

# ОТНОСИТЕЛЬНАЯ КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2012 Акатов В.В.<sup>1</sup>, Акатова Т.В.<sup>2</sup>, Ескина Т.Г.<sup>2</sup>, Загурная Ю.С.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Майкопский государственный технологический университет,  
Майкоп 385000, Первомайская, 191 [akatovmgti@mail.ru](mailto:akatovmgti@mail.ru)

<sup>2</sup> Кавказский государственный природный биосферный заповедник,  
Майкоп 385000, Советская, 187

Поступила в редакцию 29.08.2011

Анализируется относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных фитоценозах Западного Кавказа. Для этого использована простая математическая модель:  $S_a = N_a(S/N)$ , где  $N$  – число видов на участке сообщества площадью 15 м<sup>2</sup>,  $S$  – число видов на участке сообщества 0.5 м<sup>2</sup>,  $N_a$  – число адвентивных видов на 15 м<sup>2</sup>,  $S_a$  – число адвентивных видов на 0.5 м<sup>2</sup>. 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. Если адвентивные виды в сообществах характеризуются более высокой или, напротив, более низкой конкурентоспособностью относительно аборигенных, то следует ожидать более высокое или более низкое их фактическое число на 0.5 м<sup>2</sup> по сравнению с рассчитанным на основе этой модели. В качестве объектов изучения использовали сообщества нижнегорных и среднегорных прирусловых отмелей рек, лесных полян, остепненных лугов, полей однолетних культур, залежей и травяного яруса нижнегорных лесов. Результаты свидетельствуют о разной конкурентоспособности адвентивных растений в разных травяных фитоценозах Западного Кавказа.

**Ключевые слова:** адвентивные виды, конкурентоспособность, травяные сообщества, Западный Кавказ.

## Введение

В последние годы было предложено большое число объяснений, почему одни растительные сообщества менее устойчивы к инвазиям инородных видов (более инвазибельны), чем другие. Среди них наиболее известны гипотезы видового богатства [Elton, 1958], флуктуирующих ресурсов [Davis et al., 2000; 2005], видовой неполноценности сообществ [Работнов, 1983; Sax, Brown, 2000; Davis et al., 2005; Акатов и др., 2009 и др.]. При тестировании этих и других гипотез обычно предполагается, что аборигенные и адвентивные виды растений равноценны с точки зрения их способностей к расселению и выживанию в изученных ценозах.

Безусловно, данное предположение является упрощенным, однако, в какой степени, остается неясным. Так, с одной стороны, во многих работах обращается внимание на то, что энергичное расселение инородных видов в регионах обусловлено их конкурентными преимуществами перед аборигенными [Виноградова, 2003, 2008; Овчаренко, Золотухин, 2003; Васильева, Папченков, 2011, и др.]. Они могут заключаться в более высокой семенной продуктивности, темпах прорастания семян и роста, в более высокой экологической пластичности и эффективности использования ресурсов, в отсутствии в новой среде опасных для них фитофагов и паразитов и т. д.

[Миркин, Наумова, 2002; Виноградова, 2003, 2008]. С другой стороны, из-за больших возможностей для трансконтинентального переноса семян лидирующие позиции в адвентивизации растительного покрова многих регионов занимают однолетники, большинство из которых на своей родине являются видами начальных стадий восстановительных сукцессий. Соответственно, и в акцепторных регионах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах [Réjmánek et al., 2005]. Поэтому более низкая степень адвентивизации других (сомкнутых) сообществ может быть связана не с их устойчивостью к инвазиям вообще, а с более высокой конкурентоспособностью составляющих их преимущественно многолетних видов растений по сравнению с однолетними инородными видами. Наконец, в соответствии с нейтралистской концепцией организации сообществ, распространение и долговременное присутствие в сообществах тех или иных видов, в том числе и адвентивных, не обязательно свидетельствует об их успешности как конкурентов по сравнению с другими видами, достаточно и экологического сходства [Гиляров, 2010].

Таким образом, вопрос об относительной конкурентной способности адвентивных видов растений в разных типах растительных сообществ, скорее всего, не имеет однозначного ответа. В данной работе мы предприняли попытку его количественного анализа на примере травяных фитоценозов Западного Кавказа.

### **Объекты и методы исследований**

#### *Объекты исследований*

Объектами исследований явились травяные сообщества и травяной ярус лесных фитоценозов Западного Кавказа. Фактический материал был собран в период с 2005 по 2009 г. в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Киша, Пшиш, Псекупс (северный макросклон) и Шепси, Псецуапсе, Западный Дагомыс,

Сочи, Хоста, Мацеста, Мзымта (южный макросклон). Были описаны открытые растительные сообщества (группировки) низкогорных и среднегорных прирусловых отмелей рек южного и северного макросклонов, сообщества среднегорных полей и низкогорных остепненных лугов, используемых под сенокосение или выпас; сообщества полей однолетних культур (пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои) и залежей, травяной ярус предгорных и низкогорных прирусловых лесов северного и южного макросклонов.

Фитогруппировки прирусловых отмелей нижнегорного пояса были описаны вдоль рек Шепси, Псецуапсе, Западный Дагомыс и Белая в пределах высот 70–200 м над уровнем моря. Общее проективное покрытие на всех участках этих местообитаний не превышает 25%. Из константных видов отметим следующие: *Polygonum persicaria* L., *Setaria pumila* (Poiret) Schult. [= *S. glauca* P. Beauv.], *S. viridis* (L.) P. Beauv., *Medicago lupulina* L., *Ambrosia artemisiifolia* и др. Число видов на площади 15 м<sup>2</sup> варьирует от 7 до 33. Группировки прирусловых отмелей среднегорного пояса (450–900 м) были описаны вдоль рек Белая и Малая Лаба. Их общее покрытие на участках не превышает 25%. Из константных и наиболее обильных видов для этого типа местообитаний отметим следующие: *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *Leontodon hispidus* L., *Pyrethrum parthenifolium* Willd., *Epilobium montanum* L., *Prunella vulgaris* L., подрост (0.1–0.5 м высотой) *Salix alba* L. и *S. purpurea* L. Число видов на площади 15 м<sup>2</sup> – 14–31.

Описания сообществ остепненных лугов были выполнены в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря. Они характеризуются доминированием аборигенных видов *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng и *Festuca valesiaca* Gaudin и высоким постоянством как аборигенных

(*Agrimonia eupatoria* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium arvense* L., *Convolvulus arvensis* L., *Centaurea micrantha* S.G. Gmelin, *Chondrilla juncea* L. и др.), так и некоторых адвентивных (*Erigeron annuus*) видов. Проективное покрытие этих сообществ составляет 50–100%. В описанных сообществах полян, расположенных в пределах широколиственных и смешанных лесов (600–680 м), хорошо выраженных доминантов нет. Относительно высоким постоянством характеризуются: *Agrostis stolonifera* L., *Prunella vulgaris* L., *Potentilla erecta* L., *Salvia verticillata* L., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Erigeron annuus*. Общее покрытие – 98–100%. Видовое богатство сообществ остепненных лугов и полян составило 19–46 видов на 15 м<sup>2</sup>.

Сегетальные сообщества полей однолетних культур (пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои) были описаны в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря. Общее видовое богатство группировок в среднем составило 20.2 вида на 15 м<sup>2</sup>, что близко к значениям данного показателя на прирусловых отмелях; напротив, число видов на площадках 0.5 м<sup>2</sup> (7.9) на полях выше, чем на отмелях (4.4–4.9). Константными аборигенными видами являются: *Convolvulus arvensis*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Chenopodium polyspermum* L., *Polygonum minus* Hudson. Сообщества залежей также были описаны в бассейне реки Белая на высоте около 200 м над уровнем моря. Их видовое богатство сходно с сообществами полян и остепненных лугов и выше, чем в сообществах отмелей и полей. Среди аборигенных видов явные доминанты практически отсутствуют, к константным видам относятся *Agrimonia eupatoria* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Daucus carota* L., *Elytrigia repens*.

Описания травяного яруса пойменных лесов северного макросклона были выполнены в

бассейнах рек Белая, Пшиш и Псекупс в пределах высот от 100 до 300 м над уровнем моря. Исследованием были охвачены ивово-тополевые сообщества с доминированием *Salix alba* L., *Populus nigra* L. и *P. alba* L., ольховые с доминированием *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner и/или *Alnus incana* (L.) Moench и с участием некоторых адвентивных видов деревьев (*Morus alba*, *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*), дубово-ясеневые с доминированием *Quercus robur* L. и *Fraxinus excelsior* L., кленово-ясеневые с *Acer campestre* L. и *Fraxinus excelsior*. Сомкнутость древесного яруса на описанных участках варьировала от 0.2 до 0.8; проективное покрытие травяного покрова от 5 до 90%. Явные доминанты на пробных площадках отсутствовали, высокое обилие имела *Rubus caesius* L., высокую встречаемость: *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P.Beauv., *Viola hirta* L., *Geum urbanum* L. и *Clematis vitalba* L., а также некоторые адвентивные виды – *Amorpha fruticosa*, *Erigeron annuus*, *Solidago canadensis*, *Bidens frondosa*, *Parthenocissus quinquefolia*. Общее число видов на учетных площадках варьировало от 5 до 45.

Описания травяного яруса прирусловых лесов южного макросклона с доминированием *Carpinus betulus* L., *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre* и значительным участием *Buxus colchica* Pojark., а также с доминированием *Alnus glutinosa*, *Populus alba*, *Pterocarya pterocarpa* (Michaux) Kunth ex Dippels и *Ailanthus altissima* были выполнены вдоль берегов рек Мзымта, Хоста, Мацеста и Сочи в интервале высот от 50 до 300 м над уровнем моря. Сомкнутость древостоя в районе площадок варьировала от 0.4 до 0.8, проективное покрытие травяного яруса от 5 до 95%. Хорошо выраженные доминанты отсутствуют. Константные виды – *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P. Beauv., *Aegopodium podagraria* L., *Galeobdolon luteum* Hudson, *Circaea lutetiana* L., *Glechoma hederacea* L., *Hedera colchica* C. Koch. Общее число

видов сосудистых растений на пробных площадках варьировало от 19 до 48; число адвентивных видов от 1 до 7.

#### *Методы сбора фактического материала*

Описания выполняли на площадках размером 15 м<sup>2</sup>, в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м<sup>2</sup>. На большой и маленьких площадках отмечали виды растений (травянистые и подрост деревьев и кустарников высотой до 25 см), глазомерно оценивали общее проективное покрытие растений (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее) и проективное покрытие конкретных видов с использованием балльной шкалы (1 балл – вид представлен 1–3 особями; 2 – покрытие 1–5%, 3 – 6–15%, 4 – 16–25%, 5 – 26–50%, 6 – 51–75%, 7 – 76–100%). Описания выполняли только на участках с присутствием адвентивных видов растений. Общее число описаний составило 187, из них на прирусловых отмелях низкогорного пояса – 38, прирусловых отмелях среднегорного пояса – 26, на полянах и остепненных лугах – 16, полях однолетних культур – 25, залежах – 35, в травяном ярусе прирусловых лесов северного макросклона – 28, южного – 19.

На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей:  $S$  – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м<sup>2</sup>;  $S_a$  и  $S_n$  – среднее число адвентивных и аборигенных видов растений на этих площадках;  $N$ ,  $N_a$  и  $N_n$  – общее число, число адвентивных и аборигенных видов растений на площадках 15 м<sup>2</sup>;  $P_a$  – общее число адвентивных видов растений, встреченных на всех описанных площадках в пределах определенного типа местообитаний.

#### *Методы анализа*

Если предположить, что видовое богатство небольших участков растительных сообществ является результатом стохастических процессов

иммиграции и вымирания видов, а также, что аборигенные и адвентивные виды равноценны с точки зрения их способностей к расселению и выживанию (то есть экологически эквивалентны), то соотношение между числом видов этих групп на небольших участках сообществ и в их видовых фондах должно быть одинаковым [Fridley et al., 2004]. В соответствии с этим предположением, доля адвентивных видов от общего числа видов в видовых фондах сообществ (или на их значительных по площади участках) должна быть равна их доле на небольших участках. Тогда число адвентивных видов на этих (небольших) участках может быть определено по формуле:  $S_a = N_a(S/N)$ , где  $N$  – число видов в видовом фонде или на большом участке сообщества,  $S$  – число видов на малом участке сообщества,  $N_a$  – число адвентивных видов в видовом фонде (на большом участке),  $S_a$  – число адвентивных видов на малом участке.

Если локальная конкурентоспособность аборигенных и адвентивных видов в сообществах в среднем примерно равна, то рассчитанное на основе этой модели (то есть ожидаемое) число адвентивных видов на участках сообществ ( $ES_a$ ) должно хорошо соответствовать фактическому ( $FS_a$ ) или, по крайней мере, учитывая влияние случайных процессов, число случаев, когда значения  $ES_a$  будут выше  $FS_a$ , 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 адвентивных видов на участках по сравнению с расчетным. Для тестирования правомерности предположения об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов мы использовали

метод  $\chi^2$ . Уровень относительной локальной конкурентоспособности адвентивных видов оценивался через  $FS_a/ES_a$ .

Относительная конкурентоспособность оценивалась в среднем для всех адвентивных видов растений, попавших в описания, а также для их групп, выделенных по способу заноса и жизненной форме растений: 1 – травянистые ксенофиты (непреднамеренно занесенные, преимущественно сорные травянистые растения),

2 – травянистые эргазиофиты (одичалые культурные травянистые растения и интродуценты), 3 – древесные эргазиофиты (одичалые культурные древесные растения и интродуценты) [по: Миркин, Наумова, 1998]. Характеристика изученных сообществ, а также значения показателей, отражающих относительную конкурентоспособность в них адвентивных видов растений разного происхождения и жизненной формы, представлены в таблицах 1–3.

**Таблица 1.** Общая характеристика травяных сообществ Западного Кавказа, использованных в качестве объектов анализа

Сообщества	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	16	38	26	25	23	28	19
Высота над ур. моря (м)	200–680	70–200	440–900	180–220	180–220	100–300	50–300
Проективное покрытие (среднее и предельные значения, %)	91 (50–100)	9 (5–15)	12 (5–25)	80 (40–100)	90 (70–100)	47.5 (5–90)	50 (5–95)
Число адвентивных видов	5	9	5	16	18	14	13
Ксенофиты (травянистые виды) (1)							
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	II (22)	V (29)	II (37)	V (88)	V (48)	I (5)	I (1)
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.	V (59)	I (18)	IV (13)	III (48)	V (73)	V (12)	II (5)
<i>Erigeron canadensis</i> L.	I (22)	III (22)	V (63)	II (23)	II (44)	I (6)	
<i>Oxalis stricta</i> L.	III (46)			I (19)	III (33)		II (8)
<i>Bidens frondosa</i> L.		II (25)	I (5)	I (5)	I (50)	III (10)	II (2)
<i>Xanthium californicum</i> Greene		II (12)		I (15)	I (20)		
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.		I (8)		I (15)	I (100)		
<i>Euphorbia nutans</i> Lagasca		II (11)					
<i>Scrophularia peregrina</i> L.		I (9)					
<i>Oenothera biennis</i> L.			II (41)			II (3)	
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.				I (5)			
<i>Acalypha australis</i> L.				I (38)			II (10)
<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter				III (34)	I (50)		
<i>Amaranthus albus</i> L.					I (37)		
<i>Paspalum thunbergii</i> Kunth ex Steudel					I (10)		

Эргазиофиты (травянистые виды) (2)							
<i>Asclepias syriaca</i> L.	I (3)			I (43)	II (57)		
<i>Helianthus annuus</i> L.				III (35)			
<i>Helianthus tuberosus</i> L.				I (10)	I (100)	I (9)	
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.				I (10)	I (30)		
<i>Solidago canadensis</i> L.				I (5)	II (80)	III (7)	
<i>Abutilon theophrasti</i> Medikus					I (38)		
<i>Silphium perfoliatum</i> L.					I (100)		
<i>Secale cereale</i> L.					I (5)		
<i>Echinocystis lobata</i> (Michaux) Torrey et Gray						I (1)	
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke							V (15)
<i>Phytolacca americana</i> L.							II (4)
Эргазиофиты (древесные виды) (3)							
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.		I (6)		I (25)			
<i>Amorpha fruticosa</i> L.						II (13)	
<i>Morus nigra</i> L.					I (30)	I (6)	
<i>Acer negundo</i> L.						II (13)	
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.						I (2)	
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.						I (9)	I (1)
<i>Morus alba</i> L.						I (1)	II (5)
<i>Ailanthus altissima</i> (Miller) Swingle							I (5)
<i>Ficus carica</i> L.							I (2)
<i>Hydrangea macrophylla</i> (Thunb. ex Murr.) Ser.							I (1)
<i>Trachycarpus fortunei</i> H. Wendl.							I (3)

*Примечание.* Сообщества: 1 – остепненных лугов и среднегорных лесных полян; 2 – нижнегорных прирусловых отмелей рек; 3 – среднегорных прирусловых отмелей рек; 4 – полей однолетних культур; 5 – залежей; 6 – травяной ярус прирусловых лесов северного макросклона; 7 – травяной ярус прирусловых лесов южного макросклона.

Римские цифры в поле таблицы – постоянство видов на площадках 15 м<sup>2</sup>, арабские в скобках – их средняя встречаемость на площадках 0.5 м<sup>2</sup> в пределах площадок 15 м<sup>2</sup>, в %.

**Таблица 2.** Значения параметров, характеризующих изученные сообщества

Сообщества	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	16	38	26	25	35	28	19
$N$	29.9	18.1	20.9	20.2	27.7	27.6	29.7
$N_n$	27.9	14.9	18.7	16.4	23.8	23.9	26.6
$N_a$	2.0	3.2	2.2	4.2	3.9	3.7	3.2
$N_{a1}$	-	-	-	3.0	3.0	1.9	1.0
$N_{a2}$	-	-	-	1.2	0.9	0.75	1.4
$N_{a3}$	-	-	-	-	-	1.0	0.8
$S$	12.8	4.4	4.9	7.9	11.7	6.4	9.2
$S_n$	11.9	3.8	4.0	6.0	9.6	4.9	8.1
$S_a$	0.9	0.6	0.9	2.0	2.1	1.5	1.1
$S_{a1}$	-	-	-	1.7	1.5	0.8	0.3
$S_{a2}$	-	-	-	0.3	0.6	0.3	0.7
$S_{a3}$	-	-	-	-	-	0.5	0.1

Сообщества: 1 – остепненных лугов и среднегорных лесных полян; 2 – нижнегорных прирусловых отмелей рек; 3 – среднегорных прирусловых отмелей рек; 4 – полей однолетних культур; 5 – залежей; 6 – травяной ярус прирусловых лесов северного макросклона; 7 – травяной ярус прирусловых лесов южного макросклона.

Показатели:  $S$  и  $N$  – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 и 15 м<sup>2</sup>; соответственно;  $S_n$  и  $N_n$  – среднее число аборигенных видов растений на 0.5 и 15 м<sup>2</sup>;  $S_a$ ,  $S_{a1}$ ,  $S_{a2}$ ,  $S_{a3}$  и  $N_a$ ,  $N_{a1}$ ,  $N_{a2}$ ,  $N_{a3}$  – среднее число адвентивных видов растений на этих площадках (а – в целом, а<sub>1</sub> – травянистых ксенофитов, а<sub>2</sub> – травянистых эргазиофитов, а<sub>3</sub> – древесных эргазиофитов).

**Таблица 3.** Результаты проверки предположения об экологической эквивалентности аборигенных и адвентивных видов травянистых растений

Сообщества:	Группы адвентиков	$n$	$FS_a/ES_a$	Варианты		$\chi^2$
				$FS_a > ES_a$	$FS_a < ES_a$	
полян и остепненных лугов	a(a <sub>1</sub> )	20	1.0	7	13	0.90
нижнегорных отмелей	a(a <sub>1</sub> )	38	0.7	6	32	8.90 (<0.01)
среднегорных отмелей	a(a <sub>1</sub> )	26	1.9	20	6	3.77 (<0.05)
полей однолетних культур	a	25	1.3	17	8	3.24 (<0.1)
	a <sub>1</sub>	25	1.6	21	4	11.56 (<0.001)
	a <sub>2</sub>	17	0.7	5	12	2.88 (<0.1)
залежей	a	35	1.3	34	1	31.11 (<0.001)
	a <sub>1</sub>	35	1.2	24	11	4.83 (<0.05)
	a <sub>2</sub>	23	1.8	18	5	7.35 (<0.01)

травяной ярус лесов (северный макросклон)	a	28	2.1	25	3	17.29 (<0.001)
	a <sub>1</sub>	24	1.9	17	7	4.17 (<0.05)
	a <sub>2</sub>	18	1.4	11	7	0.89
	a <sub>3</sub>	15	2.5	13	2	8.07 (<0.01)
травяной ярус лесов (южный макросклон)	a	19	1.2	12	7	1.32
	a <sub>1</sub>	10	0.7	3	7	1.6
	a <sub>2</sub>	19	2.0	15	4	6.37 (<0.02)
	a <sub>3</sub>	14	0.4	1	11	10.29 (<0.01)

Обозначения:  $n$  – число 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  $\chi^2$ ; группы адвентивных видов:  $a_1$  – случайно занесенные травянистые виды,  $a_2$  – «беженцы из культуры» (травянистые виды),  $a_3$  – «беженцы из культуры» (древесные виды),  $a$  – в целом.

Относительную роль факторов  $N_a$ ,  $S$  и  $N$  в варьировании числа адвентивных видов на площадках  $0.5 \text{ м}^2$  в изученных растительных сообществах ( $S_a$ ) определяли с использованием метода множественного регрессионного анализа [Елисеева, Юзбашев, 1996]. Вклад каждого из этих факторов в предсказание зависимой переменной оценивали на основе коэффициента раздельной детерминации ( $d^2$  – равен произведению парного коэффициента корреляции определенного фактора на его *Beta*-коэффициент), их суммарный вклад – на основе коэффициента множественной детерминации ( $R^2$ ). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

### Результаты и обсуждение

Общее число адвентивных видов растений, попавших в описания, составило 37, в том числе ксенофитов – 15, травянистых эргазиофитов – 11, древесных эргазиофитов – 11 (табл. 1). Родиной большинства из непреднамеренно занесенных растений является Северная Америка (67%), 3 вида были занесены из тропической и Южной Америки, и по одному виду из Юго-Восточной Азии и районов Средиземноморья. Среди одичавших травянистых культурных растений также преобладают выходцы из Северной Америки (7 видов, 64%), 2 вида своим происхождением связаны

с Юго-Восточной Азией, и 2 вида имеют средиземноморско-малоазиатские корни. В составе древесных эргазиофитов 5 (45%) – североамериканские виды, 4 (36%) завезены из Японии и Китая и 2 (18%) – из Передней Азии. Относительную конкурентоспособность адвентивных видов растений разного происхождения и жизненной формы рассмотрим отдельно для каждого типа сообщества.

*Сообщества остепненных лугов и полей.* Всего в этих сообществах было выявлено 5 адвентивных видов: *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus*, *Erigeron canadensis*, *Oxalis stricta*, *Asclepias syriaca*, среди которых большинство (кроме *Asclepias syriaca*) относятся к группе ксенофитов. Среднее число таких видов на площадках  $0.5$  и  $15 \text{ м}^2$  также очень мало (табл. 2). Как следует из таблицы 2, ожидаемое число адвентивных видов на небольших участках сообществ полей и остепненных лугов 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 следует отметить, что число случаев, когда соотношение  $FS_a/ES_a$  оказалось менее единицы, превысило число случаев с  $FS_a/ES_a > 1$ , что свидетельствует не в пользу адвентивных видов.



*Фитоагрегации прирусловых отмелей нижнегорного пояса.* Общее число адвентивных видов, попавших в описания, составило 9. В основном это ксенофиты. Относительно часто на участках нижнегорных отмелей кроме *Ambrosia artemisiifolia*, встречались *Erigeron canadensis* и *Bidens frondosa*. Среднее число адвентивных видов на площадках 0.5 м<sup>2</sup> даже меньше, чем на участках луговых фитоценозов (табл. 2). Как следует из таблицы 3, населяющие низкогорные отмели аборигенные виды растений в среднем являются более адаптированными к таким местообитаниям, чем адвентивные.

*Фитоагрегации прирусловых отмелей среднегорного пояса.* Здесь было выявлено только 5 адвентивных видов растений (*Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Bidens frondosa* и *Oenothera biennis*). Все они относятся к группе ксенофитов. Наиболее часто встречались *Erigeron canadensis* и *E. annuus*. Как следует из таблицы 3, в отличие от отмелей нижнегорного пояса, для данного типа местообитаний характерно существенное (статистически значимое) превышение  $FS_a$  над  $ES_a$ , что может свидетельствовать о росте средней конкурентоспособности адвентивных растений с увеличением высоты над уровнем моря на фоне снижения их числа.

Для выяснения причин данного явления мы сопоставили экологическую структуру пулов аборигенных растений фитоагрегаций, расположенных на разных высотах. Результаты показали, что с увеличением высоты над уровнем моря в них сокращается доля видов, характерных для открытых местообитаний (нарушенных участков, сельскохозяйственных угодий и собственно отмелей: *Polygonum persicaria*, *Setaria pumila*, *S. viridis*, *Convolvulus arvensis*, *Crepis setosa* Hall. fil., *Verbena officinalis* L. и др.) и, соответственно, возрастает доля видов, попавших на отмели из окружающих сомкнутых сообществ (лесов, лугов и

т. д., например: *Galega officinalis* L., *Leontodon hispidus*, *Alchemilla oxysepala* Juz.). Так, на южном макросклоне фитоагрегации, расположенные ниже 60 м над уровнем моря, включают в свой состав более 60% видов, характерных для открытых местообитаний, на высотах 60–125 м их доля составляет 43–53%, около 200 м – 36% [Акатов, Акатова, 2006; 2010]. На северном макросклоне на отмелях, расположенных на высоте около 200 м, доля видов, попавших сюда из открытых местообитаний, составила 63%, около 400 м – 46%, 800–900 м – только 20%, что, скорее всего, связано с разной степенью нарушенности растительных сообществ береговой зоны. Полученный результат позволяет предположить, что аборигенные виды открытых местообитаний имеют на отмелях более сильные позиции по отношению к инородным видам, чем виды лесных или луговых сообществ, что в значительной степени и определяет относительно высокую среднюю конкурентную способность немногочисленных инородных видов в фитоагрегациях отмелей среднегорного пояса.

*Сегетальные сообщества полей однолетних культур.* Общее число выявленных в этом типе сообществ адвентивных видов растений составило 16, что существенно выше, чем в уже рассмотренных сообществах. Среди них 10 видов – ксенофиты и 6 – эргазиофиты. Наиболее распространенными адвентивными видами первой группы являются *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus* и *Matricaria matricarioides*; второй – *Helianthus annuus*. Как видно из таблицы 3, относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений, относящихся к разным группам не одинакова. Средняя конкурентоспособность ксенофитов (группа 1) существенно выше, чем аборигенных видов, а эргазиофитов (группа 2) менее существенно, но статистически значимо ниже. Следует также отметить, что

наиболее обильным видом на большинстве участков сегетальных ценозов являлся ксенофит – *Ambrosia artemisiifolia*.

*Сообщества залежей.* На большинстве участков доминируют адвентивные виды, причем, как ксенофиты, так и эргазиофиты. Наиболее часто – *Erigeron annuus*, реже – *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Asclepias syriaca*, остальные виды – на 1–2 площадках (*Helianthus tuberosus*, *Abutilon theophrasti*, *Silphium perfoliatum*). Наиболее высокое среднее обилие на участках было достигнуто *Solidago canadensis*. Общее число выявленных в этом типе сообществ адвентивных видов растений составило 18, что больше, чем в любых других типах сообществ. 17 из них относятся к двум группам: ксенофитам – 10 и травянистым эргазиофитам – 7. Еще один вид – *Morus nigra* – относится к древесным эргазиофитам. Среди видов первой группы наибольшую константность имеют *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron annuus* и *Oxalis stricta*, второй – *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis*; *Morus nigra* была встречена единично. На подавляющем большинстве участков залежей фактическое число адвентивных видов превысило ожидаемое, что может свидетельствовать об их существенно более высокой конкурентоспособности в таких ценозах по сравнению с аборигенными видами. Это касается обеих групп адвентивных видов, но следует обратить внимание, что относительная конкурентоспособность эргазиофитов на тех площадках, где они присутствовали, является более высокой, чем ксенофитов (табл. 3). В пользу высокой конкурентоспособности заносных видов растений на залежах свидетельствует также и тот факт, что на большинстве участков они являются доминантами.

*Травяной ярус пойменных лесов северного макросклона.* Общее число встреченных адвентивных видов

составило 14, среди которых 5 относятся к группе ксенофитов, 3 – к травянистым эргазиофитам и 6 – к древесным эргазиофитам. Число адвентивных видов на описанных площадках 15 м<sup>2</sup> варьирует от 1 до 9. Как видно из таблицы 3, относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений на этих местообитаниях, как в целом, так и отдельных групп, оказалась существенно более высокой, чем аборигенных видов. При этом конкурентоспособность адвентивных видов, относящихся к разным группам не одинакова. Наилучшие позиции имеет подрост адвентивных древесных видов, несколько хуже – травянистые ксенофиты. Самую низкую относительную конкурентоспособность среди адвентиков имеют травянистые эргазиофиты, но она все же выше, чем у аборигенных растений.

*Травяной ярус прирусловых лесов южного макросклона.* Общее число адвентивных видов, встреченных на всех площадках, составило 13, среди них преобладал подрост древесных растений (6 видов) и травянистые ксенофиты (5 видов). Однако наиболее высокую встречаемость и обилие (вплоть до доминирования) имел травянистый эргазиофит – *Duchesnea indica*. Как видно из таблицы 1, состав ксенофитов, выявленных в травяном ярусе прирусловых лесов северного и южного макросклонов, сходен, однако конкурентные позиции видов этой группы в лесах южного макросклона существенно ниже, чем северного (табл. 3). Еще ниже в травяном ярусе прирусловых лесов южного макросклона относительная конкурентоспособность подростов адвентивных древесных видов, но существенно выше – травянистых эргазиофитов, которые в лесах южного макросклона представлены иными видами, чем в лесах северного макросклона (*Duchesnea indica* и *Phytolacca americana*).

Как видно, представленные выше результаты не подтверждают

предположение, что адвентивные виды растений однозначно более конкурентоспособны, чем аборигенные – многое зависит от типа растительного сообщества, биоэкологических особенностей адвентивных и аборигенных видов и конкретных обстоятельств. Так, наиболее часто в травяные сообщества Западного Кавказа внедряются ксенофиты. В сообществах залежей, полей однолетних культур, фитоагрегациях прирусловых отмелей среднегорного пояса и на участках травяного яруса низкогорных лесов северного макросклона адвентивные растения этой группы характеризуются существенно более высокой конкурентоспособностью по сравнению с аборигенными. Однако в сообществах остепненных лугов и полей преимущества одной из этих групп растений выражены слабо. Что касается группировок низкогорных отмелей и травяного яруса прирусловых лесов южного макросклона то, как следует из наших данных, формирующие их аборигенные виды являются более конкурентоспособными по сравнению с ксенофитами.

Травянистые эргазиофиты наиболее сильные позиции имеют в сообществах залежей и в травяном ярусе прирусловых лесов южного макросклона, где они часто становятся доминантами. В травяном ярусе прирусловых лесов северного макросклона их конкурентное преимущество перед аборигенными видами менее очевидно. На полях однолетних культур они явно проигрывают местным сорным растениям, а в сообществах полей, остепненных лугов и на прирусловых отмелях рек практически не проникают. Подрост древесных эргазиофитов был обнаружен преимущественно под пологом прирусловых лесов района исследований. Причем в лесах северного макросклона виды данной группы были более конкурентоспособны по сравнению с аборигенными видами (как травянистыми, так и подростом древесных видов), тогда как

в лесах южного макросклона – наоборот. Определить причину данного явления весьма сложно, поскольку травяной и кустарниковый ярусы лесов разных макросклонов характеризуются в значительной мере разным составом как аборигенных, так и адвентивных растений. Для решения этой задачи необходимы исследования на популяционном уровне.

В завершение хотелось бы обсудить полученные результаты с точки зрения проблемы инвазивности сообществ. Хорошей основой для этого может служить представленная выше модель, поскольку она позволяет формализовать большинство известных представлений об этом свойстве сообществ. Во-первых, она показывает, что число адвентивных видов на небольших участках сообществ ( $S_a$ ) может определяться числом таких видов в регионе (или на больших по размеру участках), способных произрастать в тех или иных условиях и поставлять диаспоры на небольшие участки ( $N_a$ ) [Usher et al., 1988; Lonsdale, 1999; Meekins, McCarthy, 2001; Hierro et al., 2005; Richardson, Pysek, 2006]. В соответствии с данным предположением более высокая насыщенность адвентивными видами одних сообществ по сравнению с другими необязательно свидетельствует об их более высокой внутренней инвазивности [Richardson, Pysek, 2006]. Во-вторых, число адвентивных видов на небольших участках сообществ может определяться особенностями их ценотической структуры. В частности, их локальным видовым богатством ( $S$ ) (предполагается, что факторы среды, обуславливающие высокое видовое богатство сообществ, чаще благоприятны и для инородных видов [Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pysek, 2006; Davies et al., 2007]), размером видовой фонды сообществ ( $N$ ) – гипотеза Хербена [Herben, 2005], а также соотношением между  $S$  и  $N$  ( $S/N$ ) [Акатов и др., 2009; Акатов, Акатова,

2010]. Наконец, число адвентивных видов на небольших участках ценозов может определяться конкурентной способностью составляющих их видов растений по отношению к адвентивным видам.

Используя данную модель и метод множественного регрессионного анализа можно попытаться оценить роль перечисленных факторов в определении степени насыщенности участков растительных сообществ Западного Кавказа адвентивными видами. Расчеты показали, что вклад  $N_a$  в варьирование  $S_a$  составляет 43% ( $d^2 = 0.426$ ), совместный вклад  $S$  и  $N$  – 17%; соответственно, всех трех факторов – 60% ( $R^2 = 0.592$ ,  $n = 187$ ,  $P < 0.001$ ). В этом случае роль относительной конкурентоспособности аборигенных и адвентивных видов в сообществах в сочетании, по-видимому, со случайными процессами определяют степень их адвентивизации примерно на 40%. Если рассмотреть только собственно травяные сообщества (то есть без травяного яруса лесных фитоценозов), то относительная роль  $N_a$ ,  $S$  и  $N$  в определении  $S_a$  будет несколько иной:  $N_a$  – 24%,  $S$  и  $N$  ( $S/N$ ) – 38%, однако роль конкурентных отношений останется примерно такой же – около 38%.

Таким образом, результаты нашего анализа свидетельствуют о разной относительной конкурентоспособности адвентивных видов по отношению к местным видам в разных травяных фитоценозах Западного Кавказа. Это в существенной степени определяет уровень устойчивости растительных сообществ к инвазиям таких видов, по крайней мере, в не меньшей, чем их ценотическая структура.

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

## Литература

Акатов В.В., Акатова Т.В. Состав и видовое богатство фитоценозов прирусловых отмелей Сочинского национального парка // Научные труды Сочинского национального парка. М.: «Престиж». 2006. Вып.2. С. 140–147.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.

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

Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.

Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 31–33.

Виноградова Ю.К. Инвазивность естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб. Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза, 2008. С. 17–19.

Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.

Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика, 1996. 368 с.

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Овчаренко А.А., Золотухин А.И. О распространении *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. в пойменных лесах степной зоны Балашовского района (Саратовская область) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.: Ботанический сад МГУ, 2003. С. 75–76.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. V. 84. № 1. P. 32–39.
- Davies K.F., Harrison S., Safford H.D., Viers J.H. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship // Ecology. 2007. V. 88. № 8. P. 1940–1947.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // J. of Ecology. 2000. V. 88. P. 528–536.
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity // Ecography. 2005. V. 28. № 5. P. 696–704.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 p.
- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // Ecology. 2004. V. 85. № 12. P. 3215–3222.
- Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // Ecology. 2005. V. 86. № 7. P. 1848–1855.
- Herben T. Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects. Ecology Letters. 2005. Vol. 8. № 9. P. 909–917.
- 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 // J. of Ecology. 2005. V. 93. P. 5–15.
- Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // Ecology. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
- Meekins J.F., McCarthy B.C. Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb // Ecological Applications. 2001. V. 11. № 5. P. 1336–1348.
- Réjmánek M., Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // Vegetation ecology / Eds. van der Maarel. 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. V. 9. P. 363–371.
- Ucher M.B., Kruger F.J., Macdonald I.A.W., et al. The ecology of biological invasions into nature reserves: an introduction // Biological Conservation. 1988. V. 44. P. 1–8.

# RELATIVE COMPETITIVE CAPACITY OF ADVENTIVE PLANTS IN HERBACEOUS PHYTOCENOSIS OF THE WESTERN CAUCASUS

© 2012 Akatov V.V.<sup>1</sup>, Akatova T.V.<sup>2</sup>, Eskina T.G.<sup>2</sup>, Zagurnaja J.S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Maikop State Technological University,  
Maikop, 385000, Pervomaiskaya 191, e-mail: [akatovmgti@mail.ru](mailto:akatovmgti@mail.ru)

<sup>2</sup> Caucasus State Reserve,  
Maikop, 385000, Sovetskaya 187

Relative competitive capacity of adventive vascular plants in herbaceous phytocenosis of the Western Caucasus is analyzed. The simple mathematical model is used for this purpose:  $S_a = N_a(S/N)$ , where  $N$  is the number of species of vascular plants per site of 15 m<sup>2</sup>;  $S$  is the mean number of species of vascular plants per plot of 0.5 m<sup>2</sup> within the sites;  $N_a$  is the number of species of adventive plants per site of 15 m<sup>2</sup>;  $S_a$  is the mean number of adventive species per plot of 0.5 m<sup>2</sup>. This model is based on the assumptions that (a) all species constituting the species pool have the same capacity for dispersal and survival in colonized areas and (b) both immigration and extinction of the species are stochastic. If adventive species in community are characterized at average by higher or, on the contrary, by lower competitive capacity, in contrast to aboriginal species, so it should expect the higher or lower actual number of adventive species per plot of 0.5 m<sup>2</sup> in contrast with accounted ones from the model. The objects of the study are open communities (groups) on shoals along low and mid mountain rivers; communities of mid mountain forest glades and low mountain steppified meadows; communities of annual crop fields (wheat, corn, sunflower and soybean) and fallow lands; herb layer of low mountain forest communities. The results show different relative competitive capacity of adventive plants in different herbaceous communities of the Western Caucasus.

**Key words:** adventive species, competitive capacity, herbaceous communities, the Western Caucasus.