

УДК 581.554

О ПОТЕНЦИАЛЕ ИНВАЗИБЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

В.В. Акатов¹, Т.В. Акатова², Т.Г. Ескина²

¹Майкопский государственный технологический университет, Майкоп, e-mail: akatovmgti@mail.ru

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп

Выполнен анализ соотношения между проективным покрытием травостоя, видовым богатством, уровнем полночленности и обилием адвентивных видов в травяных сообществах нижнегорной и среднегорной зон Западного Кавказа. Обнаружено, что более полночленные сообщества характеризуются меньшим обилием адвентивных видов растений. Эти данные были использованы для оценки потенциала инвазиебельности высокогорных фитоценозов Западного Кавказа.

Ключевые слова: адвентивные виды, травяные сообщества, проективное покрытие, видовое богатство, встречаемость, видовая полночленность, инвазиебельность, Западный Кавказ

На Западном Кавказе в настоящее время наиболее высокой степенью адвентивизации характеризуются нижнегорные нарушенные ценозы. По нашим данным большинство адвентивных видов не поднимаются выше 1000 м над ур. м.; некоторые из них достигают высоты 1800 м и лишь один вид – *Matricaria suaveolens* (Pursh) Vuchenaus – был обнаружен в субальпийском поясе. Аналогичная картина наблюдается и в других горных системах мира (Montserrat et al., 2007), хотя случаи проникновения адвентивных видов в субальпийский и альпийский пояса, в том числе и в ненарушенные сообщества, также имеют место (Wiser, Allen, 2000; Johnston, Pickering, 2001; Dullinger et al., 2003; Cavieres et al., 2005). Однако ситуация может измениться в будущем из-за расширения эколого-ценотического спектра адвентивных видов, например, в результате завоза новых пород скота. В связи с этим представляют интерес два вопроса: 1) какие факторы определяют устойчивость сообществ к инвазиям адвентивных видов? 2) какова инвазиебельность еще не затронутых этим процессом высокогорных сообществ Западного Кавказа? В настоящей публикации мы попытаемся ответить на первый вопрос на примере нижнегорных и среднегорных фитоценозов Западного Кавказа, в разной степени насыщенных адвентивными видами, а затем оценить на этой основе потенциал инвазиебельности высокогорных сообществ.

Методы сбора фактического материала. Анализ факторов адвентивизации нижнегорных

и среднегорных сообществ был выполнен на основе фактического материала, собранного 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 и среднегорных прирусловых отмелей рек Белая, Малая Лаба, Шепси, Псеуапсе и Западный Дагомыс; 2) сообщества полей и остепненных лугов, используемых под сенокосение или выпас (бассейны рек Белая и Киша); 3) сообщества полей однолетних культур: пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои (бассейн реки Белая); 4) сообщества залежей (бассейн реки Белая). Описания этих сообществ выполняли на площадках 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывались 20 площадок по 0.5 м². На большой и маленьких площадках отмечали виды и глазомерно оценивали общее проективное покрытие растений (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее). Общее число описанных больших площадок составило 128, в том числе на прирусловых отмелях низкогорного пояса – 38, прирусловых отмелях среднегорного пояса – 26, на полянах и остепненных лугах – 16, полях – 25, залежах – 23.

Сбор фактического материала по высокогорным растительным сообществам и группировкам проводился в течение 1986-2004 годов в бассейнах рек Белая, Пшеха, Большая и Малая Лаба, Большой Зеленчук и Уруп на высокогорных массивах Главного, Бокового и Передового

хребтов. Описания сомкнутых фитоценозов альпийских лугов и пустошей (2000-3000 м над ур. м.) и субальпийских среднетравных лугов (1800-2700 м) производили на однородных участках сообществ с площадью до 1 га. В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 и 0,5 м² фиксировались виды растений, оценивалось общее проективное покрытие травостоя. На основе собранного таким способом фактического материала для каждого участка было определено среднее число видов на площадках 16 и 0,5 м². Общее количество описанных участков альпийских лугов и пустошей составило 48, среди которых 29 расположены в пределах ядра Кавказского государственного природного биосферного заповедника и в последние десятилетия не испытывали воздействия выпаса домашнего скота, а 19 находятся вне заповедника или в пределах его биосферного полигона и длительный период времени использовались в качестве летних пастбищ (хр. Абишир-Ахуба, бассейн р. Уруп; склоны гор Магишо и Прогонная, бассейн р. Большая Лаба; хр. Солонцовый, бассейн р. Малая Лаба; склоны гор Оштен, Абадзеш и Нагой-Чук, бассейны рек Белая и Пшеха). Общее количество описанных участков субальпийских лугов составило 41, среди которых на изолированных высокогорных массивах – 12, на неизолированных – 32, в том числе 22 расположены в пределах ядра Кавказского заповедника, 7 находятся за его пределами или в составе его биосферного полигона и использовались в качестве пастбищ (хр. Абишир-Ахуба, бассейн р. Большой Зеленчук; склоны хр. Абадзеш-Мрзыкао, бассейн р. Белая).

Описания открытых растительных сообществ (группировок) подвижных и неподвижных осыпей, морен, щебнистых и каменистых склонов и вторично обнаженных субстратов альпийского пояса (2300-2800 м) выполнялись на площадках 25 м², в пределах которых регулярным способом закладывались 10 площадок по 0,5 м². Общее число выбранных и описанных участков составило 133, в том числе на подвижных осыпях – 34, неподвижных первично-обнаженных субстратах – 73, вторично-обнаженных субстратах – 28.

На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей: Cov – общее проективное покрытие растений на больших участках; P_a – число адвентивных видов растений в видовых фондах сообществ; S – среднее число всех видов растений на площадках 0,5 м²; S_a – среднее число адвентивных видов растений на этих площадках; N – общее число видов на площадках 15 (16 или 25) м²; N_n

– число аборигенных видов растений на площадках 15 м²; F_a – суммарная встречаемость адвентивных видов на площадках 0,5 м² в пределах больших участков (в долях).

Результаты исследований и их обсуждение.

Факторы инвазивности нижнегорных и среднегорных растительных сообществ. К настоящему времени выявлено значительное число факторов, определяющих устойчивость растительных сообществ к внедрению адвентивных видов. Среди них наибольшее внимание привлекают три: частота нарушений, видовое богатство и уровень полнотности сообществ. Так, многочисленные наблюдения показывают, что наибольшее число адвентивных видов растений произрастает в периодически нарушаемых открытых сообществах (Миркин, Наумова, 2002). Считается, что это может быть связано с появлением на них время от времени неиспользованных ресурсов (Davis et al., 2000) или низким уровнем конкуренции между видами (Миркин, Наумова, 2002). В соответствии с гипотезой Элтона, чем выше видовое богатство ценозов и тем выше степень использования ресурсов и уровень межвидовой конкуренции и тем ниже вероятность внедрения в них адвентивных видов (Elton, 1958). Следует отметить, однако, что проверка этой гипотезы не дала однозначных результатов (Brown, Peet, 2003; Herben et al., 2004). В целом же, факторы среды, обуславливающие высокую видовую емкость сообществ, чаще являются благоприятными и для инородных видов (Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pysek, 2006). Кроме того, результаты количественных экспериментов показали, что неполное использование ресурсов может наблюдаться как в бедных, так и в богатых видами ценозах (Moore et al., 2001). Поэтому можно ожидать, что более инвазивными должны быть не маловидовые, а менее полнотные сообщества (Работнов, 1983).

Собранный фактический материал позволяет нам определить, какой из данных факторов оказывает наибольшее влияние на обилие адвентивных видов в травяных фитоценозах Западного Кавказа. Так, если нарушения растительных сообществ действительно облегчают инвазии, то следует ожидать отрицательной зависимости между проективным покрытием травостоя (Cov) и суммарной встречаемостью адвентивных видов на их участках. Наличие отрицательной корреляции между параметрами S и F_a может свидетельствовать в пользу гипотезы видового богатства Элтона, а положительной – о правомерности тезиса, что условия среды, обуславливающие высокую видовую ем-

кость сообществ, являются благоприятными и для иноземных видов. В качестве показателя исходного уровня видовой полночленности сообществ (то есть до проникновения в них адвентивных видов) можно использовать соотношение S/N_n , которое отражает соотношение между видовой емкостью и видовым фондом сообществ: чем меньше значения S/N_n , тем выше уровень видовой полночленности (Акатов и др., 2009). Соответственно, если уровень полночленности сообществ оказывает существенное влияние на обилие (встречаемость) адвентивных видов на крупных участках, следует ожидать положительной зависимости значений F_a от S/N_n .

Общее число адвентивных видов, присутствующих в описаниях изученных нами нижнегорных и среднегорных сообществ или выявленных рядом с пробными площадками, составило 26. Из них около половины видов (58%) являются растениями первых стадий восстановительных сукцессий (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Bidens frondosa* L., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* L., *Euphorbia nutans* Lagasca, *Galinsoga parviflora* Cav. и др.), остальные – выходцы из культуры (сельскохозяйственные, технические, декоративные растения) (*Helianthus annuus* L., *Secale cereale* L. и др.). Из таблицы 1 следует, что наибольшее число адвентивных видов выявлено в сегетальных сообществах и на низкогорных прирусловых отмелях рек (17 и 18 соответственно); наименьшее – на среднегорных прирусловых отмелях и в сообществах остепненных лугов и полян (7 и 8) (табл. 1).

Результаты анализа факторов варьирования суммарной встречаемости адвентивных видов в сообществах разных типов представлены на рисунке. Из него следует, что проективное покрытие травостоя оказывает преимущественно положительное влияние на F_a ($r = 0.523$, $R^2 = 0.274$, $n = 138$, $P < 0.001$), что противоречит мнению о более высокой инвазibilityности часто нарушаемых сообществ с низкой сомкнутостью травостоя. Из рисунка также видно, что F_a в целом положительно зависит от видового богатства сообществ (S) ($r = 0.499$, $R^2 = 0.249$, $n = 138$, $P < 0.001$). Это может свидетельствовать в пользу точки зрения, что условия среды более благоприятны и для адвентивных. Причем, как следует из рисунка, положительное влияние S на F_a выражено в сообществах со значениями S менее 7 ($r = 0.564$, $R^2 = 0.318$, $n = 76$, $P < 0.001$) и фактически отсутствует в более богатых видами сообществах ($r = 0.02$, $R^2 = 0.0004$, $n = 62$). Наконец, обилие аборигенных видов в растительных сообществах отрицательно зависит от уровня полночленности этих сообществ, который, как видно из таблицы 1, варьирует в широких пределах. Относительно высоким уровнем этого показателя характеризуются фитогруппировки отмелей, средним и низким - сообщества полей, залежей и лугов. Расчеты показывают, что соотношение S/N_n применительно ко всему набору данных определяет варьирование F_a примерно на 30% ($r = 0.573$, $R^2 = 0.328$, $n = 138$, $P < 0.001$). Это немного, однако, выше, чем другие количественно измеряемые факторы.

Таблица 1. Характеристика нижнегорных и среднегорных 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
F_a	0.6 (0.1-1.6)	0.9 (0.2-2.5)	1.9 (0.2-3.6)	1.9 (1.0-3.4)	1.0 (0.1-2.6)
Cov	8 (5-20)	12 (5-25)	80 (40-100)	90 (70-100)	90 (50-100)
S	4.3 (1.9-8.4)	4.9 (3.0-8.5)	7.9 (4.5-12.8)	11.2 (5.1-17.7)	12.8 (4.9-19.5)
S/N_n	0.29 (0.19-0.49)	0.26 (0.19-0.41)	0.50 (0.38-0.65)	0.45 (0.28-0.67)	0.47 (0.34-0.66)
Число описаний	38	26	25	23	16

Обозначения: P_a – общее число адвентивных видов растений, выявленных в сообществах определенных типов; F_a – суммарная встречаемость адвентивных видов на площадках 0.5 м^2 в пределах участков 15 м^2 ; S – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м^2 ; N_n – аборигенных видов на площадках 15 м^2 . В скобках – пределы варьирования значений параметров.

Обычно связь между уровнем полнотности сообществ и их насыщенностью инвазивными видами объясняют наличием неиспользованных ресурсов и более низкой интенсивностью конкурентных отношений между видами за эти ресурсы в неполнотных сообществах (Работнов, 1983; Sax, Brown, 2000; Mooge et al., 2001). Однако, как было показано нами ранее, для объяснения данного феномена не обязательно прибегать к анализу интенсивности межвидовых взаимодействий (Акатов и др., 2009). Для этого вполне достаточно представлений об экологической равноценности инвазивных и аборигенных видов и

стохастичности процессов их иммиграции и вымирания на участках сообществ. В этом случае число инвазивных видов на конкретных участках сообществ будет определяться их соотношением с числом аборигенных видов в видовых фондах этих сообществ, а их среднее обилие – соотношением общего числа видов к числу особей на участках. Так как оба соотношения всегда относительно ниже в более полнотных ценозах, следует ожидать и более низкое общее (суммарное) обилие инвазивных видов в таких сообществах (Акатов и др., 2009).

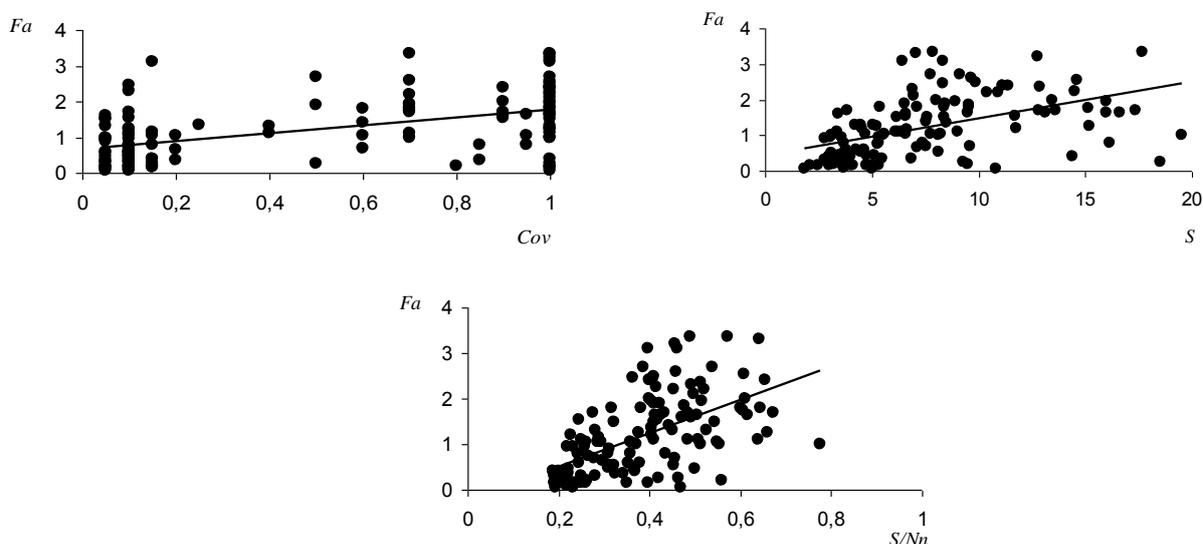


Рисунок. Соотношение между проективным покрытием (Cov), видовым богатством (S), уровнем полнотности (S/N_n) и суммарной встречаемостью адвентивных видов растений (F_a) в травяных сообществах Западного Кавказа.

Потенциал инвазивности высокогорных фитоценозов. Итак, мы выяснили, что инвазивность сообществ в наибольшей степени определяется их видовой полнотностью, которая, в свою очередь, отражает соотношение между их видовой емкостью и видовым фондом. Поэтому для оценки потенциала инвазивности высокогорных фитоценозов мы сопоставили значения S/N_n для их участков с критическим значением этого параметра, выявленным для более низко расположенных ценозов. Как видно из рисунка, в качестве такого критического значения можно использовать $S/N_n = 0.4$. В таблице 2 представлены средние значения S/N_n для каждого типа сообществ и соотношение числа участков со значениями этого показателя выше и ниже 0.4. О высокой инвазивности сообществ должно свидетельствовать преобладание участков с S/N_n выше, а о низкой – ниже критического уровня.

Оценивая перспективы адвентивизации разных растительных сообществ, необходимо также учитывать, что она в значительной мере будет определяться числом адвентивных видов в регионе, способных произрастать в тех или иных условиях или сообществах (Hierro et al., 2005; Richardson, Pysek, 2006). В нашем случае – в условиях тех или иных высокогорных сообществ. В частности, из-за больших возможностей для трансконтинентального переноса семян, лидирующие позиции в адвентивизации растительного покрова регионов в настоящее время занимают эксплеренты, большинство из которых на своей родине являются видами начальных стадий восстановительных сукцессий. Поэтому и в акцепторных регионах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах (Rejmanek et al., 2005). Соответственно, если данная тенденция продолжится и в будущем, то в высокогорья будут проникать пре-

имущественно виды открытых местообитаний, для которых наиболее подходящими будут условия нарушенных участков (и в первую очередь вторично обнаженные субстраты). При этом, как следует из данных, представленных в таблице 2, нарушенные (вторично обнаженные) субстраты высокогорной зоны должны характеризоваться более высокой устойчивостью к адвентивным видам по сравнению, например, с сегетальными ценозами нижнегорья. По этому признаку они близки к группировкам отместей нижнегорного и среднегорного поясов. Общим для этих сообществ является относительно невысокая видовая емкость на небольших участках (абиотический барьер для адвентивных видов) и значительный по отношению к ней размер видового фонда, в формировании которого

участвует большое число видов из окружающих данные местообитания растительных сообществ (биотический барьер). Сообщества подвижных и неподвижных осыпей, морен, щебнистых склонов и других типов первично-обнаженных субстратов высокогорной зоны характеризуются низкой видовой емкостью как и вторично обнаженные субстраты, но в отличие от последних – небольшим видовым фондом. Поэтому, если адвентивные виды по своим эколого-биологическим особенностям будут способны произрастать в условиях этих местообитаний (то есть преодолеть абиотический барьер), то устойчивость самих ценозов к их инвазиям будет не выше, чем у сегетальных сообществ.

Таблица 2. Сопоставление потенциала инвазивности растительных сообществ Западного Кавказа

Сообщества	n	S/N _a (пределы)	Число (доля, %) участков с:	
			S/N _a > 0.4	S/N _a < 0.4
нижнегорных отместей	38	0.29 (0.19-0.49)	7 (19)	30 (81)
среднегорных отместей	26	0.26 (0.19-0.41)	2 (8)	24 (92)
полей однолетних культур	25	0.50 (0.38-0.65)	21 (84)	4 (16)
залежей	23	0.45 (0.28-0.67)	19 (83)	4 (17)
полян и остепненных лугов	16	0.47 (0.34-0.66)	14 (75)	4 (25)
подвижных осыпей	34	0.47 (0.12-0.97)	23 (68)	11 (32)
неподвижных первично-обнаженных субстратов	73	0.42 (0.15-0.87)	40 (55)	33 (45)
вторично-обнаженных субстратов	26	0.35 (0.16-0.70)	7 (27)	19 (73)
альпийских лугов и пустошей:				
- ненарушенных	29	0.65 (0.44-0.81)	29 (100)	0 (0)
- нарушенных	19	0.64 (0.50-0.82)	19 (100)	0 (0)
субальпийских лугов:				
- неизолированных и ненарушенных	22	0.48 (0.38-0.58)	20 (91)	2 (9)
- изолированных	12	0.53 (0.49-0.61)	12 (100)	0 (0)
- нарушенных	7	0.49 (0.44-0.54)	7 (100)	0 (0)

В случае расширения эколого-ценотического спектра инородных видов, можно ожидать, что в будущем в высокогорье инвазиям подвергнутся и сомкнутые фитоценозы. В связи с этим следует обратить внимание на то, что сообщества субальпийских лугов с рассматриваемых нами позиций, по меньшей мере, не более устойчивы к внедрению адвентивных видов, чем сообщества залежей, полей однолетних культур или остепненных лугов. Причем, среди сообществ субальпийских лугов наиболее высокими значениями S/N_n , а следовательно и потенциалом инвазивности, характеризуются фитоценозы обособленных (островных) высокогорных массивов.

По-видимому, наибольшим потенциалом инвазивности среди высокогорных сообществ, как следует из наших данных, должны обладать фитоценозы альпийских лугов и пустошей. Относительно высокие значения соот-

ношения S/N_n у этих сообществ можно объяснить небольшим размером особей растений, положительно влияющим на локальное богатство, а также относительно низким уровнем полнотности этих сообществ, обусловленным влиянием изоляции и исторических процессов (эволюционной молодостью), которые были обсуждены нами ранее (Акатов, 1999; Акатов и др., 2003).

Антропогенные нарушения, например, выпас домашнего скота, снижая или увеличивая видовую емкость среды (в зависимости от их силы и частоты), могут изменить уровень полнотности и, соответственно, потенциал инвазивности высокогорных сообществ. Однако, как следует из таблицы 2, воздействие выпаса домашнего скота на субальпийские и альпийские луга и пустоши не привело к существенному изменению баланса между видовой емкостью сообществ и числом произрастающих

в них видов и, соответственно, не следует ожидать дополнительного роста их уязвимости к внедрению чужеродных видов по этой причине.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48360, 00-04-48802, 07-04-00449).

ЛИТЕРАТУРА

Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп, 1999. 114 с.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полнотности и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 4. С. 328-340.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полнотности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 4. С. 308-317.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 500-508.

Работнов Т.А. Фитоценология. М. Изд-во МГУ. 1983. 296 с.

Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invisibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. Vol. 84, № 1. P. 32-39.

Cavieres L.A., Quiroz C.L., Molina-Montenegro M.A., Munoz A.A., Pauchard A. Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 7. P. 217-226.

Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // J. Ecol. 2000. Vol. 88. P. 528-536.

Dullinger S., Dirnbock T., Grabherr G. Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria // Arct. Antarct Alp. Res. 2003. Vol. 35. P. 434-441.

Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London. 1958. 181 p.

Johnston F.M., Pickering C.M. Alien plants in the Australian Alps // Mount. Res. Devel. 2001. Vol. 21. P. 284-291.

Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // Ecology. 2005. Vol. 86. № 7. P. 1848-1855.

Herben T., Mandak B., Bimova K., Monzbergova Z. Invasibility and species richness of community: a neutral model and a survey of published data // Ecology. 2004. Vol. 85. № 12. P. 3223-3233.

Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // Journal of Ecology. 2005. Vol. 93. P. 5-15.

Montserrat V., Joan P., Xavier F. Regional assessment of plant invasions across different habitat types // J. Veg. Science. 2007. Vol. 18. P. 35-47.

Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // Oikos. 2001. Vol. 94. P. 303-314.

Réjmanek M., Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // In: van der Maarel (eds), Vegetation ecology. Oxford: Blackwell. 2005. P. 332-355.

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.

Sax D.F., Brown J.H. The paradox of invasion // Global Ecology and Biogeography. 2000. Vol. 9. P. 363-371.

Wiser S., Allen R. *Hieracium lepidulum* invasion of indigenous ecosystems // Conservatiun Advisory Science Notes. 2000. № 278.

ON INVASIBILITY POTENTIAL OF THE ALPINE PLANT COMMUNITIES IN THE WESTERN CAUCASUS

Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G.

The relationship between the cover, local species richness, species saturation and abundance of the invasive plants in low and middle altitude grass communities of the Western Caucasus was studied. It was found that establishment by a new (invasive) species was more difficult in saturated communities. This result was used for estimation of invasibility potential of the alpine and subalpine plant communities in the Western Caucasus.