

ВИДОВОЙ ПУЛ, ВИДОВОЕ БОГАТСТВО, ЭФФЕКТ КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ И ИНВАЗИБЕЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

© 2012 Акатов В.В.¹, Акатова Т.В.²

¹ Майкопский государственный технологический университет,
385000, г. Майкоп, Первомайская, 191, akatovmgti@mail.ru

² Кавказский государственный природный биосферный заповедник,
385000, г. Майкоп, Советская, 187, hookeria@mail.ru

Поступила в редакцию 17.05.2012

Обсуждены опубликованные данные по проблеме устойчивости растительных сообществ к внедрению чужеродных видов. Показано, что варьирование числа таких видов на небольших участках ценозов зависит от соотношения между их локальным богатством и размером видового фонда. Это соотношение было использовано для прогноза инвазibility природных растительных сообществ Западного Кавказа (альпийских низкотравных лугов и пустошей, субальпийских среднетравных лугов изолированных и неизолированных лесом высокогорных массивов и хребтов, древесного яруса горных лесов). Результаты показали, что более высоким потенциалом инвазibility характеризуются многовидовые, изолированные, эволюционно молодые и нарушенные в историческом прошлом ценозы.

Ключевые слова: растительные сообщества, видовое богатство, видовой фонд, эффект компенсации плотностью, инвазibility, Западный Кавказ.

Введение

Несмотря на то, что проникновение в растительные сообщества адвентивных (= чужеродных, иноземных) видов уже достигло глобального масштаба, имеются факты, свидетельствующие об ускорении этого процесса в последние десятилетия [Richardson, Pyšek, 2006; Lambdon et al., 2008; Sudnik-Wójcikowska et al., 2009; Борисова, 2010]. Это связано с непрерывным разрушением природных ландшафтов, заносом в регионы все новых чужеродных растений, а также с выходом из латентного периода (lag phase) видов, ранее занесенных в новые регионы, быстрым расширением их вторичных ареалов и адаптацией к новым типам местообитаний [Миркин, Наумова, 2002; Qian, Ricklefs, 2006; Richardson, Pyšek, 2006; Виноградова и др., 2009; Ткачева и др., 2011].

В последние годы распространение чужеродных организмов нередко связывают с потеплением климата [Миркин, Наумова, 2002; Kullman, 2002; Davis et al., 2005; Виноградова и др., 2009]. Данное обстоятельство активизировало изучение механизмов устойчивости или неустойчивости (инвазibility) ценозов к проникновению чужеродных видов. Важнейшей задачей таких исследований служит выявление характеристик, которые можно было бы использовать в качестве индикаторов инвазibility. Предполагается, что они позволят определять сообщества пока свободные от чужеродных видов, но потенциально уязвимые к их инвазиям, а значит правильно прогнозировать возможный масштаб и последствия данного процесса в будущем, концентрировать усилия на сохранении наиболее уязвимых в этом отношении ценозов.

Гипотезы инвазibility сообществ

Инвазibility сообществ чаще всего связывают со степенью соответствия их видового богатства количеству доступных ресурсов [Elton, 1958; Работнов, 1983; Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Бердников и др., 2002; Миркин, Наумова, 2002; Dupre et al., 2002; Brown, Peet, 2003; Davis et al., 2005]. Так, по мнению Дэвиса и других, наиболее успешно чужеродные виды внедряются в ценозы с периодическим появлением неиспользованных ресурсов (гипотеза флуктуирующих ресурсов) [Davis et al., 2000; 2005]. В пользу этой точки зрения свидетельствует значительная насыщенность такими видами, независимо от региона, часто нарушаемых сообществ (сегетальных и рудеральных сообществ, сообществ залежей, газонов, троп, обочин дорог и т. д.) [Миркин, Наумова, 2002; Rejmánek, 1989; Rejmánek et al., 2005; Pyšek et al., 2010]. Отмечается, однако, что эта гипотеза не является универсальной, поскольку ценозы с нечастыми нарушениями также могут включать чужеродные виды [Rejmánek, 1989; Meekins, McCarthy, 2001; Sax, 2002; Rejmánek et al., 2005; Gilbert, Lechowicz, 2005; Стародубцева, 2011]. Кроме того, имеются данные, что не все нарушения благоприятствуют инвазиям, а только нехарактерные для сообществ [Pyšek et al., 2010]. Наконец, высказывается мнение, что более высокая степень адвентивизации открытых сообществ может быть связана не с их особой инвазibility, а с большим числом адвентивных видов в их видовых фондах, также как и с особенностями биологии этих видов. Из-за больших возможностей трансконтинентального переноса семян в новые районы чаще попадают виды, которые на своей родине являются пионерными. Поэтому и в регионах-реципиентах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах [Rejmánek, 1989; Lonsdale, 1999; Hierro et al., 2005;

Rejmánek et al., 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Pyšek et al., 2010]. Однако в будущем ситуация может измениться в результате заноса в регионы новых видов, произрастающих на родине в климаксовых сообществах, а также из-за эволюционной адаптации к новым типам местообитаний уже присутствующих там адвентивных видов [Richardson, Pyšek, 2006; Виноградова и др., 2009; Ткачева и др., 2011; Тохтарь и др., 2011].

Другая гипотеза инвазibility была предложена Элтоном. Она акцентирует внимание на видовом богатстве ценозов. В соответствии с ней, чем выше значения этого показателя, тем выше степень использования ресурсов и ниже вероятность внедрения в них адвентивных видов [Elton, 1958]. Тестированию этой гипотезы посвящено большое число публикаций, однако изложенные в них результаты противоречивы [Stohlgren, 2002; Richardson, Pyšek, 2006]. В частности, они показывают, что сила и характер (знак) связи между числом адвентивных видов и видовым богатством в значительной мере зависят от типа сообщества [Stohlgren et al., 1999; Stohlgren, 2002; Davies et al., 2007; Vila et al., 2007], пространственного масштаба [Stohlgren et al., 1999; Rejmánek, 1996; Stohlgren, 2002; Brown, Peet, 2003; Fridley et al., 2004; Herben et al., 2004; Rejmánek et al., 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Pyšek et al., 2010; Davis, 2011] и масштаба варьирования самого видового богатства [Stohlgren, 2002]. В целом же условия среды, благоприятные для аборигенных видов, чаще оказывались благоприятными и для инородных [Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Stohlgren et al., 2003, 2008; Davis et al., 2005; Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pyšek, 2006; Davies et al., 2007; Pyšek et al., 2010; Акатов и др., 2010; Davis, 2011].

По мнению Моора с коллегами, неполное использование ресурсов

может наблюдаться в сообществах как с низким, так и с высоким видовым богатством [Moore et al., 2001]. Поэтому неоднозначность результатов проверки гипотезы Элтона может быть связана со сложностью этого феномена. С одной стороны видовое богатство определяется локальными условиями среды и количеством ресурсов (видовой емкостью, по: Работнов, 1983 или инвазibility среды, по: Davis et al., 2005), а с другой – степенью соответствия фактического числа видов в сообществах этим условиям, то есть уровнем их видовой полнотности [Работнов, 1983]. В результате, если сравнивать сообщества, сформированные в сходных условиях, но с разным числом видов из-за разного уровня полнотности, связанного, например, с разной степенью их изолированности, то следует ожидать отрицательной зависимости между видовым богатством сообществ и участием в них адвентивных видов. Напротив, если сравнивать полнотные ценозы с разным числом видов из-за разных условий среды, то зависимость между данными параметрами должна быть положительной [Moore et al., 2001; Акатов и др., 2011].

Убедительным доказательством видовой неполнотности многих растительных сообществ могут служить частые случаи инвазий, не сопровождающиеся выпадением аборигенных видов [Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005; Stohlgren et al., 2008]. К сожалению, несмотря на очевидную полезность этой характеристики для решения рассматриваемой нами задачи, она почти не используется в этом отношении [Gilbert, Lechowicz, 2005], в основном из-за проблем с ее количественной оценкой [Акатов и др., 2009а]. Вывод о неполнотности сообществ делают преимущественно на основе уже свершившихся инвазий [Sax et al., 2005; Stohlgren et al., 2008].

В ряде публикаций рассматривалось соотношение между насыщенностью

растительных сообществ адвентивными видами и характером распределения степени участия видов в формировании этих сообществ (оценивалось через показатель выравненности), в том числе, как вариант, относительным участием доминанта [Lyons, Schwartz, 2001; Foster et al., 2002; Wilsey, Polley, 2002; Smith et al., 2004; Mattingly et al., 2007]. Однако результаты исследований оказались неопределенными, поскольку в одних случаях связь между этими параметрами была положительной, а в других отрицательной или отсутствовала.

В последние годы в качестве фактора инвазibility все чаще упоминается видовой пул (фонд) сообществ [Moore et al., 2001; Smith, Knapp, 2001; Gilbert, Lechowicz, 2005; Herben, 2005; Daehler, 2006; Акатов и др., 2009а, 2010], размер которого может зависеть как от локальных условий среды, так и региональных процессов (скорости видообразования, истории сообществ, степени их изоляции и др.) [Ricklefs, 1987; Cornell, 1993; Zobel et al., 1998; Herben, 2000; Акатов и др., 2002; Акатов et al., 2005; Davis et al., 2005]. Показано, что чем больше размер видового пула сообществ, тем ниже их насыщенность адвентивными видами [Smith, Knapp, 2001; Herben, 2005; Daehler, 2006]. В частности, по мнению Хербена, разный уровень адвентивизации островных и материковых сообществ связан скорее с этим фактором, чем с числом видов на небольших участках [Herben, 2005]. Бедностью видового пула объясняют легкость внедрения инородных кальцефилов в травяной покров лесов Северной Америки, сформированных на щелочных почвах [Gilbert, Lechowicz, 2005]. Высказывается мнение, что значительный уровень адвентивизации сегетальных и рудеральных сообществ (особенно в Северной Америке) может быть результатом незавершенности формирования флористических комплексов антропогенных местообитаний [Sax, Brown, 2000; Жерихин, 2003].

Наконец, инвазительность растительных сообществ может определяться соотношением конкурентоспособности адвентивных и аборигенных видов, которое может быть различным в разных типах растительных сообществ [Richardson, Pyšek, 2006]. Так, с одной стороны во многих работах обращается внимание на конкурентные преимущества первых перед вторыми [Виноградова, 2003, 2008; Овчаренко, Золотухин, 2003; Васильева, Папченков, 2011; и др.]. Как правило, чужеродные растения характеризуются большой семенной продуктивностью, высокими темпами прорастания семян и роста; значительной экологической пластичностью и эффективностью использования ресурсов; отсутствием в новой среде опасных для них фитофагов и паразитов [Миркин, Наумова, 2002; Виноградова, 2003, 2008]. С другой – подчеркивается, что преимущество адвентивных видов редко имеет универсальный характер, и результат конкуренции между ними и аборигенными растениями в значительной мере зависит от конкретных обстоятельств [Daehler, 2003; Richardson, Pyšek, 2006]. О различном конкурентном потенциале адвентивных видов в разных сообществах свидетельствуют и наши исследования на Западном Кавказе [Акатов и др., 2009б; Акатов и др., 2012]. Их результаты показывают, что в сообществах залежей, полей однолетних культур, прирусловых отмелей среднегорного пояса этого региона адвентивные растения из группы ксенофитов характеризуются существенно более высокой конкурентной способностью по сравнению с аборигенными видами. Однако в сообществах остепненных лугов и полян их преимущества выражены слабо, а в группировках низкогорных отмелей аборигенные виды являются более конкурентоспособными по сравнению с ксенофитами. Виды другой группы – эргазиофитов – наиболее сильные позиции имеют в сообществах залежей, где они часто становятся

доминантами, однако, на полях однолетних культур они явно проигрывают местным эксплорентам, а в сообщества полян, остепненных лугов и на прирусловые отмели рек практически не проникают.

Таким образом, степень адвентивизации растительных сообществ может определяться значительным числом факторов, однако лишь немногие из них оказывают предсказуемое воздействие, могут быть количественно оценены и использованы для ее прогноза. Причем, если фитоценозы характеризуются сходным режимом нарушений, то их можно свести всего к двум: размеру видовой пулы сообществ и, с некоторыми оговорками, их видовому богатству.

Видовой пул, видовое богатство и инвазительность сообществ

Если предположить, что видовое богатство на небольших участках сообществ является результатом стохастических процессов иммиграции и вымирания видов, а также, что аборигенные и чужеродные виды экологически равноценны (то есть, если не принимать во внимание различие в их конкурентоспособности, которое, в любом случае, трудно поддается прогнозу), то соотношение между числом видов этих групп на небольших участках сообществ и в их видовых пулах должно быть одинаковым [Fridley et al., 2004]. Тогда число адвентивных видов на участках может быть определено по формуле:

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

где S_a – число адвентивных видов на участке сообщества, S – общее число видов на участке, N – число видов в видовом пуле сообщества, N_a – число адвентивных видов в видовом пуле.

Как следует из этой модели, число адвентивных видов на участках сообществ должно быть положительно связано с видовым богатством этих участков (S) и отрицательно – с размером их видовой пулы (N). Это

согласуется с предположениями, что вероятность внедрения на конкретные участки адвентивных видов должна быть выше в сообществах с более высокой емкостью (инвазибельностью) среды [Davis et al., 2005] и меньшим размером видового фонда [Herben, 2005]. Фактически, соотношение S/N определяет среднюю вероятность любого вида, в том числе адвентивного, из видового фонда размером N присутствовать на участке сообщества с видовой емкостью, соответствующей S .

Ранее мы оценили влияние параметров N_a и S/N на современную насыщенность адвентивными видами ряда травяных сообществ Западного Кавказа (открытых растительных сообществ низкогорных и среднегорных прирусловых отмелей, сообществ среднегорных полей и низкогорных остепненных лугов, полей однолетних культур и залежей) [Акатов и др., 2009а, 2010]. Результаты показали, что N_a и S/N оказывают существенное совокупное влияние на S_a и могут объяснить около 60% варьирования значений этого параметра, при этом вклад S/N составил около 30%, что выше, чем вклад S и N по отдельности [Акатов и др., 2009а, 2010].

Гипотеза видового фонда, видовая полночленность и эффект компенсации плотностью

Поскольку соотношение S/N теоретически может быть использовано для оценки потенциала инвазибельности ценозов, представляет интерес рассмотреть причины его возможного варьирования в растительных сообществах. Наиболее часто это соотношение анализируется при тестировании гипотезы видового пула, которая утверждает, что видовое богатство ценозов в значительной степени определяется размером их видового пула, слабо зависит от условий среды и биотических взаимодействий и редко достигает верхнего предела (полночленности) [Cornell, 1985, 1993; Ricklefs, 1987].

Правомерность гипотезы видового пула предполагает прямо пропорциональное соотношение между значениями S и N [Cornell, 1985, 1993; Ricklefs, 1987], а значит и примерно равный вклад рассматриваемого фактора (S/N) в устойчивость сообществ к инвазиям адвентивных видов. Если же сообщества способны достигать верхнего предела видового богатства, то, по мнению авторов этой гипотезы, следует ожидать криволинейную зависимость между S и N , когда с увеличением размера видового пула локальное богатство сначала растет, а затем достигает предела и стабилизируется [Terborgh, Faaborg, 1980; Ricklefs, 1987; Cornell, 1985; 1993]. В соответствии с последним сценарием, соотношение S/N на градиенте роста N сначала остается стабильным, а затем снижается после достижения предельных значений S , то есть локальной полночленности сообществ. Таким образом, инвазибельность всех неполночленных сообществ должна быть, в соответствии с гипотезой видового пула, примерно одинаковой. У полночленных сообществ она может варьировать в зависимости от величины N , однако во всех случаях должна быть ниже, чем у неполночленных.

Следует отметить, однако, что линейное соотношение между S и N может быть интерпретировано разным способом. Первая возможная интерпретация соответствует гипотезе видового пула, то есть S определяется N [Ricklefs, 1987; Cornell 1985, 1993]. В соответствии с другим подходом, это может быть связано с зависимостью как S , так и N от третьей переменной – условий среды [Duncan et al., 1998; Herben, 2000; Lepš, 2001; Акатов и др., 2002; Akatov et al., 2005; Davis et al., 2005]. Если это так, то разный размер видового пула (N) локально полночленных сообществ не обязательно может означать их разную инвазибельность (S/N), поскольку сообщества с высокими или низкими значениями N

могут характеризоваться пропорционально высокими или низкими значениями S .

Каковы возможные причины варьирования S/N у локально полночленных ценозов? Во-первых, равновесие между S и N может быть нарушено в результате несоответствия темпов изменения этих параметров в ответ на изменения условий среды (например, климата) из-за более высокой чувствительности к таким изменениям S по сравнению с N . Во-вторых, если относительно малый размер пула сообществ связан не с низкой продуктивностью среды, а, например, с изоляцией или эволюционной молодостью сообществ. В ряде работ обращается внимание на более высокую чувствительность к этим факторам N по сравнению с S [Terborgh, Faaborg, 1980; Shurin et al., 2000; Grace, 2001; He et al., 2005; Akatov et al., 2005]. В частности, Herben [2005] отмечает, что островные сообщества благодаря изоляции обычно имеют меньший размер видового пула, чем материковые, что, однако, не обязательно ведет к аналогичным различиям в локальном видовом богатстве. В качестве вероятной причины относительной устойчивости богатства сообществ на небольших участках (S) к снижению размера их видовых пулов (N) можно рассматривать эффект компенсации плотностью (ЭКП), то есть, когда выпадение из видового пула одних видов сопровождается ростом обилия и встречаемости других [MacArthur, Wilson, 1963; MacArthur et al., 1972; Soule, 1986; Чернов, 2005; Gonzalez, Logeau, 2009]. Поскольку S/N отражает среднюю встречаемость (вероятность нахождения) видов сообществ (их пулов) на маленьких участках, следствием проявления ЭКП будет рост значений данного показателя. Ранее на примере открытых и сомкнутых травяных сообществ и древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа

мы показали, что эффект компенсации плотностью, если он проявляется, затрагивает как аборигенные, так и адвентивные виды растений, а, соответственно, способствует росту численности последних [Акатов и др., 2009а; Акатов, Акатова, 2010].

Следует отметить, что хотя ЭКП известен уже около 50 лет [MacArthur, Wilson, 1963; MacArthur et al., 1972], вопрос о причинах его возникновения все еще остается открытым. В частности, высказывается мнение, что процессы компенсации характерны не только для изолированных или молодых, но и для маловидовых сообществ экстремальных условий [Чернов, 2005]. Предполагается, что на таких местообитаниях произрастает небольшое число весьма многочисленных видов. Если это так, то сформированные ими сообщества должны характеризоваться относительно высокими значениями S/N , а, соответственно, и относительно высоким потенциалом инвазibility. То есть, если данное предположение верно, то в случае появления в видовых пулах сообществ экстремальных местообитаний адвентивных видов, можно ожидать, что они будут иметь высокие встречаемость и обилие на локальных участках.

Таким образом, независимо от факторов, определяющих S/N , можно ожидать как относительной стабильности, так и существенного варьирования значений этого параметра у разных сообществ в разных регионах, а значит разного уровня их инвазibility. Следует отметить, однако, что, несмотря на широкое обсуждение гипотезы видового пула и эффекта компенсации плотностью, фактические данные по локальному и региональному богатству растительных сообществ или структуре встречаемости их видов приводятся очень редко.

В одной из таких работ анализируется соотношение между локальным видовым богатством,

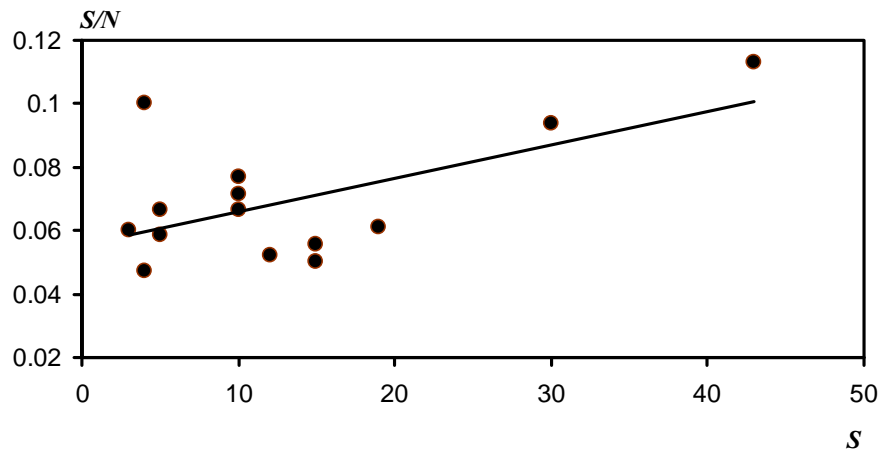


Рис. 1. Соотношение между S и S/N у фитоценозов лугов, пустошей, болот и лесов Эстонии (по данным Partel et al., 1996).

S – локальное видовое богатство (число видов на площадках 1 м^2), N – размер регионального видовой фонда сообществ (оценивался на основе шкал Элленберга).

актуальным и региональным видовым пулом для 14 типов сообществ Эстонии: 6 типов объединяют травяные сообщества (лугов, пустошей и олиготрофных болот) и 8 – лесные (сухие и заболоченные сосновые, бореальные еловые, неморальные смешанные и другие типы леса) [Partel et al., 1996]. Локальное видовое богатство оценивалось авторами на площадках 1 м^2 , региональный видовой пул – на основе шкал Элленберга. Мы значения этих параметров определили по графикам, представленным в данной работе. Как показали расчеты, максимальными значениями S/N характеризуются многовидовые луговые сообщества на известняках (0.11) и маловидовые сообщества олиготрофных болот (0.10), минимальными – сухие сосновые леса с брусникой (0.05). В большинстве же сообществ значения S/N очень сходны и составляют 0.6–0.7. При этом между S и S/N наблюдается статистически значимая положительная зависимость ($r = 0.603$, $P < 0.05$, без участка олиготрофного болота – $r = 0.804$, $P < 0.01$) (рис. 1). То есть, многовидовые сообщества в среднем должны характеризоваться несколько более высоким потенциалом инвазibility по сравнению с маловидовыми.

Потенциал инвазibility растительных сообществ Западного Кавказа

В настоящее время на Западном Кавказе, также как и в других регионах, подавляющее большинство адвентивных видов растений произрастает в часто нарушаемых растительных сообществах (полей и залежей, низкогорных пастбищ, отмелей рек, прирусловых лесов, вдоль дорог и т. д.) [Акатов и др., 2010, 2011]. В данном разделе статьи мы предприняли попытку сопоставить на основе описанного выше подхода потенциал инвазibility природных или слабо нарушенных сообществ пока еще преимущественно свободных от таких видов, в том числе: 1) альпийских лугов и пустошей; 2) субальпийских среднетравных лугов изолированных и неизолированных высокогорных массивов; 3) древесного яруса лесных фитоценозов различных типов. Фактический материал по высокогорным сообществам был собран на высокогорных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Большая и Малая Лаба, семь из которых площадью 0.01–36.5 км^2 были изолированы от других массивов лесной растительностью. Описания производили на однородных участках растительности, в пределах

которых закладывали 25 площадок по 16 м² и 25 площадок по 0.5 м². В качестве параметра S рассматривали среднее число видов на площадках 0.5 м², N – общее число видов на площадках 16 м². Таким образом, N в данном случае оценен для площади 400 м² и примерно отражает размер актуального видового фонда сообществ. Фактический материал по древесному ярусу лесных фитоценозов собирался на всей территории Западного Кавказа. Параметры S и N для каждого типа лесных сообществ оценивали на основе 130–170 описанных участков площадью 300 м²: S – среднее число видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на уровне груди на 300 м², N – общее число таких видов, зарегистрированных в пределах участков. N в этом случае примерно отражает размер регионального видового пула. Общая характеристика высокогорных сообществ имеется в работах В.В. Акатова и др. [2003а] и V.G. Onipchenko [2002]; изолированных высокогорных массивов – В.В. Акатова и Т.В. Акатовой [1999]; лесных сообществ – И.А. Грудзинской [1953], К.Ю. Голгофской [1967], М.В. Придни [1980], О.С. Гребенщикова и др. [1990], М.С. Бебия [2002] и др.

На основе данных о видовом пуле и локальном видовом богатстве описанных сообществ и, используя представленное выше уравнение, мы определили ожидаемое число адвентивных видов на участках в случае, если в их видовой фонды поступит по 5 видов таких растений. При этом мы предположили, что это приведет к увеличению размера пулов сообществ на соответствующее число видов, однако не окажет влияния на видовое богатство небольших участков. Краткое обоснование данного предположения представлено выше. Добавим лишь, что об этом свидетельствуют результаты исследований и в области инвазийной экологии. Из них следует, что на значительных по площади участках сообществ между числом адвентивных и аборигенных

видов обычно наблюдается положительная зависимость, но с уменьшением размера участков она меняется на отрицательную; то есть внедрение адвентивных видов во втором случае сопровождается выпадением аборигенных [Moore et al., 2001; Gilbert, Lechowicz, 2005].

Результаты расчетов представлены на рисунках 2 и 3 и в таблицах 1–3. Из рисунка 2 и таблиц 1 и 3 следует, что: 1) многовидовые высокогорные растительные сообщества, также как и сообщества Эстонии, характеризуются в среднем более высокими значениями соотношения S/N , и поэтому между локальным богатством высокогорных сообществ и потенциалом их инвазibility наблюдается положительная зависимость; 2) изолированные сообщества являются в среднем более инвазibility, чем неизолированные; 3) альпийские луга и пустоши являются в среднем более инвазibility, чем субальпийские. Первый и второй выводы хорошо согласуются с результатами эмпирических обобщений, свидетельствующими, что многовидовые сообщества обычно включают большее число адвентивных видов, чем маловидовые [Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Pyšek et al., 2010; и др.], а также, что степень адвентивизации островных флор обычно выше, чем континентальных [Sax, Brown, 2000; Миркин, Наумова, 2002; Sax et al., 2005]. Что касается более высоких значений S/N у сообществ альпийских лугов и пустошей, чем у среднетравных субальпийских лугов, и, как следствие, предположительно более высокой инвазibility первых относительно вторых, то это может быть связано с двумя причинами. Во-первых, с относительно небольшим размером альпийских растений и, соответственно, более высокой плотностью их особей на участках; во-вторых, возможно с меньшим эволюционным возрастом альпийских фитоценозов относительно субальпийских [Голмачев, 1958; Гагнидзе, 1974; Стародубцев, 1991; Акатов и др., 2003б].

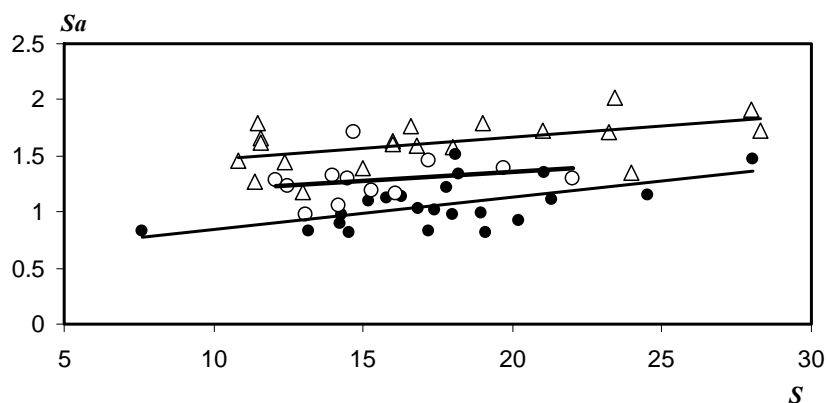


Рис 2. Соотношение между общим числом видов растений (S) и ожидаемым числом адвентивных видов (S_a) на участках высокогорных сообществ 0.5 м^2 .

Черные кружки – субальпийские луга неизолированных высокогорных массивов, белые – изолированных, белые треугольники – сообщества альпийских лугов и пустошей.

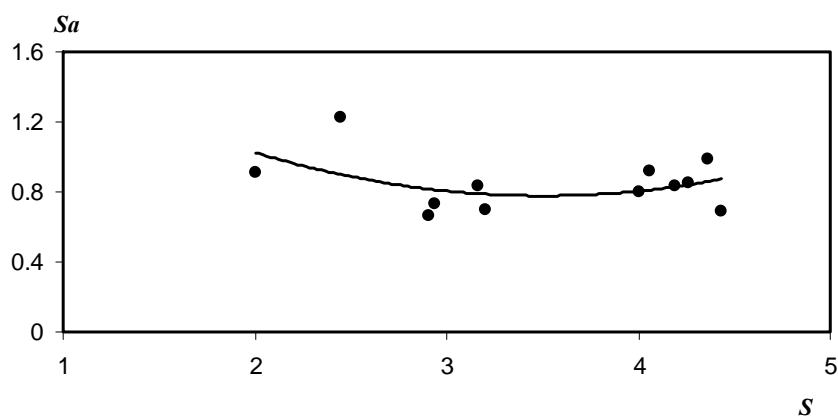


Рис 3. Соотношение между общим числом видов деревьев (S) и ожидаемым числом адвентивных видов (S_a) на участках лесных фитоценозов 300 м^2 .

Из рисунка 3 и таблиц 2 и 3 следует, что ожидаемое число адвентивных видов деревьев на участках 300 м^2 в рассматриваемых лесных фитоценозах варьирует не сильно – преимущественно от 0.8 до 1.2. Наиболее низкими значениями S/N и, соответственно, потенциалом инвазibility (S_a),

характеризуются сообщества со средним видовым богатством на участках 300 м^2 (2.9–3.2 вида), более высокими значениями этих параметров – сообщества с относительно высоким (4–4.4 вида) и относительно низким видовым богатством (2–2.5 вида). К первым относятся нижнегорные

Таблица 1. Видовой фонд, видовое богатство и потенциал инвазibility высокогорных растительных сообществ

Сообщества	n	N	S	S/N	S_a
Субальпийские луга					
– неизолированных массивов	22	78.7	17.6	0.23	1.1
– изолированных массивов	12	56	15.5	0.28	1.3
Альпийские луга и пустоши	21	49.8	17.9	0.36	1.6

Обозначения: n – число участков; N – общее число видов растений, произрастающих на площади 400 м^2 ; S – среднее число видов на площадках 0.5 м^2 ; S_a – ожидаемое среднее число адвентивных видов растений на участках 0.5 м^2 (отражает потенциал инвазibility сообществ).

Таблица 2. Видовой фонд, видовое богатство и потенциал инвазивности древесного яруса лесных фитоценозов

Сообщества, доминирующие виды (высота над ур. м., м)	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>S/N</i>	<i>S_a</i>
Субсредиземноморские леса: – <i>Pinus pallasiana</i> , <i>Pinus pityusa</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (20–200)	140	20	4.2	0.21	0.84
– <i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (50–200)	150	20	4.0	0.20	0.80
Колхидские леса: – <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus orientalis</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Buxus colchica</i> (100–500)	170	27	4.4	0.16	0.69
– <i>Castanea sativa</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus orientalis</i> , <i>Quercus petraea</i> (100–1000)	160	17	4.1	0.24	0.92
Низкогорные леса северного макросклона: – <i>Quercus robur</i> , <i>Carpinus betulus</i> (100–300)	170	17	4.4	0.26	0.99
– <i>Quercus petraea</i> (300–1000)	140	20	4.3	0.21	0.85
– <i>Fagus orientalis</i> (400–700)	170	17	2.9	0.17	0.66
Среднегорные леса южного макросклона: – <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1000–1800)	150	15	2.9	0.20	0.74
Среднегорные леса северного макросклона: – <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (700–1200)	140	18	3.2	0.18	0.70
– <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1200–1500)	140	14	3.2	0.23	0.83
Верхнегорные и субальпийские леса: – <i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1500–1900)	170	5	2.5	0.49	1.23
– <i>Betula litwinowii</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1700–2200)	130	6	2	0.33	0.91

Обозначения: *n* – число участков; *N* – общее число видов деревьев, зарегистрированных на 130–170 площадках 300 м²; *S* – среднее число видов на площадках; *S_a* – ожидаемое среднее число адвентивных видов деревьев на участках 300 м² (отражает потенциал инвазивности сообществ).

Таблица 3. Соотношение между видовым богатством и потенциалом инвазивности растительных сообществ

Сообщества (фитогруппировки)	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Среднетравные луга			
– неизолированных массивов	22	0.569	< 0.01
– изолированных массивов	12	0.250	
Низкотравные луга и пустоши	21	0.549	< 0.05
Древесный ярус лесов			
– в целом	12	–0.191	
– нижнегорных и среднегорных	10	0.558	< 0.1

Обозначения: *n* – объем выборки (число участков травяной растительности, типов лесных фитоценозов); *r* – коэффициент корреляции Пирсона; *P* – уровень достоверности.

буковые и среднегорные буково-пихтовые леса; ко вторым – нижнегорные сообщества: субсредиземноморские леса Черноморского побережья, полидоминантные леса южного макросклона с *Castanea sativa* и нижнегорные дубовые леса северного макросклона; к третьим – верхнегорные и субальпийские леса обоих макросклонов. Исключение составляют влажные широколиственные леса южного макросклона с самшитовым подлеском. Они характеризуются высоким видовым богатством, но относительно низким значением S/N и, предположительно, относительно высокой устойчивостью к внедрению адвентивных видов.

Можно предположить, что разное соотношение между видовым богатством и размером видовой пулы древесного яруса лесных фитоценозов связано с историей их формирования. Так, наиболее древними из них считаются буковые и буково-пихтовые леса [Колаковский, 1974; Мишич, 1974; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Бебия, 2002]. Имеются палеонтологические данные, свидетельствующие о том, что в горах умеренных широт подобные леса в виде особого пояса существовали уже с олигоцена или даже эоцена [Юрцев, 1972; Сябряй, 1992]. Во время похолодания в плиоцене и оледенений плейстоцена произошло вымирание некоторых видов, однако почти общепризнано, что смены растительности в течение плиоцена и плейстоцена протекали спокойнее именно на больших высотах [Юрцев, 1972; Мишич, 1974; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980]. Обедненный видовой пул (относительно S) низкогорных субсредиземноморских, дубовых, а также полидоминантных лесов Западного Кавказа может быть результатом климатических колебаний в плейстоцене [Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Гребенщиков и др., 1990], а верхнегорных и субальпийских – эволюционной молодости и, как следствие, незавершенности процесса их

формирования. Считается, что эти лесные сообщества сформировались только в начале плейстоцена, возможно – в конце плиоцена [Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Клеопов, 1990].

Заключение

Итак, в значительном числе публикаций показано, что число чужеродных видов на участках растительных сообществ в основном положительно связано с их видовым богатством и отрицательно – с размером видовой пулы. Соответственно, изменение значений одного из этих параметров при относительной стабильности другого должно неизбежно влиять на потенциал инвазивности растительных сообществ. Поэтому представлялось логичным рассмотреть соотношение между локальным богатством и размером видовой пулы в качестве возможного индикатора устойчивости (неустойчивости) фитоценозов к проникновению в них таких видов. В данной работе мы предприняли попытку оценить на этой основе уязвимость некоторых природных и малонарушенных растительных сообществ Западного Кавказа к внедрению чужеродных видов. Расчеты показали, что в случае расширения в регионе эколого-ценотического спектра таких видов, чаще их можно будет встретить в многовидовых, изолированных, эволюционно молодых или в нарушенных в историческом прошлом ценозах. Таким образом, полученные результаты в целом хорошо согласуются с представлениями о современной структуре адвентивизации растительного покрова. Однако все же они основываются на ограниченном по объему и географии фактическом материале. Представляет интерес продолжение исследований в данном направлении.

При подготовке публикации использованы результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 97-04-48360, 07-04-00449, 12-04-00204).

Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 3. С. 32–37.
- 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., Ескин Н.Б. Состав и видовое богатство растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Кавказского заповедника и сопредельных территорий // Тр. Кавк. гос. прир. биосф. зап-ка. Сочи, 2003а. Вып. 17. С. 216–239.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели // Новые технологии. 2009б. № 2. С. 89–93.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы варьирования числа адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа // Экология. 2010. № 5. С. 344–351.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. №2. С. 2–15.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полночленности и потенциал инвазibility растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // Журн. общ. биол. 2009а. Т. 70. № 4. С. 328–340.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 2. С. 112–121.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2003б. Т. 64. № 4. С. 308–317.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство лесных фитоценозов Западного Кавказа и участие в них адвентивных видов древесных растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 1. С. 28–33.
- Бебия С.М. Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во Московского гос. ун-та леса, 2002. 270 с.
- Бердников С.В., Кузнецова И.С., Селютин В.В. Математическое моделирование процесса интродукции чужеродных популяций в сложившиеся биологические сообщества // Известия ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2002. Т. 118. № 2. С. 72–80.
- Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 4. С. 2–10.
- 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. Инвазibility естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы конференции. Пенза. 2008. С. 17–19.

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС. 2009. 494 с.
- Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 276 с.
- Галушко А.И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь: Изд.-во СГУ, 1976. С. 5–130.
- Голгофская К.Ю. Растительность полосы верхнего предела леса в Кавказском заповеднике // Бот. журн. 1967. № 2. С. 202–214.
- Гребенщиков О.С., Шанина А.А., Белоновская Е.А. Леса крайней западной части Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М., 1990. С. 63–84.
- Грудзинская И.А. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М., 1953. С. 5–187.
- Долуханов А.Г. Колхидский подлесок. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 262 с.
- Жерихин В.В. Механизмы филоценогенеза // Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2003. С. 448–459.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. Думка, 1990. 352 с.
- Колаковский А.А. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбил. ин-та леса. Тбилиси, 1974. Т. 21. С. 98–115.
- Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып.1. 1941. С. 61–144.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.
- Мишич В. Реликтовые полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценотической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова // Тр. Тбил. ин-та леса. Тбилиси: Мецниереба, 1974. Т. 21. С. 116–127.
- 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.
- Придня М.В. Леса субальпийского пояса // Растительные ресурсы. Ч.1. Леса. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 1980. С. 225–238.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Ратиани Н.К. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 236 с.
- Стародубцев В.Н. Ветреницы: систематика и эволюция. Л.: Наука, 1991. 200 с.
- Стародубцева Е.А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. С. 181–185
- Сябряй С.В. Происхождение горно-таежных лесов Карпат // Бюл. Моск. общества испыт. природы, отд. биол. 1992. Т. 97. № 3. С. 92–100.

- Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В. Изменчивость морфометрических признаков *Galega orientalis* Lam. в некоторых популяциях естественного и вторичного ареала // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. 186–193.
- Толмачев А.И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 316–360.
- Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К., Грошенко А.С. Микроэволюция и инвазивность видов рода *Oenothera* L. в Европе // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. № 2. 194–206.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Юрцев Б.А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1455–1470.
- Akatov V., Chefranov S., Akatova T. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecology. 2005. V. 181. № 1. P. 9–22.
- Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. V. 84. № 1. P. 32–39.
- Cornell H.V. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // Amer. Natur. 1985. V. 126. P. 565–569.
- Cornell H.V. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago University Press, 1993. P. 243–253.
- Daehler C.C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration // Annual Review of Ecology and Systematics. 2003. V. 34. 183–211.
- Daehler C.C. Invisibility of tropical islands by introduced plants: partitioning the influence of isolation and propagule pressure // Preslia. 2006. V. 78. P. 389–404.
- 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. Researching invasive species 50 years after Elton: a cautionary tale. Chapter 20 // Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton / Eds. D.M. Richardson. Blackwell Publishing Ltd. 2011. P. 269–276.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // Journal 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.
- Duncan R.P., Buckley H.L., Ulrich S.C., Stewart G.H. Small-scale species richness in forest canopy gaps: the role of niche limitation versus the size of the species pool // Journal of Vegetation Science. 1998. V. 9. P. 455–460.
- Dupre C., Wessberg C., Diekmann M. Species richness in deciduous forests: effects of species pools and environmental variables // Journal of Vegetation Science. 2002. V. 13. P. 505–516.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London. 1958. 181 p.
- Foster B.L., Smith V.H., Dickson T.L. et al. Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. // Oikos. 2002. V. 99. P. 300–307.

- 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.
- Gonzalez A., Loreau M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2009. V. 40. P. 393–414.
- Grace J.B. Difficulties with estimating and interpreting species pools and the implications for understanding patterns of diversity // *Folia Geobotanica*. 2001. V. 36. P. 71–83.
- He F., Gaston K.J., Connor E.F., Srivastava D.S. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale // *Ecology*. 2005. V. 86. P. 360–365.
- Herben T. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect // *Journal of Vegetation Science*. 2000. V. 11. P. 123–126.
- Herben T. Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects // *Ecology Letters*. 2005. V. 8. P. 909–917.
- Herben T., Mandak B., Bimova K., Munzbergova Z. Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data // *Ecology*. 2004. V. 85. 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. V. 93. P. 5–15.
- Kullman L. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes // *Journal of Ecology*. 2002. V. 90. P. 68–77.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C. et al. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. V. 80. P. 101–149.
- Lepš J. Species-pool hypothesis: limits to its testing // *Folia Geobotanica*. 2001. V. 36. P. 45–52.
- Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
- Lyons K.G., Schwartz M.W. Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance // *Ecology Letters*. 2001. V. 4. P. 358–365.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas // *Ecology*. 1972. V. 53. P. 330–342.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. 1963. V. 17. № 4. P. 373–387.
- Mattingly W.B., Hewlate R., Reynolds H.L. Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 1164–1170.
- 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.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J.H., Loreau M. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // *Oikos*. 2001. V. 94. P. 303–314.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus // *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zürich: Stiftung Rubel*, 2002. 168 p.
- Partel M., Zobel M., Zobel K., van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities // *Oikos*. 1996. V. 75. P. 111–117.
- Pyšek P., Chytrý M., Jarošík V. Habitats and land use as determinants of plant invasions in the temperate zone of Europe. Chapter 6. // *Bioinvasions and Globalization*.

- Ecology, economics, management, and policy / Eds. C. Perrings, H. Mooney, M. Williamson. Oxford University Press. 2010. P. 66–79.
- Qian H., Ricklefs R.E. The role of exotic species in homogenizing the North American flora // *Ecology Letters*. 2006. V. 9. P. 1293–1298.
- Rejmánek M. Invasibility of plant communities // *Biological invasions: a global perspective*. Published by J. Wiley and Sons. Ltd. 1989. P. 369–388.
- Rejmánek M. Species richness and resistance to invasions // *Diversity and processes in tropical forest ecosystems* / Eds. G.H. Orians, R. Dirzo, J.H. Cushman. Berlin: Springer-Verlag, 1996. P. 153–172.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // *Vegetation ecology* / Eds. van der Maarel. Oxford: Blackwell, 2005. P. 332–355.
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography*. 2006. V. 30. № 3. P. 409–431.
- Ricklefs R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. 1987. V. 235. P. 167–171.
- Ricklefs R.E., Schluter D. Species diversity: regional and historical influences // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1993. P. 350–362.
- Sax D.F. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile // *Diversity and Distributions*. 2002. V. 8. P. 193–210.
- Sax D.F., Brown J.H. The paradox of invasion // *Global Ecology and Biogeography*. 2000. V. 9. P. 363–371.
- Sax D.F., Brown J.H., White E., Gaines S.D. The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity. Chapter 17 // *Species invasions: insights into Ecology, Evolution and Biogeography* / Eds. D.F. Sax, S.D. Gaines. Snauer Associates, Sunderland, MA, 2005. P. 447–465.
- Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. V. 18. № 11. P. 561–566.
- Shurin J.B., Havel J.E., Leibold M.A., Pinel-Alloul B. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation // *Ecology*. 2000. V. 81. № 11. P. 3062–3073.
- Smith M.D., Knapp A.K. Size of the local species pool determines invasibility of a C₄-dominated grassland // *Oikos*. 2001. V. 92. P. 55–61.
- Smith M.D., Wilcox J.C., Kelly T., Knapp A.K. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie // *Oikos*. 2004. V. 106. P. 253–262.
- Soule M.E. Community processes // Soule M.E. *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 1986. P. 304–308.
- Stohlgren T.J. Beyond theories of plant invasions: lessons from natural landscapes // *Comments of Theoretical Biology*. 2002. V. 7. P. 355–379.
- Stohlgren T.J., Binkley D., Chong G.W. et al. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity // *Ecological Monographs*. 1999. V. 69. P. 25–46.
- Stohlgren T.J., Barnett D.T., Kartesz J.T. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2003. V. 1. P. 11–14.
- Stohlgren T.J., Barnett D.T., Jarnevich C.S. et al. The myth of plant species saturation // *Ecology Letters*. 2008. V. 11. P. 313–326.
- Sudnik-Wójcikowska B., Moysiyanenko I., Slim P.A., Moraczewski I.R. Impact of the invasive species *Elaeagnus angustifolia* L.

on vegetation in Pontic desert steppe zone (Southern Ukraine) // *Pol. J. Ecol.* 2009. V. 58. № 2. P. 377–377.

Terborgh J.W., Faaborg J. Saturation of bird communities in the West Indies // *Amer. Natur.* 1980. V. 116. P. 178–195.

Vila M., Pino J., Font X. Regional assessment of plant invasions across different habitat types // *Journal of Vegetation Science.* 2007. V. 18. P. 35–42.

Wilsey B.J., Polley H.W. Reductions in grassland species evenness increases dicot seedling invasion and spittle bug infestation. // *Ecology Letters.* 2002. V. 5. P. 676–684.

Zobel M., van der Maarel E., Dupre C. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science.* 1998. V. 1. P. 55–66.

SPECIES POOL, SPECIES RICHNESS, DENSITY COMPENSATION AND INVISIBILITY OF NATURAL PLANT COMMUNITIES

© 2012 Akatov V.V.¹, Akatova T.V.²

¹ Maikop State Technological University
385000, Maikop, Pervomaiskaya 191, e-mail: akatovmgti@mail.ru

² Caucasus State Reserve
385000, Maikop, Sovetskaya 187, e-mail: hookeria@mail.ru

The published data on resistance of plant communities to invasions are discussed. It is shown that variation in saturation with alien species on small areas of communities depends on the ratio: species richness – species pool. This ratio was used for estimation of the invisibility potential of the Western Caucasian natural plant communities (alpine heaths and low-grass meadows, subalpine middle-grass meadows on isolated by forest communities and not isolated high mountain ranges, tree layer of plain and mountain forests). The results show that the higher invasiveness potential is characteristic for communities with high species richness, and isolated, evolutionary young and broken in the historical past communities.

Key words: plant communities, species richness, species pool, density compensation effect, invasiveness, the Western Caucasus.