

УДК 574.472:58.072

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ДРЕВЕСНОГО И КУСТАРНИКОВОГО ЯРУСОВ ПРИУСЛОВНЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА С ДОМИНИРОВАНИЕМ ИНОЗЕМНЫХ ВИДОВ

© 2012 г. В. В. Акатов*, Т. В. Акатова**, А. Е. Шадже*

*Майкопский государственный технологический университет

385000 Майкоп, ул. Первомайская, 191

E-mail: akatovmgti@mail.ru

**Кавказский государственный природный биосферный заповедник

385000 Майкоп, ул. Советская, 187

Поступила в редакцию 29.03.2011 г.

Анализируются последствия смены аборигенных доминантов иноземными (*Ailanthus altissima*, *Ficus carica*, *Robinia pseudoacacia*, *Acer negundo* и *Amorpha fruticosa*) на участках древесного и кустарникового ярусов приусловных лесов Западного Кавказа. Выявлено, что инвазивные доминанты не всегда достигают более высокого обилия, чем аборигенные. Однако если это происходит, то конкурентно более сильные иноземные доминанты снижают видовое богатство сообществ не только в результате перехвата ими большей доли ресурсов по сравнению с аборигенными, но и потому, что они провоцируют более “жесткое” разделение сопутствующими видами оставшихся ресурсов.

Ключевые слова: иноземные виды, древесный ярус, кустарниковый ярус, приусловные леса, доминанты, видовое богатство, Западный Кавказ.

Одним из важных аспектов проблемы адвентивизации растительного покрова регионов является ситуация, когда в фитоценозах иноземные виды (alien species) становятся доминирующими. Обычно это происходит после серьезного нарушения сообществ (Reinhart et al., 2005; Smith et al., 2009). В данном случае нельзя исключить возможность проявления ими некоторых свойств, негативно влияющих на видовое богатство ценозов.

Например, иноземные виды могут оказаться более сильными конкурентами по сравнению с аборигенными (native species), обычно доминирующими в таких местообитаниях, и достигать более высокого обилия, а соответственно и уровня доминирования (Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Hejda et al., 2009). Чем выше этот уровень, тем меньше ресурсов остается сопутствующим видам, тем ниже их возможная численность и видовое богатство сообществ (Миркин, Наумова, 1998; McKane et al., 2002; Kunte, 2008). О значимости данного фактора для видового богатства свидетельствуют примеры повышения разнообразия сообществ различных типов в результате удаления или снижения численности доминантов, а также снижения разнообразия при увеличении их обилия (Bobbink, Willems, 1987; Kunte, 2008; Василевич, 2009). Поэтому процесс смены в растительных сообществах аборигенных доминантов (native dominant) на иноземные с бо-

лее высокой конкурентной способностью может иметь серьезные последствия для видового богатства, причем как местных (Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Hejda et al., 2009), так и иноземных (Alvarez, Cushman, 2002; Hulme, Bremner, 2006) растений.

Кроме того, средообразующая деятельность некоторых иноземных видов (путем избирательного использования минеральных ресурсов, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы, аллелопатии и т.д.) может препятствовать произрастанию в сообществах определенных аборигенных видов растений, обычных для данных типов местообитаний (Callaway, Ridenour, 2004; Reinhart et al., 2005; Hulme, Bremner, 2006). В результате сообщества с преобладанием иноземных растений могут включать меньшее число видов, чем исходные, даже при равном относительном обилии аборигенных и иноземных доминантов.

Однако следует отметить, что представление о значительной зависимости видового богатства ценозов от биоэкологических особенностей видов-доминантов, обуславливающих их способность достигать более или менее высокого уровня преобладания над другими видами, по-видимому, применимо не ко всем сообществам и ситуациям. Об этом могут свидетельствовать, например, результаты долговременных наблюдений за сооб-

ществами разных систематических групп, для которых характерна относительная стабильность структуры распределения обилия видов и видового богатства некоторых ценозов во времени, в то время как их видовой состав и ранги конкретных видов значительно меняются (Brown et al., 2001; Nally, 2007). Подобные наблюдения привели к предположению, что уровень доминирования, структура обилия видов и видовое богатство могут быть проявлением эмергентности сообществ (Brown et al., 2001; Raybaud et al., 2009 и др.). В этом случае доля ресурсов сообщества, используемая наиболее обильным видом (доминантом), не является частным случаем (результатом их биоэкологических особенностей или случайных обстоятельств), а отражает общий характер распределения нишевого пространства между видами в тех или иных условиях. Если данная гипотеза верна, то смена аборигенных доминантов инородными не должна вести к существенному увеличению уровня доминирования и иметь значительные последствия для видового богатства сообществ.

Существует также мнение, что уровень доминирования не определяет видовое богатство, а, скорее, зависит от него или, точнее, от размера видовой пулы (species pool) сообществ (Василевич, 1991; Чернов, 2005), которые в свою очередь могут определяться как локально, так и регионально действующими факторами (Ricklefs, 1987). Чем больше размер пулы и выше видовое богатство ценозов, тем большее число видов способно достигать высокого обилия, тем ниже уровень доминирования каждого из них на конкретных участках (Василевич, 1991). Поэтому увеличение размера видовой пулы сообществ за счет появления инородных видов, особенно способных достигать высокого обилия, должно вести не к росту, а к снижению в них уровня доминирования.

Биоэкологические особенности инородных видов и сложная, не до конца понятная природа доминирования (Акатов, Перезов, 2011) затрудняют прогноз возможных последствий для сообществ смены аборигенных доминантов инородными, о чем свидетельствуют и результаты полевых исследований. Они включают примеры как существенного влияния инородных доминантов на видовое богатство и состав ценозов (Meiners et al., 2001; Silliman, Bertness, 2004; Reinhart et al., 2005; Hejda et al., 2009), так и его отсутствия (Houlihan, Findlay, 2004; Sagoff, 2005; Hulme, Bremner, 2006), причем даже в случаях, когда рассматриваются инвазии одного и того же вида, но на разных участках (Hejda, Pysek, 2006; Mills et al., 2009). В целом, несмотря на теоретическую и практическую важность данной проблемы, опубликованных данных очень мало.

Цель настоящей работы — анализ последствий смены аборигенных доминантов инородными

для видового богатства древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов (riparian forests) Западного Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе полевых работ в 2007–2010 гг. на Западном Кавказе нами было выявлено и описано 40 участков леса размером 300 м² с доминированием в древесном ярусе инородного вида *Robinia pseudoacacia* (прирусловые леса р. Белой), 14 участков — с доминированием *Acer negundo* (прирусловые леса р. Пшиш), 7 — *Ailanthus altissima*, 3 — *Ficus carica* (прирусловые леса рек Причерноморья), а также 90 участков размером 15 м² с доминированием в кустарниковом ярусе *Amorpha fruticosa* (прирусловые леса р. Белой). В дальнейшем эти сообщества будем называть инвазивными (invaded communities).

Указанные инородные виды, достигающие состояния доминирования в прирусловых лесах исследуемого района, являются одичавшими интродуцентами. Три из них (*Robinia pseudoacacia*, *Acer negundo* и *Amorpha fruticosa*) родом из Северной Америки, а один вид — *Ailanthus altissima* — имеет восточно-азиатское происхождение. На своей родине они приурочены к биоклиматическим зонам умеренного либо теплоумеренного типов. При этом ареал *Acer negundo* захватывает и бореальную зону (Пилипенко, 1978). Вопрос о местонахождении изначальной области произрастания *Ficus carica* является дискуссионным. Этот вид был введен в культуру еще с античных времен, с помощью человека широко расселился за пределами первичного ареала и в результате одичания вошел в состав различных естественных лесных ценозов субтропических и теплоумеренных районов Азии и Европы, включая Закавказье.

Данные по инвазивным сообществам были сопоставлены с данными по аналогичным сообществам с доминированием аборигенных видов растений (эталонными). Их описания были выполнены либо в тех же лесных массивах, где описывались участки с доминированием инородных видов, либо в других районах, но на аналогичных местообитаниях. В частности, при определении особенностей древесного яруса прирусловых лесов с доминированием *Robinia pseudoacacia* в качестве эталонов были использованы две группы участков леса (по 42 участка) с доминированием аборигенных видов (*Populus nigra*, *Alnus incana*, *Salix alba*), расположенных на таких же местообитаниях в долине той же реки (Белая) и в том же высотном интервале (150–200 м над ур. м.). В качестве эталона для лесов с доминированием *Acer negundo* использовали 14 участков прирусловых лесов бассейна р. Пшиш с доминированием *Salix alba* и *Alnus incana* (100–240 м над ур. м.); для лесов с доминированием *Ailanthus*

Таблица 1. Соотношение между уровнем доминирования и видовым богатством в древесном и кустарниковом ярусах фитоценозов прирусловых лесов Западного Кавказа

Сообщества с доминированием иноземных видов и эталонные для них сообщества	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
<i>Ailanthus altissima</i>	28	−0.731	0.535	<0.001
<i>Ficus carica</i>	13	−0.718	0.516	<0.01
<i>Robinia pseudoacacia</i>	124	−0.677	0.482	<0.001
<i>Acer negundo</i>	28	−0.662	0.438	<0.001
<i>Amorpha fruticosa</i>	175	−0.777	0.603	<0.001

altissima (долины рек Сочи, Мацеста и Текос, 17–130 м над ур. м.) – три группы участков леса (по 7 участков) в долинах рек Сочи, Мацеста, Шахе и Аше (100–130 м над ур. м.): в двух группах доминировала *Alnus glutinosa*, в одной – *Alnus incana*. Три участка прируслового леса с доминированием *Ficus carica* были описаны на правом крутом берегу р. Мзымта на высоте 133 м над ур. м. В качестве эталонов для них были использованы две группы участков (3 и 4 участка), описанные на том же берегу в интервале высот 110–185 м, а также одна группа из 3 участков, описанных на аналогичных местообитаниях в долине р. Шахе (102 м над ур. м.). На одном из этих участков доминировала ольха серая (*Alnus incana*), на всех остальных – *Alnus glutinosa*.

При определении особенностей кустарникового яруса прирусловых лесов с доминированием *Amorpha fruticosa* в качестве эталона были исполь-

зованы 85 участков леса с доминированием аборигенных видов кустарников (*Swida australis*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Ligustrum vulgare*), расположенных в тех же лесных массивах (долина р. Белой, 150–200 м над ур. м.).

На каждом участке древесного яруса (по 300 м²) было выполнено краткое описание лесного фитоценоза и зарегистрированы все особи древесных видов с диаметром ствола более 6 см на уровне груди. Описания кустарникового яруса лесных фитоценозов выполнялись на площадках 15 м², которые закладывали группами по 20 шт. В пределах площадок регистрировали все особи кустарников высотой более 0.5 м и подрост деревьев высотой 0.5–2 м. Обилие видов древесных растений оценивали через число особей. Сопоставление сообществ с доминированием адвентивных и аборигенных видов растений производилось с использованием следующих параметров: *N* – среднее число особей деревьев или кустарников на участках; *K*₁ – отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей (уровень доминирования, индекс Бергера-Паркера; Лебедева, Криволицкий, 2002); *S*₁ – среднее число видов на участках; *S*_г – общее число видов в группах участков; *D*_с – средняя плотность особей сопутствующих видов на участках. Сопоставление структуры обилия видов, на участках сообществ с доминированием адвентивных и аборигенных растений проводилось путем построения и анализа графиков “ранг/логарифм обилия вида”, усредненных для групп участков (ось абсцисс – ранг; ось ординат – логарифм среднего для группы участков числа особей видов 1, 2, 3, ..., *n*-го рангов) (Лебедева, Криволицкий, 2002).

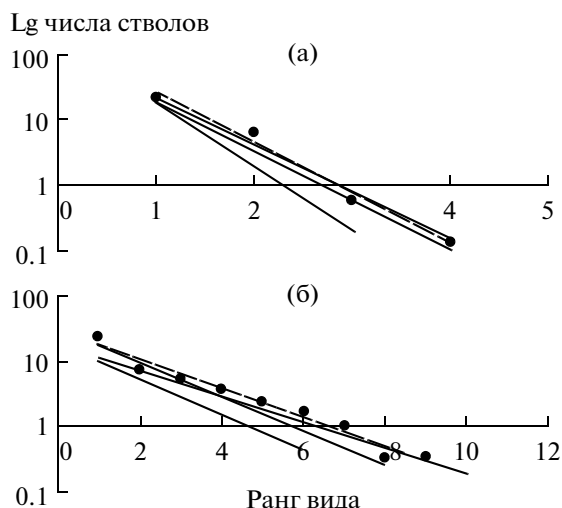


Рис. 1. Кривые значимости видов (ранг/логарифм обилия вида) для участков древесного яруса прирусловых лесов с доминированием *Ailanthus altissima* (а), *Ficus carica* (б) и эталонных участков с доминированием аборигенных видов деревьев.

Темные кружки, пунктирная линия – участки с доминированием иноземных видов; сплошные линии – эталонные участки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика участков леса с доминированием иноземных и аборигенных видов деревьев и кустарников приведена в табл. 1–6 и на рис. 1, 2. В частности, в табл. 1 приведены данные по уровню корреляции между степенью доминирования и видовым богатством рассматриваемых сообществ на участках. Группы участков с доминированием иноземных и аборигенных видов рассмат-

Таблица 2. Характеристика древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных и аборигенных видов

Доминирующие виды	n	N	$K_1(K_{1max})$	S_1	S_r	D_c
<i>Ailanthus altissima</i>	7	26.86	0.74 (0.95)	2.71	7	4.05
Аборигенные	7	24.29	0.88 (0.96)	2.57	6	2.07
Аборигенные	7	26.29	0.85 (1.00)	2.29	5	1.74
Аборигенные	7	24.00	0.95 (1.00)	2.00	5	0.93
<i>Ficus carica</i>	3	44.67	0.52 (0.66)	7.67	14	3.29
Аборигенные	3	36.33	0.50 (0.63)	6.67	13	3.49
Аборигенные	4	38.75	0.51 (0.63)	6.00	11	4.22
Аборигенные	3	25.00	0.64 (0.83)	5.33	10	2.02
<i>Robinia pseudoacacia</i>	40	27.53	0.63 (1.00)	3.85	25	2.95
Аборигенные	42	26.02	0.61 (1.00)	4.05	17	3.40
Аборигенные	42	24.74	0.60 (0.98)	4.00	22	3.33
<i>Acer negundo</i>	14	27.79	0.63 (0.95)	3.35	12	4.90
Аборигенные	14	24.71	0.51 (0.72)	4.07	14	5.33
<i>Amorpha fruticosa</i>	90	25.93	0.87 (1.00)	2.47	22	1.74
Аборигенные	85	24.76	0.61 (0.95)	4.65	30	2.65

Примечание: n – число участков; N – среднее число особей деревьев или кустарников на участках; K_1 – отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей; K_{1max} – максимальные значения этого показателя; S_1 – среднее число видов на участках; S_r – общее число видов в группах участков; D_c – средняя плотность особей сопутствующих видов на участках.

Таблица 3. Параметры линейной модели соотношения “ранг/логарифм обилия вида” ($\lg y = \lg a + x \lg b$)

Доминирующие виды	n	a	b	R^2
<i>Ailanthus altissima</i>	7	131.72	-1.72	0.98
Аборигенные	7	87.76	-1.67	0.98
Аборигенные	7	95.16	-1.60	0.97
Аборигенные	7	148.29	-2.19	0.94
<i>Ficus carica</i>	3	27.60	-0.50	0.97
Аборигенные	3	16.99	-0.45	0.93
Аборигенные	4	31.57	-0.60	0.99
Аборигенные	3	18.03	-0.61	0.99
<i>Robinia pseudoacacia</i>	40	24.63	-0.76	0.98
Аборигенные	42	31.34	-0.82	0.99
Аборигенные	42	31.21	-0.82	0.99
<i>Acer negundo</i>	14	43.35	-0.99	0.98
Аборигенные	14	18.76	-0.61	0.98
<i>Amorpha fruticosa</i>	90	64.17	-1.43	0.99
Аборигенные	85	22.86	-0.67	0.99

ривались совместно. Как следует из табл. 1, во всех случаях связь между данными параметрами отрицательная и статистически значимая. Поэтому можно ожидать, что следствием более высокого уровня доминирования иноземных видов в сообществах будет снижение их видового богатства. Рассмотрим этот вопрос на примере описанных нами лесных участков.

Характеристика древесного яруса участков прирусловых лесов южного макросклона Западного Кавказа с доминированием *Ailanthus altissima*, а также 3 групп участков леса, используемых в качестве эталонов, приведена в табл. 2–4 и на рис. 1. Из табл. 2 следует, что участки с доминированием айланты практически не отличаются от эталонных по плотности древостоя, имеют более низкий

Таблица 4. Видовой состав древесного яруса прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных (*Ficus carica* и *Ailanthus altissima*) и аборигенных видов (среднее число особей на участках 300 м²)

Видовой состав	Анализируемые сообщества							
	с <i>Ficus carica</i>				с <i>Ailanthus altissima</i>			
	Эт.	Эт.	Эт.	Ин.	Эт.	Эт.	Эт.	Ин.
Количество участков	3	4	3	3	7	7	7	7
Адвентивные доминанты								
<i>Ficus carica</i> L.	0.33	0.25	2.00	23.00	0.14	1.00		
<i>Ailanthus altissima</i> (Miller) Swingle		0.25			1.57			19.86
Аборигенные доминанты								
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertner	16.67	19.75	16.00	2.33	21.29	20.29		3.57
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	7.33	0.25					22.71	
Наиболее распространенные сопутствующие виды								
<i>Paulownia tomentosa</i> (Thunb.) Steudel	2.33	5.25		3.33	0.43			0.29
<i>Salix alba</i> L.	1.67	5.50		1.67			0.57	
<i>Ulmus glabra</i> Hudson	1.33	0.75	0.33	4.67				
<i>Corylus avellana</i> L.		0.25	1.00	0.67		0.57	0.29	
<i>Acer campestre</i> L.			0.33	0.33			0.29	0.14

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6: Ин. — сообщества с доминированием иноземных видов, Эт. — сообщества с доминированием аборигенных видов.

Таблица 5. Видовой состав древесного яруса прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных (*Robinia pseudoacacia* и *Acer negundo*) и аборигенных видов (среднее число особей на участках 300 м²)

Видовой состав	Анализируемые сообщества					
	с <i>Robinia pseudoacacia</i>			с <i>Acer negundo</i>		
	Эт.	Эт.	Ин.	Эт.	Ин.	
Количество участков	42	42	40	14	14	
Адвентивные доминанты						
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	2.17	2.02	18.78			
<i>Acer negundo</i> L.	0.14	0.14	0.03	4.86	17.50	
Аборигенные доминанты						
<i>Populus nigra</i> L.	9.10	8.79	1.75	0.21		
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	4.31	5.00	1.58	2.79	0.71	
<i>Salix alba</i> L.	3.95	5.02	2.08	10.64	4.71	
Наиболее распространенные сопутствующие виды						
<i>Populus alba</i> L.	1.12	1.33	0.70	1.29	1.36	
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1.02	1.21	0.25	0.71	1.00	
<i>Salix triandra</i> L.	0.88	1.24	0.05	0.43	0.14	
<i>Acer campestre</i> L.	0.26	0.14	0.23	0.50	0.14	

уровень доминирования, более высокие видовое богатство (S_1 и S_r) и среднюю плотность особей сопутствующих видов. Из рис. 1 видно, что структура рангового распределения обилия видов в инвазивных и эталонных сообществах имеет сходный характер. Кроме того, для трех групп участков соотношение “ранг/логарифм обилия вида” хорошо описывается линейной функцией (коэффициент детерминации равен 0.97, 0.98; табл. 3), что свидетельствует о хорошем соответствии структуры обилия геометрической модели (Лебедева, Криволицкий, 2002). В соответствии с гипотезой

перехвата ниш Уиттекера (1980) это предполагает, что на участках сообществ каждый вид в порядке снижения обилия (увеличения ранга) использует постоянную (K -ю) часть оставшихся ресурсов сообщества.

Участки прирусловых лесов долины р. Мзымта с доминированием *Ficus carica* характеризуются сходными с эталонными уровнем доминирования и средней плотностью особей сопутствующих видов, но несколько более высокой плотностью древостоя и видовым богатством (табл. 2). Из рис. 1 следует, что структура рангового распределения

видов в инвазивных и эталонных сообществах имеет сходный характер.

Характеристика древесного яруса участков прирусловых лесов долины р. Белой (северный макросклон Западного Кавказа) с доминированием *Robinia pseudoacacia*, а также двух групп участков леса, используемых в качестве эталонов, приведена в табл. 2, 3 и 5 и на рис. 2. Из табл. 2 видно, что эти участки мало отличаются по большинству анализируемых параметров, однако в сумме участки инвазивных сообществ включают несколько большее число видов, чем участки с доминированием аборигенных видов, а средняя плотность этих видов (как и плотность большинства видов) соответственно ниже (табл. 2, 5). Структура рангового распределения видов в инвазивных и эталонных сообществах очень сходна и для всех групп участков хорошо соответствует геометрической модели (см. рис. 2, табл. 3).

Участки прирусловых лесов с доминированием *Acer negundo* (долина р. Пшиш) имеют в среднем несколько более высокие плотность древостоя и уровень доминирования (как средний, так и максимальный) по сравнению с эталонными, но более низкие видовое богатство и среднюю плотность особей сопутствующих видов (табл. 2, 5). Для обеих групп участков соотношение “ранг/логарифм обилия вида” хорошо описывается линейной функцией (коэффициент детерминации равен 0.98: табл. 3), однако прямая в случае инвазивных сообществ проходит более круто, чем у эталонных. Это свидетельствует о том, что виды деревьев в сообществах с доминированием *Acer negundo* характеризуются в среднем более низким обилием, чем виды соответствующих рангов в сообществах с доминированием аборигенных видов.

Как видно из табл. 2, участки леса с преобладанием в кустарниковом ярусе *Amorpha fruticosa* характеризуются более высоким уровнем доминирования и более низкими видовым богатством и средней плотностью особей сопутствующих видов по сравнению с эталонными. Соответственно для видов на участках кустарникового яруса с доминированием *Amorpha fruticosa* в среднем характерно более низкое обилие, чем для видов соответствующих рангов на участках с доминированием аборигенных видов. Прямая, описывающая соотношение “ранг/логарифм обилия вида” для участков инвазивных сообществ, имеет более значительный наклон, чем для эталонных (см. рис. 2). При этом соответствие структуры обилия видов геометрической модели в обеих группах участков хорошее (см. табл. 3).

Результаты сопоставления полученных данных с гипотетически возможными последствиями смены аборигенных доминантов иноземными, описанными в разделе “Введение”, могут быть сведены к следующему:

Таблица 6. Видовой состав кустарникового яруса прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием *Amorpha fruticosa* и аборигенных видов (среднее число особей на участках 15 м²)

Видовой состав	Анализируемые сообщества	
	Эт.	Ин.
Количество участков	85	90
Адвентивный доминант		
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	1.44	22.98
Аборигенные доминанты		
<i>Cornus australis</i> C.A.Meyer	7.61	1.43
<i>Euonymus europaea</i> L.	6.92	
Наиболее распространенные сопутствующие виды		
<i>Acer campestre</i> L.	1.42	0.14
<i>Corylus avellana</i> L.	1.33	0.02
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	1.04	0.01
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	0.92	0.10
<i>Prunus cerastifera</i> Ehrh.	0.45	0.20
<i>Viburnum opulus</i> L.	0.20	0.04

1. Участки лесных фитоценозов с доминированием *Ailanthus altissima* благодаря относительно высокому обилию аборигенного доминанта (*Alnus glutinosa*) (табл. 4) характеризуются более низким уровнем доминирования, чем эталонные сообщества. Следовательно, данные участки можно рассматривать в качестве примера ситуации, когда увеличение видового пула сообществ за счет иноземных видов, способных достигать высокого обилия, ведет к увеличению числа потенциальных доминантов и снижению относительного обилия каждого из них.

2. Относительное обилие *Ficus carica* и *Robinia pseudoacacia* в древесном ярусе лесных фитоценозов практически не отличается от относительного обилия аборигенных доминантов на эталонных участках. При этом во всех случаях видовое богатство инвазивных сообществ незначительно отличается от числа видов в эталонных ценозах.

3. В древесном ярусе прирусловых лесов р. Пшиш и кустарниковом ярусе лесов р. Белой смена аборигенных доминантов иноземными (*Acer negundo* и *Amorpha fruticosa*) привела к росту уровня доминирования и снижению видового богатства сообществ.

4. Рассматривая структуру обилия видов в инвазивных и эталонных сообществах, необходимо обратить внимание на два момента: первый – в большинстве случаев она хорошо соответствует геометрической модели, т. е. смена адвентивного доминанта иноземным не привела к изменению общего характера распределения ресурсов между ви-

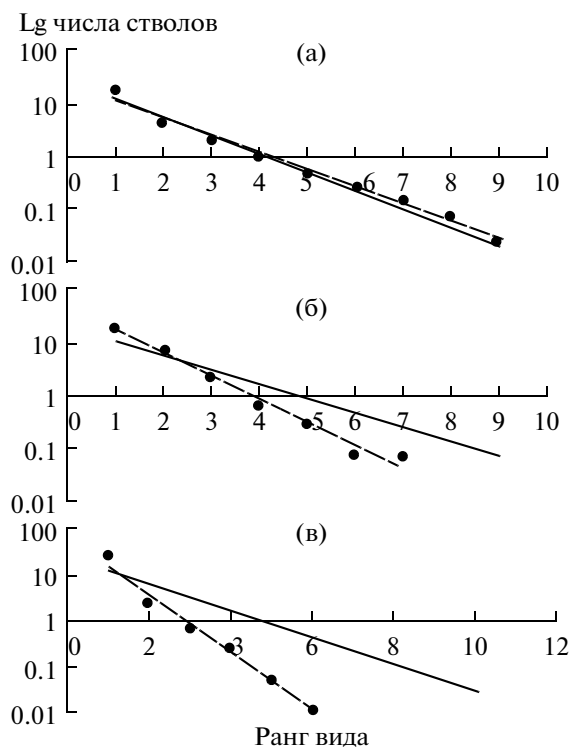


Рис. 2. Кривые значимости видов (ранг/логарифм обилия вида) для участков древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов с доминированием *Robinia pseudoacacia* (а), *Acer negundo* (б), *Amorpha fruticosa* (в) и эталонных участков с доминированием аборигенных видов.

Темные кружки, пунктирные линии – участки с доминированием иноземных видов; сплошные линии – эталонные участки.

дами; второй – в ценозах, где относительное обилие адвентивных доминантов более высокое, чем аборигенных, прямая, описывающая соотношение “ранг/логарифм обилия вида”, проходит более круто (параметр b имеет более низкие значения; см. табл. 3), чем в эталонных сообществах. Первое из этих наблюдений может свидетельствовать в пользу предположения, что относительное обилие вида того или иного ранга в сообществах не является частным случаем, а отражает общий характер распределения ресурсов. Второе – если иноземный доминант достигает более высокого обилия по сравнению с аборигенным (что мы наблюдаем в случае доминирования *Acer negundo* и *Amorpha fruticosa*), то и другие (сопутствующие) виды этих сообществ последовательно (от ранга к рангу) используют большую, чем ранее, долю оставшихся ресурсов, при этом абсолютная плотность особей сопутствующих видов, напротив, снижается.

Правильная интерпретация второго наблюдения возможна, только если известен механизм формирования структуры обилия видов, соответствующей геометрической модели. В частности, наиболее часто для ее объяснения используют

упомянутую выше гипотезу перехвата ниш Р. Уиттекера (1980). Позже был предложен ее стохастический вариант – Dominance Pre-Emption model, когда каждый новый внедряющийся в сообщество вид перераспределяет ресурс наименее обильного вида, при этом доля отделяемого ресурса не является строго фиксированной, а случайно варьирует в некоторых пределах, задаваемых моделью (Ferreira, Petreire-Jr., 2008). В ряде работ (Пузаченко, 2006; Левич, 2007) обращается внимание на то, что геометрическое распределение обилия видов наблюдается в тех сообществах, где потребляется единственный ресурс и потребности видов в нем распределены линейно.

Причиной геометрического распределения обилия видов может быть также наличие в сообществах обратных связей, когда виды с более высокой конкурентной способностью оказываются более обильными по сравнению с другими видами не только потому, что в силу своих биоэкологических особенностей захватывают лучшие местообитания и больше ресурсов, но и потому, что высокая численность способствует еще большему ее увеличению. На это явление, как причину существования доминантов в растительных сообществах, ранее обратил внимание В.И. Василевич (1991).

К сожалению, изложенные выше гипотезы не позволяют однозначно ответить на вопросы: “Условия среды, размер видовой пулы или биоэкологические особенности доминантов определяют долю, используемых ими ресурсов?”, а также: “Какова причина связи между долей ресурсов, используемых доминантом, и видами каждого последующего ранга?”. Это затрудняет правильное понимание поведения иноземных видов в новых условиях, а также аборигенных видов растений в ответ на смену доминантов.

Результаты наших исследований позволяют сделать в этом отношении некоторые предположения: во-первых, относительное обилие доминирующих видов, по-видимому, в значительной степени определяется их биоэкологическими особенностями и конкретными обстоятельствами; во-вторых, уровень доминирования наиболее сильного конкурента влияет на долю используемых оставшихся ресурсов сопутствующими видами разных рангов; в-третьих, что, скорее, это реакция сопутствующих видов на изменение общего количества доступных ресурсов. Возможно, она заключается в усилении конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения ресурсов и обострения соперничества между ними за ресурсы.

Итак, теоретически уровень доминирования в растительных сообществах может определяться разными факторами, и иноземные доминанты не обязательно должны достигать в них более высокого относительного обилия, чем аборигенные,

что подтверждают и наши результаты. Однако если это происходит, то конкурентно более сильные инородные доминанты снижают видовое богатство сообществ, по-видимому, не только в результате перехвата ими большей доли ресурсов по сравнению с аборигенными, но и потому, что они провоцируют более “жесткое” разделение другими (сопутствующими) видами оставшихся ресурсов. Данное обстоятельство позволяет рассматривать смену аборигенных доминантов инородными в качестве существенной потенциальной угрозы видовому богатству растительных сообществ.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07-04-00449).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Перевозов А.Г.* Связь между уровнем доминирования и локальным видовым богатством: анализ причин на примере сообществ деревьев и птиц Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72. № 2. С. 111–126.
- Василевич В.И.* Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие растительности // Сибир. экологич. журн. 2009. № 4. С. 509–517.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А.* Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М., 2002. С. 8–76.
- Левич А.П.* Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ // Общ. и прикладная ценология. 2007. № 5. С. 14–19.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Пилипенко Ф.С.* Иноземные деревья и кустарники на Черноморском побережье Кавказа. Итоги и перспективы интродукции. Л., 1978. 294 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. В 2-х т. М., 2006. Т. 2. С. 306–377.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Alvarez M.E., Cushman J.H.* Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California // Ecological Applications. 2002. V. 12. № 5. P. 1434–1444.
- Bobbink R., Willems J.H.* Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: A threat to a species-rich ecosystem // Biological Conservation. 1987. V. 40. № 4. P. 301–314.
- Brown J.H., Ernest S.K.M., Parody J.M., Haskell J.P.* Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments // Oecologia. 2001. V. 126. P. 321–332.
- Callaway R.M., Ridenour W.M.* Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. № 2. P. 433–436.
- Ferreira F.C., Petreire-Jr. M.* Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models // Braz. J. Biol. 2008. V. 68. № 4. P. 1003–1012.
- Hejda M., Pysek P.* What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // Biol. Conservation. 2006. V. 132. P. 143–152.
- Hejda M., Pysek P., Jarošík V.* Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // J. of Ecology. 2009. V. 97. P. 393–403.
- Houlihan J.E., Findlay C.S.* Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // Conservation Biology. 2004. V. 18. № 4. P. 1132–1138.
- Hulme P.E., Bremner E.T.* Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal // J. of Applied Ecology. 2006. V. 43. P. 43–50.
- Kunte K.* Competition and species diversity: removal of dominant species: increases diversity in Costa Rican butterfly communities // Oikos. 2008. V. 117. P. 69–76.
- McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R. et al.* Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // Nature. 2002. V. 415. P. 68–71.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L.* Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // Ecography. 2001. V. 24. P. 633–644.
- Mills J.E., Reinartz J.A., Meyer G.A., Young E.B.* Exotic shrub invasion in an undisturbed wetland has little community-level effect over a 15-year period // Biol. Invasions. 2009. V. 11. P. 1803–1820.
- Nally R.M.* Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes // The American naturalist. 2007. V. 170. № 3. P. 79–91.
- Raybaud V., Tunin-Ley A., Ritchie M.E., Dolan J.R.* Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea // Biogeosciences. 2009. V. 6. P. 431–438.
- Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M.* Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // Ecography. 2005. V. 28. P. 573–582.
- Ricklefs R.E.* Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. 1987. V. 235. P. 167–171.
- Sagoff M.* Do non-native species threaten the natural environment? // J. of Agricultural and Environmental Ethics. 2005. V. 18. P. 215–236.
- Silliman B.R., Bertness M.D.* Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes // Conservation Biol., 2004. V. 18. P. 1424–1434.
- Smith D.M., Finch D.M., Gunning C. et al.* Post-wildfire recovery of riparian vegetation during a period of water scarcity in the Southwestern USA // Fire Ecology Special Issue. 2009. V. 5. № 1. P. 38–55.