ЭКОЛОГИЯ, 2010, № 5, с. 344–351

УДК 581.554

ФАКТОРЫ ВАРЬИРОВАНИЯ ЧИСЛА АДВЕНТИВНЫХ ВИДОВ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2010 г. В. В. Акатов*, Т. В. Акатова, Т. Г. Ескина****

**Майкопский государственный технологический университет*
385000 г. Майкоп, ул.Первомайская, 191
E-mail: akatovmgti@mail.ru
***Кавказский государственный природный биосферный заповедник*
385000 г. Майкоп, ул.Советская, 187

Поступила в редакцию 13.04.2009 г.

В качестве показателя насыщенности травяных сообществ Западного Кавказа адвентивными видами использовали их число на площадках размером 0.5 м^2. Из факторов, определяющих варьирование данного параметра, рассматривали проективное покрытие травостоя, видовое богатство сообществ на площадках размером 0.5 м^2, число адвентивных и аборигенных видов на площадках размером 15 м^2. Анализ фактического материала выполнен с использованием методов простого и множественного регрессионного анализа. Показано, что варьирование насыщенности небольших участков травяных сообществ адвентивными видами в значительной степени определяется числом таких видов на более крупных площадках, видовой емкостью и уровнем полночленности сообществ.

Ключевые слова: адвентивные виды, травяные сообщества, видовая емкость, видовая полночленность, проективное покрытие, Западный Кавказ.

Адвентивизация растительного покрова может иметь серьезные последствия как для аборигенных видов растений регионов-реципиентов, так и для здоровья и экономического благополучия их населения (Davis et al., 2000; Миркин, Наумова, 2002; Шварц, 2004). Поэтому ответ на вопрос, почему одни сообщества более насыщены адвентивными видами, чем другие, имеет не только научное, но и практическое значение, и активно обсуждается экологами в последние годы (Миркин, Наумова, 2002; Réjmánek et al., 2005; Richardson, Pysek, 2006). Предполагается, что исследования в этом направлении приведут к пониманию механизмов устойчивости биологических сообществ к инвазиям таких видов, а значит, к объективной оценке ожидаемого масштаба и степени опасности данного процесса.

Пожалуй, наиболее популярной и дискуссионной идеей в этом отношении является гипотеза видового разнообразия Элтона. В соответствии с ней чем выше видовое богатство ценозов, тем выше степень использования ресурсов и уровень межвидовой конкуренции, тем ниже вероятность внедрения в них адвентивных видов (Elton, 1958). Однако следует отметить, что ее проверка не дала однозначных результатов. В частности, они свидетельствуют о том, что неполное использование ресурсов может наблюдаться как в бедных, так и в богатых видами ценозах (Moore et al., 2001), а также что сила и характер (знак) связи между числом адвентивных видов и видовым богатством сообществ в значительной мере зависят от типа сообщества (Davies et al., 2007; Vila et al., 2007) и пространственной шкалы (Brown, Peet, 2003; Fridley et al., 2004; Herben et al., 2004; Réjmánek et al., 2005). Например, если на маленьких участках сообществ (до 1 м^2) зависимость между ними действительно может быть отрицательной (но не всегда: Davies et al., 2007), то с увеличением размера площадок обычно меняется на положительную. В целом же факторы среды, обусловливающие высокую видовую емкость сообществ, чаще благоприятны и для иноземных видов (Sax, Brown, 2000; Brown, Peet, 2003; Gilbert, Lechowicz, 2005; Richardson, Pysek, 2006; Davies et al., 2007).

Многочисленные наблюдения также показывают, что наибольшее число адвентивных видов растений произрастает в периодически нарушаемых открытых сообществах (сегетальные и рудеральные сообщества, сообщества залежей, обочин дорог, отмелей рек и т.д.), которые являются начальными стадиями первичных и вторичных сукцессий (Миркин, Наумова, 2002; Réjmánek et al., 2005). Считается, что это может быть связано с появлением на них неиспользованных ресурсов (Davis et al., 2000; 2005) или низким уровнем конкуренции между видами (Миркин, Наумова, 2002).

По мнению Т.А. Работнова (1983), внедрению в растительные сообщества новых видов может способствовать их видовая неполночленность, связанная с изолированностью сообществ или бедностью их видовых фондов. В пользу данной точки зрения свидетельствуют высокая степень адвентивизации островных флор (Sax, Brown, 2000; Миркин, Наумова, 2002; Sax et al., 2005) и многочисленные случаи инвазий, не сопровождающиеся выпадением аборигенных видов (Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005). Существует мнение, что высокий уровень адвентивизации сегетальных сообществ может быть связан с их эволюционной молодостью, а соответственно и неполночленностью их видовых фондов (Sax, Brown, 2000; Жерихин, 2003).

Наконец, нельзя не упомянуть точку зрения, согласно которой степень насыщенности адвентивными видами растительных сообществ на локальных участках в значительной мере определяется числом таких видов в регионе, способных произрастать в тех или иных условиях и поставлять диаспоры на участки сообществ (Usher et al., 1988; Lonsdale, 1999; Meekins, McCarthy, 2001; Hierro et al., 2005; Richardson, Pysek, 2006). Если данное предположение верно, то более высокая насыщенность адвентивными видами одних сообществ по сравнению с другими необязательно свидетельствует об их более высокой внутренней инвазибельности (Richardson, Pysek, 2006). В частности, из-за больших возможностей для трансконтинентального переноса семян лидирующие позиции в адвентивизации растительного покрова регионов занимают эксплеренты, большинство из которых на своей родине являются видами начальных стадий восстановительных сукцессий. Поэтому и в акцепторных регионах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах (Baker, 1965 – цит. по Réjmánek, 1989; Réjmánek et al., 2005). Следовательно, более высокая степень адвентивизации таких сообществ может быть связана не с их особой инвазибельностью, а с большим числом адвентивных видов в их видовых фондах.

В большинстве публикаций, посвященных рассматриваемой нами проблеме, анализируется лишь один из возможных факторов, потенциально способных влиять на насыщенность сообществ адвентивными видами (Davis et al., 2000; Brown, Peet, 2003; Fridley et al., 2004; Herben et al., 2004; Акатов, Акатова, 2008; и др.). Мы предприняли попытку рассмотреть совместное влияние нескольких факторов на число адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа, а также оценить относительную роль каждого из них. При этом анализ был проведен как на уровне отдельных сообществ, так и на межценотическом уровне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фактический материал был собран на Западном Кавказе в бассейнах рек Белая, Киша, Малая Лаба, Шепси, Псезуапсе, Западный Дагомыс в различных сообществах: открытые растительные сообщества (группировки) низкогорных прирусловых отмелей рек южного (Шепси, Псезуапсе, Западный Дагомыс) и северного (Белая) макросклонов, среднегорных прирусловых отмелей рек Малая Лаба и Белая; сообщества среднегорных полян и низкогорных остепненных лугов, используемых под сенокошение или выпас (бассейны рек Белой и Киши); сообщества полей однолетних культур (пшеницы, кукурузы, подсолнечника, сои) и залежей (бассейн р. Белой).

Описания сообществ выполняли на площадках размером 15 м^2, в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м^2. На большой и маленьких площадках отмечали виды и глазомерно оценивали общее проективное покрытие растений (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее). При выборе мест закладки площадок мы стремились к тому, чтобы в пределах каждого типа сообществ были описаны участки с разным числом адвентивных видов. Общее количество описанных больших площадок с присутствием адвентивных видов составило 128, из них на прирусловых отмелях низкогорного пояса – 38, прирусловых отмелях среднегорного пояса – 26, на полянах и остепненных лугах – 16, полях – 25, залежах – 23. Максимальное расстояние между описанными участками низкогорных отмелей р. Белой не превышает 0.5 км, остепненных лугов – 5 км, остальных сообществ – более 20 км.

На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей: S – среднее число всех видов растений на площадках 0.5 м^2; S_a – среднее число адвентивных видов растений на этих площадках; N_a и N_n – число адвентивных и аборигенных видов растений на площадках 15 м^2; Cov – общее проективное покрытие растений на больших участках; P_a – общее число адвентивных видов растений, встреченных на всех описанных площадках в пределах определенного типа местообитаний.

В качестве показателя насыщенности сообществ адвентивными видами мы использовали их число на площадках 0.5 м^2 (S_a). Число адвентивных видов на крупных участках сообществ (15 м^2) рассматривали в качестве показателя, отражающего размер актуального фонда таких видов (под актуальным видовым фондом понимают число видов, произрастающих в пределах границ сообщества и поставляющих диаспоры на его участки: Partel et al., 1996; Zobel et al., 1998). При выборе размеров малой и большой площадок исходили из того, что для оценки влияния видового богатства на число адвентивных видов желательно ис-

пользовать площадки менее 1 м^2 (Levine, 2000; Brown, Peet, 2003; Réjmánek et al., 2005; Davies et al., 2007), а для определения размера актуального видового фонда сообществ – максимально крупные площадки, при этом условия среды и растительность в пределах больших площадок должны оставаться максимально однородными. Выбор относительно небольшого размера площадок для оценки N_a (15 м^2) в нашем случае является вынужденным. Он связан с пространственной неоднородностью сообществ прирусловых отмелей, а также с фрагментарным характером и малым размером сохранившихся в районе исследования участков остепненных лугов (вдоль крутых берегов рек, между полями сельскохозяйственных культур, лесополосами и т.д.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 и 2 приведены данные по составу и видовому богатству изученных сообществ, распространению адвентивных видов и их числу на участках разной площади. Из 22 адвентивных видов, присутствующих в описаниях сообществ, большинство растений (18 видов, или более 80%) выходцы с американского континента, остальные происходят из Восточной и Малой Азии и Средиземноморья. Чуть более половины видов (55%) являются растениями первых стадий восстановительных сукцессий, остальные – выходцы из культуры (сельскохозяйственные, технические, декоративные).

Наибольшее суммарное число адвентивных видов (P_a) было выявлено в сообществах полей и залежей (16 и 11 соответственно), несколько меньше – на низкогорных прирусловых отмелях северного и южного макросклонов Западного Кавказа (9), минимальное – на среднегорных отмелях и в сообществах остепненных лугов и полян (4–5). Аналогично распределены по сообществам адвентивные виды на крупных площадках. Максимальные число адвентивных видов (S_a) и их доля от общего числа видов (S_a/S) на малых площадках наблюдаются в сегетальных ценозах, минимальное число таких видов – в группировках нижнегорных прирусловых отмелей, наименьшая доля адвентиков от общего числа видов – в сообществах остепненных лугов и полян (см. табл. 2).

Собранный фактический материал позволяет нам получить аргументы в пользу или против перечисленных во введении гипотез и соответственно определить факторы, ответственные за варьирование числа адвентивных видов в травяных фитоценозах Западного Кавказа. Так, наличие отрицательной корреляции между параметрами S и S_a может свидетельствовать в пользу гипотезы видового богатства Элтона, а положительной – о правомерности тезиса, что условия среды, обусловливающие высокую видовую емкость сообществ, благоприятны и для иноземных видов. Если нарушения растительных сообществ действительно облегчают инвазии, то следует ожидать отрицательной зависимости между проективным покрытием травостоя (*Cov*) и числом адвентивных видов на их участках.

Соотношение между числом аборигенных видов, произрастающих на крупных участках сообществ и на небольших участках (S/N_n), можно рассматривать в качестве показателя исходного уровня полночленности сообществ (то есть до проникновения в них адвентивных видов) (Акатов и др., 2002; Akatov et al., 2005; Акатов, Акатова, 2008). Предполагается, что видовое богатство сообществ на меньших по площади участках при увеличении размера их видового фонда достигает верхнего предела (видовой емкости) быстрее, чем на более крупных (Terborgh, Faaborg, 1980; Akatov et al., 2005; He et al., 2005), и поэтому число видов на меньших площадках всегда лучше соответствует емкости среды, чем на больших (Акатов и др., 2002; Akatov et al., 2005). Отсюда сообщества с равной видовой емкостью, но разным исходным уровнем полночленности должны характеризоваться близкими значениями S и разными значениями N_n: чем выше значения N_n (соответственно ниже соотношение S/N_n), тем выше уровень видовой полночленности. Таким образом, если уровень полночленности сообществ оказывает влияние на число адвентивных видов на площадках 0.5 м^2 (S_a), следует ожидать, что значения этого параметра будут положительно связаны с S/N_n.

В случае правомерности предположения о влиянии размера фонда адвентивных видов на их число на локальных участках сообществ следует ожидать существенной положительной связи между N_a и S_a. При этом необходимо учитывать, что наличие корреляции между этими параметрами может лишь свидетельствовать в пользу данной гипотезы, но не является ее доказательством, поскольку она (корреляция) может быть результатом зависимости как N_a, так и S_a от третьей переменной, например условий среды. Однако отсутствие связи между N_a и S_a должно свидетельствовать о том, что число адвентивных видов растений на небольших участках сообществ определяется не размером их видового фонда, а внутренними факторами (абиотическими или биотическими), препятствующими или благоприятствующими закреплению таких видов на этих участках.

Анализ фактического материала выполняли с использованием методов простого и множественного регрессионного анализа. Метод множественного регрессионного анализа позволяет оценить суммарный вклад нескольких факторов в варьирование зависимой переменной, а также относительное влияние каждого из этих факторов на зависимую величину, абстрагируясь от связи

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

Сообщества	1	2	3	4	5	6	7
Высота над ур. м., м	70–200	200	440–900	180–220	180–220	200	600–680
Проективное покрытие (среднее и предельные значения), %	9 (5–15)	8 (5–15)	12 (5–25)	80 (40–100)	90 (70–100)	85 (50–100)	97 (85–100)
Количество описаний	23	15	26	25	23	9	7
Адвентивные виды							
Ambrosia artemisiifolia L.	V (32)	V (25)	II (37)	V (88)	V (43)	III (31)	I (10)
Erigeron annuus (L.) Pers.	I (25)	II (7)	IV (13)	III (48)	V (77)	V (51)	V (70)
Erigeron canadensis L.	II (12)	IV (38)	V (63)	II (23)	II (24)	I (20)	I (25)
Bidens frondosa L.	II (28)	III (20)	I (5)	I (5)	I (30)		
Xanthium californicum Greene	I (15)	III (7)		I (15)	II (14)		
Amaranthus retroflexus L.	I (10)	I (5)		I (15)			
Robinia pseudoacacia L.	I (10)			I (25)			
Oxalis stricta L.				I (19)	III (29)	III (34)	III (62)
Asclepias syriaca L.				I (43)	III (76)	I (5)	
Euphorbia nutans Lagasca	II (18)						
Scrophularia peregrina L.	I (15)						
Amorpha fruticosa L.		I (5)					
Oenothera biennis L.		II (9)	II (41)				
Galinsoga parviflora Cav.		I (5)		I (5)			
Matricaria suaveolens (Pursh) Buchenau				III (34)			
Helianthus annuus L.				III (35)			
Helianthus tuberosus L.				I (10)			
Acalypha australis L.				I (38)			
Sorghum halepense (L.) Pers.				I (10)	I (70)		
Solidago canadensis L.				I (5)	II (100)		
Morus nigra L.					I (30)		
Secale cereale L.					I (5)		
Аборигенные виды							
Prunella vulgaris L.	II (12)	I (5)	IV (17)	I (10)	II (60)		V (48)
Convolvulus arvensis L.	II (13)	II (14)		V (18)	V (56)	IV (43)	III (55)
Plantago major L.	II (12)	I (10)	II (8)	II (13)	II (46)		III (35)
Polygonum persicaria L.	III (45)	III (59)	I (25)	II (14)	I (10)		
Petasites albus (L.) Gaertner	IV (50)		I (20)				
Setaria viridis (L.) P.Beauv.	IV (57)	V (58)	I (57)				
Echinochloa crus-galli (L.) P. Beauv.	I (15)	III (69)			I (40)		
Chenopodium album L.		III (19)	I (15)	I (10)	I (55)		
Crepis setosa Hall. fil.	I (11)	III (24)	I (10)		I (50)		
Calamagrostis pseudophragmites (Hall. fil.) Koel.		I (5)	V (46)			I (15)	I (10)
Tussilago farfara L.	II (14)	I (5)	IV (15)				
Salix elbursensis Boiss.			IV (47)				
Chenopodium polyspermum L.				III (39)			
Cynodon dactylon (L.) Pers.				V (76)	I (50)		I (10)
Polygonum minus Hudson				IV (30)			
Festuca pratensis Hudson				I (28)	V (81)		II (40)
Potentilla reptans L.	I (43)				IV (27)		
Trifolium medium L.					III (41)	I (10)	
Festuca ovina L.						V (100)	
Centaurea micrantha S.G. Gmelin						IV (54)	
Chondrilla juncea L.						IV (33)	
Agrostis stolonifera L.			II (21)				V (93)
Potentilla erecta L.							V (54)
Salvia verticillata L.							V (33)

Примечание. Римские цифры – постоянство видов, арабские – их средняя встречаемость на площадках 0.5 м^2 в пределах площадок 15 м^2, %. В таблице представлены все попавшие в описания адвентивные виды, а также некоторые широко распространенные или характерные для определенных сообществ аборигенные виды. Сообщества 1–7 здесь и в табл. 2: 1 – нижнегорных прирусловых отмелей рек Шепси, Псезуапсе, Западный Дагомыс; 2 – нижнегорных прирусловых отмелей р. Белой; 3 – среднегорных прирусловых отмелей р. Белая и Малая Лаба; 4 – полей однолетних культур; 5 – залежей; 6 – остепненных лугов; 7 – среднегорных лесных полян.

Таблица 2. Видовое богатство и насыщенность адвентивными видами травяных сообществ Западного Кавказа, использованных в качестве объектов анализа

Показатели	Сообщество						
	1	2	3	4	5	6	7
N_n	18.0 (8–27)	10.1 (7–14)	18.7 (12–27)	16.4 (10–29)	24.4 (17–39)	20.6 (17–26)	37.3 (20–45)
S	4.8 (2.1–8.4)	3.8 (2.5–5.3)	4.9 (3.0–8.5)	7.9 (4.5–12.8)	11.2 (5.1–17.7)	10.8 (4.9–16.0)	15.3 (6.9–19.5)
S/N_n	0.27 (0.19–0.44)	0.41 (0.25–0.48)	0.26 (0.19–0.41)	0.50 (0.38–0.65)	0.45 (0.28–0.67)	0.51 (0.35–0.66)	0.41 (0.34–0.51)
P_a	9	9	5	16	11	5	4
N_a	2.8 (1–7)	3.9 (2–6)	2.2 (1–4)	3.9 (1–8)	3.3 (1–5)	2.1 (1–4)	1.9 (1–3)
S_a	0.5 (0.1–2.3)	0.7 (0.3–1.3)	0.9 (0.2–3.1)	1.9 (0.1–3.4)	1.9 (1.0–3.4)	0.8 (0.1–2.6)	1.0 (0.3–2.3)
S_a/S	0.1 (0.01–0.33)	0.20 (0.06–0.32)	0.18 (0.04–0.44)	0.24 (0.03–0.48)	0.18 (0.09–0.33)	0.07 (0.01–0.17)	0.06 (0.01–0.10)

вариации каждого из факторов с вариацией остальных факторов (Елисеева, Юзбашев, 1996). Относительный вклад каждого фактора в предсказание S_a оценивали на основе стандартизированного коэффициента регрессии (Beta). Дополнительно для оценки характера и силы связи между S_a и некоторыми факторами использовали парный коэффициент корреляции Пирсона. Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica.

Результаты анализа влияния факторов *Cov*, N_n, S и N_a на число адвентивных видов на малых площадках сообществ (S_a) показали (табл. 3), что эти факторы оказывают существенное совокупное влияние на S_a и могут объяснить почти 60% варьирования значений этого параметра применительно ко всему набору данных. Совокупный вклад факторов в варьирование S_a в пределах сообществ определенных типов также значителен: для сообществ лугов и полян он составляет более 70%, залежей – более 60%, отмелей и полей – более 50%. При этом вклад отдельных факторов в варьирование степени насыщенности сообществ адвентивными видами неодинаков.

Обращает на себя внимание существенная положительная зависимость S_a от числа адвентивных видов на более крупных участках сообществ (N_a) применительно ко всему набору данных, а также в пределах сообществ полей, залежей, остепненных лугов и полян. Этот факт можно рассматривать в качестве аргумента в пользу предположения о влиянии размера фонда адвентивных видов растений на насыщенность ими локальных участков сообществ. Несмотря на значительное варьирование значений N_a на участках прирусловых отмелей (см. табл. 2), данный фактор практически не влияет на S_a в этом типе сообществ, что может свидетельствовать о наличии внутренних факторов, определяющих распространение в них адвентивных видов.

Следует также отметить относительно невысокое и преимущественно положительное влияние на S_a проективного покрытия травостоя как применительно ко всему набору данных, так и в большинстве анализируемых сообществ (см. табл. 3). Этот результат противоречит мнению о том, что часто нарушаемые и открытые сообщества более инвазибельны, чем сомкнутые.

Как видно из табл. 3, S_a существенно зависит от видовой емкости сообществ (S): чем она выше, тем большее число адвентивных видов произрастает на участках сообществ. Это может свидетельствовать в пользу положения, что условия среды, более благоприятные для аборигенных видов, обычно благоприятны и для адвентивных, а абиотический барьер более эффективно сдерживает проникновение адвентивных видов в изученные сообщества, чем биотический. При этом положительное влияние S на S_a наиболее сильно выражено в сообществах отмелей, слабее – в сообществах лугов, полян и залежей и почти отсутствует в сообществах полей. Данный результат согласуется с ранее сделанным наблюдением (Davies et al., 2007), что в сообществах, сформированных на малопродуктивных местообитаниях, положительная зависимость между числом адвентивных и аборигенных видов выражена обычно сильнее, чем на высокопродуктивных участках.

Наконец, число аборигенных видов на крупных площадках (N_n) во всех случаях отрицательно, хотя и с разной силой, влияет на число адвентивных видов на малых площадках (S_a). Сочетание положительной зависимости S_a от S и отрицательной – от N_n позволяет предположить,

Таблица 3. Факторы, определяющие число адвентивных видов растений на участках сообществ размером 0.5 м^2 (S_a)

Сообщества	n	Факторы	R	R^2	Beta
Всех местообитаний	128	*Cov*	0.764***	0.583	0.239**
		N_n			–0.298**
		S			0.516***
		N_a			0.468***
Отмелей	64	*Cov*	0.713***	0.508	–0.057
		N_n			–0.513***
		S			0.937***
		N_a			0.051
Полей однолетних культур	25	*Cov*	0.716**	0.513	0.287
		N_n			–0.315
		S			0.281
		N_a			0.589**
Залежей	23	*Cov*	0.811***	0.657	–0.262
		N_n			–0.072
		S			0.413
		N_a			0.667***
Полян и остепненных лугов	16	*Cov*	0.840**	0.705	0.110
		N_n			–0.285
		S			0.618*
		N_a			0.627**

Примечание: n – количество описаний; R –коэффициент множественной корреляции; R^2 – коэффициент множественной детерминации; Beta – стандартизированный коэффициент регрессии (standart regression coefficient), позволяющий сравнивать относительный вклад каждой независимой переменной (фактора) в предсказание зависимой переменной; уровень достоверности: *** – $p < 0.001$, ** – $p < 0.01$, * – $p < 0.1$.

что число адвентивных видов на участках сообществ определяется в том числе и уровнем полночленности этих сообществ, который, как видно из табл. 2 и рисунка, варьирует в широких пределах. Относительно высоким уровнем полночленности характеризуется значительное число участков сообществ отмелей, преимущественно средним и низким – участки сообществ полей, залежей и лугов. По нашим данным (см. табл. 2), эволюционно молодые сегетальные ценозы характеризуются неменьшим уровнем полночленности, чем сообщества остепненных лугов. Расчеты показывают (см. рисунок), что соотношение S/N_n применительно ко всему набору данных определяет варьирование S_a более чем на 30% ($r = 0.571$, $R^2 = 0.326$, $n = 128$, $P < 0.001$), что несколько выше, чем S, – на 25% ($r = 0.496$, $R^2 = 0.246$, $n = 128$, $P < 0.001$). При этом влияние S и N_n на число адвентивных видов значительнее в более полночленных сообществах отмелей, чем в менее полночленных сообществах полей, залежей и лугов (табл. 3). Это может означать, что фактор S/N_n становится лимитирующим для адвентивных видов только в том случае, если его значения ниже некоторого критического уровня.

Соотношение между уровнем видовой неполночленности (S/N_n) и числом адвентивных видов растений на участках 0.5 м^2 (S_a) в травяных сообществах Западного Кавказа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, результаты наших исследований показывают, что варьирование насыщенности небольших участков травяных сообществ Западного

Кавказа адвентивными видами в значительной степени определяется числом таких видов на более крупных площадках, видовой емкостью и уровнем полночленности сообществ. Среди изученных сообществ наибольшей устойчивостью к инвазиям адвентивных видов на небольших участках характеризуются открытые ценозы низкогорных прирусловых отмелей. Несмотря на относительно большое число чужеродных видов в их видовом фонде, на небольших участках отмелей оно относительно невелико, что, как показали результаты анализа, во многом связано с низкой видовой емкостью (абиотический барьер) и относительно высоким уровнем полночленности (биотический барьер) отмельных сообществ.

Степень адвентивизации сообществ остепненных лугов и полян также невелика. Однако это не связано, как можно было бы ожидать, с биотическим барьером, поскольку данные сообщества характеризуются относительно низким уровнем видовой полночленности. Кроме того, число адвентивных видов на небольших площадках этих сообществ положительно связано с их видовой емкостью. Наши результаты показывают, что низкая насыщенность луговых ценозов адвентивными видами, скорее всего, связана с отсутствием в регионе большого числа таких видов, способных произрастать в их составе.

Как и ожидалось, наиболее высокой насыщенностью адвентивными видами на небольших участках среди растительных сообществ Западного Кавказа характеризуются сообщества залежей и полей однолетних культур. Однако результаты проведенного нами анализа не показали, что это связано с низким проективным покрытием травостоя. Не подтвердилось также предположение об очень низком уровне видовой полночленности ценозов. По крайней мере, он не ниже, чем уровень полночленности луговых сообществ. Полученные данные позволяют предположить, что высокая насыщенность сообществ полей и залежей адвентивными видами определяется сочетанием благоприятных условий (как биотических, так и абиотических) для их произрастания на большинстве участков (о чем свидетельствует отсутствие существенной связи между S_a, S и Cov), относительно низким уровнем полночленности этих ценозов и большим числом адвентивных видов в их видовых фондах.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В., Акатова Т.В. Уровень видовой полночленности и обилие инвазивных видов в открытых и сомкнутых растительных сообществах Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 1. С. 67–72.

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.

Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. М.: Изд-во “Финансы и статистика”, 1996. 368 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.

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

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

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004.111 с.

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.

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.

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., 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 // J. of Ecology. 2005. V. 93. P. 5–15.

Levine J. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern // Science. 2000. V. 288. P. 852–854.

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.

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.

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.

Réjmánek M. Invasibility of plant communities // Biological invasions: a global perspective. Published by J. Wiley and Sons. Ltd., 1989. P. 369–388.

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.

Ricklefs R.E., Schluter D. Species diversity: regional and historical influences // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Ricklefs R. E., Schluter D. Eds. Chicago: Univ. of Chicago Press., 1993. P. 350–362.

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. Sax D.F., Gaines S.D. Eds. 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.

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

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.

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

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.