов N_a и S/N в это варьирование примерно одинаков. Совокупный вклад рассматриваемых факторов в варьирование S_a применительно к сообществам каждого типа также значителен: для сообществ лугов и отмелей он составляет более 60%, залежей – более 50%, полей – более 40%. Влияние фактора S/N на число адвентивных видов на локальных участках более значительно в более полнотных фито группировках отмелей, а фактора N_a – в менее полнотных сообществах полей, залежей и лугов.

Таблица 2 - Зависимость числа адвентивных видов растений на участках сообществ (S_a) от их числа в актуальных видовых фондах (N_a) и уровня видовой полноты сообществ (S/N)

Сообщества:	n	Факторы	Коэффициент корреляции		Beta	R^2
			r	R		
всех местообитаний	132	N_a	0.563**	0.740**	0.530**	0.576
		S/N	0.631**		0.479**	
нижнегорных отмелей	38	N_a	0.600**	0.793**	0.497**	0.628
		S/N	0.625**		0.528**	
среднегорных отмелей	26	N_a	0.609**	0.796**	0.392*	0.633
		S/N	0.709**		0.556**	
полей однолетних культур	25	N_a	0.648**	0.656**	0.699**	0.481
		S/N	0.192		0.116	
залежей	23	N_a	0.588*	0.759**	0.728**	0.576
		S/N	0.297		0.500*	
полян и остепненных лугов	20	N_a	0.728**	0.776**	0.707**	0.602
		S/N	0.324		0.269	

Обозначения: n – количество описаний; r – парный коэффициент корреляции (Пирсона); R – коэффициент множественной корреляции; R^2 – коэффициент множественной детерминации; Beta – стандартизированный коэффициент регрессии (standart regression coefficient), позволяющий сравнивать относительный вклад каждой независимой переменной (фактора) в предсказание зависимой переменной; уровень достоверности: ** – <0.001 , * – <0.01 .

В таблице 3 представлены результаты сопоставления фактических значений S_a с ожидаемыми (ES_a), то есть с рассчитанными на основе уравнения 2 и фактических значений параметров N_a и S/N . Как следует из этой таблицы, ожидаемое число адвентивных видов на небольших участках сообществ полян и остепненных лугов, а также сеgetальных ценозов полей однолетних культур не существенно (статистически не значимо) отличается от фактического, что может свидетельствовать о близкой в среднем конкурентной способности аборигенных и адвентивных видов на этих местообитаниях. При этом, нельзя не отметить, что в ценозах полей число случаев, когда соотношение S_a/ES_a оказалось более единицы превысило число случаев, когда это соотношение оказалось менее единицы, а в сообществах лугов и полян – наоборот.

Таблица 3 - Результаты проверки предположения об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов

Сообщества:	n	S_a/ES_a	Варианты		χ^2
			$S_a > ES_a$	$S_a < ES_a$	
нижнегорных отмелей	38	0.660	6	32	17.78 (<0.001)
среднегорных отмелей	26	1.854	20	6	7.54 (<0.01)
полей однолетних культур	25	1.365	16	9	1.96
залежей	23	1.588	21	2	15.69 (<0.001)
полян и остепненных лугов	20	0.985	7	13	0.90

Обозначения: n – количество описаний; S_a – среднее фактическое число адвентивных видов на площадках $0,5 \text{ м}^2$; ES_a – среднее ожидаемое число адвентивных видов на площадках $0,5 \text{ м}^2$; цифры в скобках – уровень достоверности критерия χ^2 .

На участках сообществ залежей фактическое число адвентивных видов превысило ожидаемое в среднем на 60%, что может свидетельствовать об их более высокой конкурентоспособности в таких ценозах по сравнению с аборигенными видами. При этом, число случаев превышения значений S_a над ES_a по сравнению с обратной ситуацией для этих сообществ оказалось статистически значимым. Очень существенное превышение S_a над ES_a выявлено нами для фито группировок прирусловых отмелей среднегорного пояса. Дело в том, что с увеличением высоты над уровнем моря в группировках прирусловых отмелей сокращается доля видов, характерных для открытых местообитаний (нарушенных участков, сельскохозяйственных угодий и собственно отмелей) и, соответственно, возрастает доля видов, попавших на отмели из сомкнутых сообществ (лесов, лугов и т.д.), которые существенно проигрывают адвентивным видам с точки зрения способностей к заселению и закреплению на часто нарушаемых песчаных или галечниковых субстратах. Что касается низкогорных отмелей, то, как следует из наших данных, населяющие их аборигенные виды растений являются более адаптированными к таким местообитаниям, чем адвентивные.

Таблица 4 - Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа

Сообщества:	Факторы:		
	уровень полночленности сообществ (S/N)	число адвентивных видов в видовом фонде (N_d)	конкуренетоспособность адвентивных видов относитель- но аборигенных (S_d/ES_d)
нижегорных отмелей			
среднегорных отмелей	0.26	<u>3.24</u>	0.66
полей однолетних куль- тур	0.22	2.07	<u>1.85</u>
залежей	<u>0.40</u>	<u>3.88</u>	<u>1.36</u>
полян и остепненных лу- гов	<u>0.40</u>	<u>3.26</u>	<u>1.59</u>
	<u>0.43</u>	2.35	0.99

Примечание: подчеркнуты значения параметров (факторов), благоприятствующие инвазиям адвентивных видов в сообщества.

В таблице 4 представлены итоговые результаты нашего анализа. Из нее видно, что высокая адвентивизация сообществ полей и залежей связана со значительным числом адвентивных видов в их видовых фондах, низким уровнем полночленности этих ценозов и более высокой локальной конкурентоспособностью адвентивных видов по сравнению с аборигенными. Напротив, низкую степень адвентивизации сообществ полян и остепненных лугов можно объяснить относительно небольшим числом адвентивных видов в регионе, способных произрастать на их участках и эффективно конкурировать здесь с аборигенными видами за пространство и ресурсы. Относительно небольшое число адвентивных видов на участках низкогорных отмелей связано с относительно низкой степенью (по сравнению с аборигенными видами) их адаптации к условиям данных местообитаний и высоким уровнем полночленности отмельных сообществ. Фитогруппировки прирусловых отмелей среднегорного пояса характеризуются более низкой локальной насыщенностью адвентивными видами по сравнению с сообществами полей и залежей из-за более высокого уровня их видовой полночленности и небольшого числа адвентивных видов, проникающих в среднегорный пояс. Но они все же менее устойчивы к инвазиям таких видов, по сравнению с ценозами низкогорных отмелей, из-за низкой адаптированности к открытым каменистым субстратам составляющих их аборигенных видов.

Таким образом, как следует из результатов наших исследований, видовое богатство адвентивных растений на участках различных травяных сообществ Западного Кавказа определяется совокупным действием нескольких факторов, благоприятствующих или не благоприятствующих их инвазиям, что свидетельствует в пользу точки зрения о невозможности объяснения феномена инвазibility на основе какой-то одной гипотезы [2].

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

Литература:

1. Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London. 1958. 181 p.
2. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. №6. С. 500-508.
3. Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // Progress in Physical Geography. 2006. V. 30. №3. P. 409-431.
4. Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // Ecology. 2004. Vol. 85. №12. P. 3215-3222.
5. Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. №2. С. 112-121.
6. Akatov V., Chefranov S., Akatova T. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecology. 2005. Vol. 181. №1. P. 9-22.
7. Елисева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика, 1996. 368 с.