

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 581.554[633.2:630.182](470.6)

ББК 42.23+28.58

А-38

*Акатов Валерий Владимирович, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и защиты окружающей среды экологического факультета Майкопского государственного технологического факультета, e-mail: akatovmgti@mail.ru;*

*Акатова Татьяна Владиславовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Кавказского государственного природного биосферного заповедника, г. Майкоп;*

*Загурная Юлия Сергеевна, младший научный сотрудник Кавказского государственного природного биосферного заповедника, г. Майкоп;*

*Шадже Аминет Ерестемовна, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры экологии и защиты окружающей среды экологического факультета Майкопского государственного технологического факультета.*

**ИНВАЗИБЕЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ:  
ПРОГНОЗ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ЦЕНОТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ**

(рецензирована)

*Рассматриваются гипотезы и факторы инвазивности растительных сообществ. Сделан вывод, что среди ценотических параметров наиболее перспективным для индикации степени уязвимости растительных сообществ к инвазиям адвентивных видов является уровень видовой полночленности. Этот результат был использован для оценки потенциала инвазивности субальпийских фитоценозов и древесного яруса лесов Западного Кавказа.*

*Ключевые слова: адвентивные виды, инвазии, инвазивность, травяные сообщества, древесный ярус, видовая полночленность, Западный Кавказ.*

*Akatov Valery Vladimirovich, Doctor of Biology, Professor of the chair of ecology and environmental protection of the ecological faculty, Maikop State Technological University, e-mail: akatovmgti@mail.ru;*

*Akatova Tatiana Vladislavovna, Cand. of Biology, senior researcher of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Maikop;*

*Zagurnaya Julia Sergeevna, junior researcher of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Maikop;*

*Shadzhe Aminet Erestemovna, Cand. of Agricultural sciences, senior lecturer of the chair of ecology and environmental protection of the ecological faculty, Maikop State Technological University.*

**INVASIVENESS OF PLANT COMMUNITIES: PROGNOSIS BASED ON THE ANALYSIS OF  
CENOTIC PARAMETERS**

*The hypothesis and factors of invasiveness of plant communities have been considered. The conclusion has been made that among the most promising cenotic parameters to indicate the vulnerability of plant communities to invasions of adventitious species is the level of full-speciesity. This result was used to assess the potential invasiveness of subalpine phytocenoses and of tree layer of the forests of the Western Caucasus.*

*Keywords: adventitious species, invasion, invasiveness, herbal community, tree layer, full-speciesity, Western Caucasus.*

Проникновение в растительные сообщества инородных (адвентивных) видов достигло глобального масштаба. В большинстве материковых районов Земли они составляют уже 10-20% видового состава флоры [1]. Многие из них негативно влияют на здоровье людей, сельское, лесное и водное хозяйство, наносят ущерб туризму, ведут к деградации природных экосистем. Поэтому вопрос, почему одни сообщества более насыщены адвентивными видами, чем другие, имеет не только научное, но и практическое значение. Предполагается, что знание особенностей структуры сообществ, определя-

ющих их инвазибельность, позволит прогнозировать ожидаемый масштаб и степень опасности процесса распространения адвентивных видов в регионах.

*Гипотезы инвазибельности и результаты их тестирования*

К настоящему времени накоплен большой объем наблюдений по распространению чужеродных видов растений в разных сообществах различных регионов мира. Их сопоставление привело к формированию нескольких точек зрения на возможности сообществ противостоять их внедрению. 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 [6]. Следует отметить, однако, что ее проверка не дала однозначных результатов. В частности было обнаружено, что сила и характер (знак) связи между числом адвентивных видов и видовым богатством сообществ в значительной мере зависят от типа сообщества [4, 7] и пространственной шкалы [8, 9]. В целом же, факторы среды, обуславливающие высокую видовую емкость сообществ, чаще являются благоприятными и для инородных видов [5, 8].

Многочисленные наблюдения также показывают, что наибольшее число адвентивных видов растений произрастает в периодически нарушаемых открытых сообществах (сеgetальные и рудеральные сообщества, сообщества залежей, обочин дорог, отмелей рек и т.д.) [1]. Считается, что это может быть связано с появлением на них, время от времени, неиспользованных ресурсов [10] или низким уровнем конкуренции между видами [1]. Следует отметить, однако, что данная гипотеза не является универсальной, поскольку даже зрелые леса с нечастыми нарушениями могут включать адвентивные виды [11-13].

В соответствии с гипотезой Т.А. Работнова [14], фактором, способствующим внедрению в растительные сообщества новых видов, является их видовая неполноценность, которая может быть связана с изолированностью сообществ или малым размером видового фонда. На связь между полноценностью и инвазибельностью указывают высокая степень адвентивизации островных флор [1, 15] и многочисленные случаи инвазий, не сопровождающиеся выпадением аборигенных видов [15, 16]. Но несмотря на сильные аргументы в пользу данной точки зрения существует препятствие для использования этого параметра в качестве индикатора устойчивости сообществ к внедрению адвентивных видов. Оно связано со сложностью его количественной оценки. Обычно об этом свойстве сообществ судят как раз на основе уже свершившихся инвазий, что делает невозможным использование полученных знаний для определения степени уязвимости еще не затронутых этим процессом биот.

Анализ результатов проверки гипотез инвазибельности привел Б.М. Миркина и Л.Г. Наумову к выводу, что прогноз этого свойства для конкретных сообществ в принципе невозможен, поскольку в разных экологических условиях и в разном масштабе пространства и времени оно определяется сочетанием разных биотических и абиотических барьеров [1].

Наконец, нельзя не упомянуть точку зрения, что 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 [5, 11, 17]. Если данное предположение верно, то более высокая насыщенность адвентивными видами одних сообществ по сравнению с другими не обязательно свидетельствует об их более высокой внутренней инвазибельности [5]. В частности, из-за больших возможностей для трансконтинентального переноса семян, лидирующие позиции в адвентивизации растительного покрова регионов занимают эксплоренты, большинство из которых на своей родине являются видами начальных стадий восстановительных сукцессий. Поэтому и в акцепторных регионах они произрастают преимущественно в часто нарушаемых ценозах [18].

*Факторы инвазибельности растительных сообществ Западного Кавказа*

Западный Кавказ, включая Черноморское побережье, весьма насыщен инородными видами, попавшими сюда в результате случайного заноса или одичания многочисленных интродуцентов. Это делает растительные сообщества данного региона удобным объектом для выяснения, почему одни сообщества характеризуются более высоким обилием адвентивных видов, чем другие. Для решения этой задачи, авторами в течение 2005-2009 годов были обследованы горные и предгорные районы Западного Кавказа, выявлены и описаны участки растительных сообществ, в той или иной степени насыщенных инородными видами (остепненных лугов и лесных полян, прирусловых отмелей рек, залежей и полей однолетних культур, древесного яруса прирусловых лесов). Описание травяных сообществ проводили на пробных площадках площадью 15 м<sup>2</sup>, в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м<sup>2</sup>. Описание древесного яруса лесных сообществ – на пробных площадках площадью 300 м<sup>2</sup>, где были

зарегистрированы все виды древесных растений с диаметром ствола более 6 см на уровне груди. Общее число описаний травяных фитоценозов составило 133, древесного яруса лесных фитоценозов 92.

Собранный фактический материал позволил нам получить аргументы в пользу или против перечисленных выше гипотез и, соответственно, определить факторы, ответственные за варьирование числа адвентивных видов в лесных и травяных фитоценозах Западного Кавказа [19-22]. В основу количественной оценки наиболее сложного для понимания параметра – уровня видовой полночленности сообществ – было положено представление, что этот показатель отражает соотношение между их видовой емкостью и видовым фондом [21, 23], а также, что его рост идет в направлении достижения максимального видового разнообразия при минимально возможном для данных условий числе особей, приходящихся на один вид [24, 25]. При этом мы учитывали, что данная характеристика зависит от структуры соотношения обилия видов в сообществах, которая может быть различной в экстремальных и благоприятных для растений условиях среды [21, 26]. В соответствии с изложенным выше, относительный уровень полночленности мало видовых древесных сообществ мы оценивали через среднюю численность сопутствующих видов (т.е. без доминирующего вида) ( $W$ ), а травяных (прирусловых отмелей, остепненных лугов и полей) – через среднюю встречаемость всех видов ( $F$ ).

Результаты исследований изложены в ряде публикаций [19-22]. Они показали, что среди изученных травяных сообществ наибольшей устойчивостью к инвазиям адвентивных видов на небольших участках, характеризуются открытые ценозы прирусловых отмелей [22]. Несмотря на относительно большое число чужеродных видов в их видовом фонде, их число на небольших участках отмелей относительно невелико, что, как показали результаты анализа, в значительной степени связано с низкой видовой емкостью и относительно высоким уровнем полночленности отмельных сообществ (рис. 1). Степень адвентивизации сообществ остепненных лугов и полей также оказалась невелика. Однако это не связано с биотическим барьером, присущим, как считается сомкнутым фитоценозам. Скорее – с отсутствием в регионе большого числа таких видов, способных произрастать в их составе. Высокая адвентивизация сообществ полей и залежей связана со значительным числом адвентивных видов в их видовых фондах, относительно низким уровнем полночленности этих ценозов и более высокой на этих местообитаниях локальной конкурентоспособностью адвентивных видов по сравнению с аборигенными.

Состав иноземных деревьев в прирусловых лесах северного и южного (причерноморского) макросклонов Западного Кавказа существенно отличается. На северном – это преимущественно *Robinia pseudoacacia*, *Morus alba* и *Acer negundo*; на южном – *Paulownia tomentosa*, *Catalpa bignonioides*, *Ficus carica*, *Morus alba*, *Ailanthus altissima*. Однако, как показали результаты исследований, суммарное обилие этих видов в древесном ярусе лесных сообществ фактически не зависит от их состава и определяется, в первую очередь, уровнем видовой неполночленности этих сообществ (рис. 2) [20, 21].

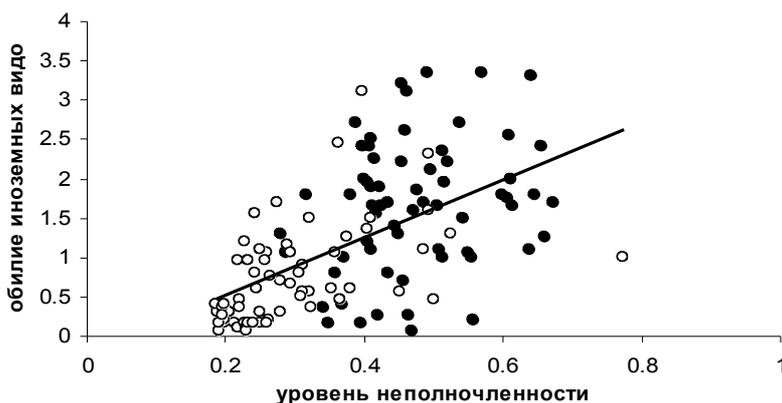


Рис. 1. Соотношение между уровнем видовой неполночленности и суммарным обилием (встречаемостью) иноземных видов в растительных сообществах прирусловых отмелей горных рек, полей, остепненных лугов, залежей и полей однолетних культур.

Уровень неполночленности оценивается через среднюю встречаемость видов. Светлые кружки – сообщества прирусловых отмелей, темные – других травяных сообществ.

Темные кружки – леса южного макросклона; светлые – северного. Уровень неполночленности оценивается через среднюю численность древесных видов без учета доминирующего вида.

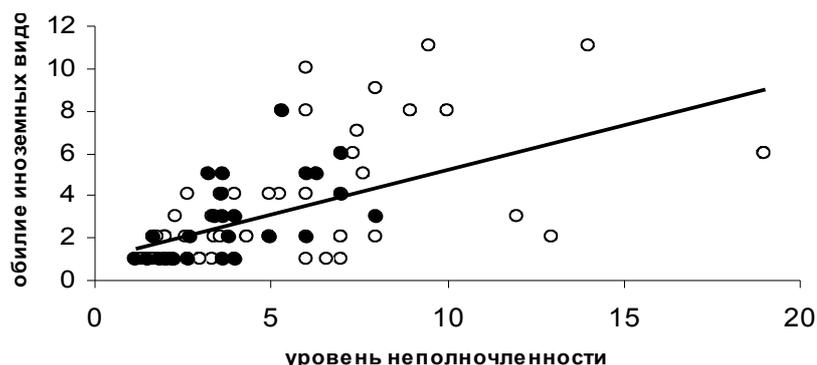


Рис. 2. Соотношение между уровнем видовой неполноценности и суммарным обилием (численностью) инородных видов в древесном ярусе прирусловых лесов северного и южного макросклонов Западного Кавказа.

Таким образом, как следовало из результатов наших исследований, видовое богатство адвентивных растений на участках различных сообществ Западного Кавказа определяется совокупным действием нескольких факторов, благоприятствующих или не благоприятствующих их инвазиям: числом таких видов в видовых фондах сообществ, видовой емкостью и уровнем полночленности сообществ, конкурентоспособностью адвентивных видов относительно аборигенных. Это свидетельствует в пользу точки зрения о невозможности объяснения феномена инвазивности на основе какой-то одной гипотезы [1], что существенно затрудняет возможности ее прогноза. Среди рассмотренных нами ценологических показателей наиболее перспективным для индикации этого свойства растительных сообществ оказался уровень видовой полночленности. Расчеты показали, что в травяных сообществах этот параметр определяет варьирование суммарного обилия чужеродных видов примерно на 30%, а в древесном ярусе прирусловых лесов – на 35% [19-22]. Это не так уж и много, но больше, чем влияние любого другого количественно измеряемого фактора.

#### *Прогноз инвазивности растительных сообществ Западного Кавказа*

На Западном Кавказе в современное время наиболее высокой степенью адвентивизации характеризуются нижнегорные ценозы. Большинство адвентивных видов деревьев не поднимается выше 300 м над ур. м.; травянистых – выше 1000 м, и лишь некоторые из них достигают высоты субальпийского пояса (*Matricaria matricarioides*) [2, 3]. Аналогичная картина наблюдается и в других горных системах мира [4]. Однако ситуация может измениться в будущем из-за расширения эколого-ценологического спектра адвентивных видов растений. В связи с этим представляло интерес сопоставить уровень полночленности растительных сообществ, насыщенных адвентивными видами и не испытывавших пока еще воздействия данного фактора: высокогорных травяных фитоценозов и древесного яруса наиболее распространенных в регионе лесов.

Для оценки потенциала инвазивности высокогорных (субальпийских) фитоценозов мы сопоставили значения  $F$  для их участков с критическим значением этого параметра, выявленным для более низко расположенных сообществ (табл. 1). Для этих целей мы использовали фактический материал, собранный в течение 1991-2004 годов в бассейнах рек Белая, Пшеха, Большая и Малая Лаба, Большой Зеленчук и Уруп на субальпийских лугах и участках растительности сильно нарушенной дикими или домашними животными (то есть на вторично-обнаженных субстратах). Описания фитоценозов субальпийских среднетравных лугов (1800 – 2700 м) производили на однородных участках сообществ с площадью до 1 га. В пределах каждого участка на 25 площадках по 16 и 0.5 м<sup>2</sup> фиксировались виды растений. Были описаны нарушенные в результате выпаса и ненарушенные фитоценозы неизолированных высокогорных массивов, а также небольших изолированных массивов (0.01-36.5 км<sup>2</sup>). Описания вторично-обнаженных субстратов (2300-2800 м) выполняли на площадках 25 м<sup>2</sup>, в пределах которых регулярным способом закладывали 10 площадок по 0.5 м<sup>2</sup>.

Как видно из рисунка 1, в качестве критического значения можно использовать  $F = 0.4$ . В таблице 1 представлены средние значения  $F$  для каждого типа сообществ и соотношение числа участков со значениями этого показателя выше и ниже 0.4. О высокой инвазивности сообществ должно свидетельствовать преобладание участков с  $F$  выше критического уровня, а о низкой – ниже.

Оценивая перспективы адвентивизации разных растительных сообществ, необходимо также учитывать, что она в значительной мере будет определяться числом адвентивных видов в регионе, способных произрастать в тех или иных условиях или сообществах [5,17]. В частности, если в буду-

щем в высокогорье будут проникать преимущественно виды открытых местообитаний, то наиболее подходящими для них будут условия нарушенных участков. При этом, как следует из данных, представленных в таблице 2, вторично-обнаженные субстраты высокогорной зоны должны характеризоваться более высокой устойчивостью к адвентивным видам по сравнению, например, с сегетальными ценозами нижнегорья. По этому признаку они более близки к группировкам отместей нижнегорного и среднегорного поясов. Общим для этих сообществ является относительно невысокая видовая емкость на небольших участках (абиотический барьер для адвентивных видов) и значительный по отношению к ней размер видовой фонда, в формировании которого участвует большое число видов из окружающих данные местообитания растительных сообществ (биотический барьер).

Таблица 1 – Сопоставление потенциала инвазibility растительных сообществ Западного Кавказа

Сообщества	n	F (пределы)	Доля (%) участков с:	
			F > 0.4	F < 0.4
нижнегорных отместей	38	0.29 (0.19-0.49)	19	81
среднегорных отместей	26	0.26 (0.19-0.41)	8	92
полей однолетних культур	25	0.50 (0.38-0.65)	84	16
залежей	23	0.45 (0.28-0.67)	83	17
поляна и остепненных лугов	16	0.47 (0.34-0.66)	75	25
вторично-обнаженных субстратов	26	0.35 (0.16-0.70)	27	73
субальпийских лугов:				
- неизолированных и ненарушенных	22	0.48 (0.38-0.58)	91	9
- изолированных	12	0.53 (0.49-0.61)	100	0
- нарушенных	7	0.49 (0.44-0.54)	100	0

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

Антропогенные нарушения, например, выпас домашнего скота, снижая или увеличивая видовую емкость среды (в зависимости от их силы и частоты), могут изменить уровень полнотности и, соответственно, потенциал инвазibility высокогорных сообществ. Однако, как следует из таблицы 1, воздействие выпаса домашнего скота на субальпийские луга не привело к существенному изменению баланса между видовой емкостью сообществ и числом произрастающих в них видов и, соответственно, не следует ожидать дополнительного роста их уязвимости к внедрению чужеродных видов по этой причине. Это не исключает, однако, возможности внедрения и временного произрастания чужеродных видов непосредственно на нарушенных участках.

Для оценки потенциала инвазibility древесных сообществ, свободных в настоящее время от адвентивных видов, мы сопоставили значения W для их участков с критическим значением этого параметра, выявленным для низкогорных прирусловых лесов, включающих такие виды. Как видно из рисунка 2, в качестве такого критического значения можно использовать  $W = 4$ . В таблице 2 представлены данные о потенциале инвазibility древесного яруса прирусловых лесов южного и северного макросклонов Западного Кавказа. На южном макросклоне это преимущественно леса с доминированием *Alnus glutinosa*, иногда *Acer campestre*; на северном – с доминированием или высоким обилием *Populus nigra*, *P. alba*, *Salix alba*, *Alnus incana*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* на высоте 150-500 м над ур. м. и *Carpinus betulus*, *Abies nordmanniana*, *Alnus glutinosa* – 500-800 м. В настоящее время адвентивные виды деревьев на обоих макросклонах произрастают преимущественно до высоты 200 м, а высокого обилия достигают только в нижнегорных прирусловых лесах северного макросклона. Причем, как следует из таблицы 2, древесный ярус именно этих лесов характеризуется наиболее низким уровнем видовой полнотности. Прирусловые леса, расположенные на северном макросклоне, но на более значительных высотах, а также все прирусловые леса южного макросклона, характеризуются относительно высоким уровнем полнотности. Соответственно, можно ожидать, что проникновение адвентивных видов деревьев вдоль рек выше в горы будет в определенной степени ограничено ценотическим барьером и поэтому они не смогут достигать там высокого обилия.

Таблица 2 – Сопоставление потенциала инвазibility древесного яруса прирусловых лесов

## Западного Кавказа

Высота (м над ур. м.)	n	W (пределы)	Доля (%) участков с:	
			W > 4	W < 4
Южный макросклон (реки Ачипсе, Мзымта, Хоста, Сочи, Шахе, Казачья)				
90-200	31	2.5 (1.0-5.6)	19	81
200-400	40	2.3 (1.0-5.8)	10	90
400-600	40	2.7 (1.0-5.0)	18	83
600-800	20	1.8 (1.0-3.3)	0	100
Северный макросклон (реки Белая и Пшиш)				
150-250	97	4.2 (0-19.0)	40	60
250-400	30	3.6 (0-10.0)	33	67
400-500	50	2.4 (1.0-7.0)	16	84
500-600	41	2.2 (0-6.0)	12	88
700-800	60	3.1 (0-11.0)	23	77

В таблице 3 представлены данные об уровне видовой полночленности древесного яруса других типов лесов района исследований. Их описание было выполнено в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Шахе, Мзымта, Сочи, а также в районе поселков Шепси, Агой, Небуг и др. Из таблицы видно, что наиболее низким уровнем полночленности этого компонента фитоценозов и, соответственно, высокой инвазиебельностью характеризуются среднегорные полидоминантные леса колхидского типа (южный макросклон). По этому показателю они очень близки к низкогорным прирусловым лесам северного макросклона (табл. 2). Ранее мы уже обращали внимание на данный феномен и предположили, что он связан с историей формирования и развития причерноморских лесов [27].

Согласно теории островной экологии [24], фрагментация биоценотического покрова ведет к снижению скорости иммиграции видов между его участками, ставшими изолятами, и, в результате, к формированию неполночленных сообществ. Существуют многочисленные доказательства реальности данного процесса в долгосрочной перспективе и его влияния на инвазиебельность сообществ [1, 15, 28]. Однако, единое мнение о том, является ли изоляция фактором снижения видовой полночленности ценозов на относительно небольшом временном отрезке (около ста лет) до настоящего времени отсутствует [29-32].

Таблица 3 – Сопоставление потенциала инвазиебельности древесного яруса плакорных лесов Западного Кавказа

Сообщества, доминирующие виды (высота над ур. м., м)	n	W (пределы)	Число (доля, %) участков с:	
			W > 4	W < 4
1. Нижнегорные леса южного макросклона с доминированием <i>Quercus petraea</i> (50-300)	70	3.0 (0-17)	26	74
2. Среднегорные леса южного макросклона с <i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus orientalis</i> , <i>Castanea sativa</i> (350-1000)	50	4.4 (2-10.5)	52	48
3. Нижнегорные леса северного макросклона с <i>Quercus robur</i> и <i>Carpinus betulus</i> (100-300):				
- неизоллированные	80	3.4 (0-14)	24	76
- большие изолированные фрагменты (100-616 га)	130	3.0 (1-7.5)	20	80
- малые изолированные фрагменты (9.5-100 га)	130	3.4 (0-9)	25	75
4. Среднегорные леса северного макросклона с <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (600-1400)	90	3.0 (0-10)	32	68
5. Верхнегорные леса обоих макросклонов с <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (600-1400)	100	3.1 (0-18)	34	66
6. Субальпийские леса обоих макросклонов с <i>Betula litwinowii</i> , <i>Fagus orientalis</i> и <i>Acer trautvetteri</i> (1700-2200)	60	2.3 (0-9)	20	80

В предгорной зоне северо-западного Кавказа сведение лесов (дубрав) особенно интенсивно шло в XIX – начале XX вв. В результате широко распространенные ранее лесные сообщества [33] ныне представляют собой отдельные участки леса, разбросанные на большой территории и окруженные в основном сельскохозяйственными угодьями. Результаты сопоставления уровня видовой полночленности древесно-

го яруса на пробных площадях, расположенных на крупных и малых изолированных, а также сплошных участках дубовых лесов, не показывают наличие влияния изоляции на полночленность (табл. 3), что согласуется с ранее сделанными выводами [32]. Таким образом, мы не нашли подтверждения предположению о более высокой уязвимости изолированных участков леса к инвазиям чужеродных видов деревьев с рассматриваемых нами позиций. Об этом, в определенной степени, свидетельствует и очень низкий уровень их адвентивизации в современный период [34].

#### Выводы

1. Потенциал инвазibilityности фитоценозов Западного Кавказа определяется сочетанием нескольких факторов, что существенно затрудняет возможности его прогноза для сообществ пока еще свободных от адвентивных видов.

2. Среди ценотических показателей наиболее перспективным для индикации степени уязвимости растительных сообществ к инвазиям адвентивных видов является уровень видовой полночленности. Этот параметр определяет варьирование суммарного обилия чужеродных видов в травяных фитоценозах примерно на 30%, а в древесном ярусе лесов – на 35%.

3. Сопоставление уровня полночленности сообществ насыщенных адвентивными видами и свободных от воздействия таких факторов в настоящее время позволяет оценить потенциал инвазibilityности последних. Результаты показывают, что большинство из анализируемых нами фитоценозов высокогорной зоны Западного Кавказа характеризуется не меньшим уровнем инвазibilityности, чем сегетальные сообщества, известные высокой насыщенностью адвентивными видами. Напротив, древесный ярус большинства лесных фитоценозов данного региона, включая фрагментированные остатки предгорных дубовых лесов, можно рассматривать как относительно устойчивый к проникновению адвентивных видов. Исключение составляют лишь полидоминантные леса среднегорного пояса Причерноморья.

В завершение необходимо обратить внимание, что прогноз инвазibilityности растительных сообществ был выполнен нами на основе исключительно ценотических индикаторов. Этот подход, безусловно, является упрощенным, поскольку не только ценотический барьер, но и особенности биологии и аутоэкологии составляющих их аборигенных видов, оказывают влияние на уязвимость этих сообществ к проникновению и распространению адвентивных видов. Это показали результаты и наших исследований [21]. Однако влияние этого фактора трудно поддается прогнозу и его анализ не входил в задачи данной работы.

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

#### Литература:

1. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500-508.
2. Акатова Т.В., Акатов В.В. Рекреация и распространение адвентивных видов сосудистых растений на Северо-Западном Кавказе // Мат. II-й международной научно-практической конференции «Перспективы развития особо охраняемых природных территорий и туризма на Северном Кавказе», Майкоп, 23-25 октября 2007 г. Майкоп. 2008. С. 252-255.
3. Акатова Т.В., Акатов В.В., Ескина Т.Г., Загурная Ю.С. О распространении некоторых адвентивных видов травянистых растений на Западном Кавказе // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. № 2. С.41-50.
4. Vila M., Pino J., Font X. Regional assessment of plant invasions across different habitat types // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. P. 35-42.
5. Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // Progress in Physical Geography. 2006. Vol. 30. № 3. P. 409-431.
6. Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London. 1958. 181 p.
7. 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.
8. Brown R.L., Peet R.K. Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. Vol. 84. № 1. P. 32-39.
9. 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. Vol. 85. № 12. P. 3215-3222.
10. Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // Journal of Ecology. 2000. Vol. 88. P. 528-536.

11. Meekins J.F., McCarthy B.C. Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb // *Ecological Applications*. 2001. Vol. 11. № 5. P. 1336-1348.
12. Sax D.F. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile // *Diversity and Distributions*. 2002. Vol. 8. P. 193-210.
13. Gilbert B., Lechowicz M.J. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // *Ecology*. 2005. Vol. 86. № 7. P. 1848-1855.
14. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 1983. 296 с.
15. 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. In Sax D.F. and Gaines S.D. editors. *Species invasions: insights into Ecology, Evolution and Biogeography*. Snauer Associates, Sunderland, MA. 2005. P. 447-465.
16. Sax D.F., Gaines S.D. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. Vol. 18. № 11. P. 561-566.
17. 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*. Vol. 93. 5-15.
18. Réjmanek M., Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions and invisibility of plant communities // In: van der Maarel (eds), *Vegetation ecology*. Oxford: Blackwell. 2005. P. 332-355.
19. Акатов В.В., Акатова Т.В. Уровень видовой полночленности и обилие инвазивных видов в открытых и сомкнутых растительных сообществах Западного Кавказа // *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол.* 2008. Т. 113. Вып. 1. С. 67-72
20. Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Вторжение *Robinia pseudoacacia* L. в пойменные леса долины реки Белая (Западное Предкавказье): масштаб и последствия для аборигенных видов // *Экологический вестник Северного Кавказа*. Краснодар, 2009. Т.5. № 1. С. 28-35.
21. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полночленности и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // *Журн. общ. биол.* 2009. Т. 70. № 4. С. 328-340.
22. Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы адвентивизации травяных сообществ Западного Кавказа: анализ на основе нулевой модели // *Новые технологии*. 2009. № 2. С. 89-93.
23. Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // *Журн. общ. биологии*. 2002. Т. 63. № 2. С. 112-121.
24. MacArthur R. H., Wilson E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. 1963. Vol.17. P. 373-387.
25. Жерихин В.В., Красилов В.А., Леонова Т.Б., Раутиан А.С., Розанов А.Ю. Модели эволюции биосферы на основе филогенеза (эволюции сообществ) // *Глобальные изменения природной среды*. Новосибирск: Гео СО РАН, 2001. С. 265-273.
26. Акатов В.В., Чефранов С.Г. Локальное видовое богатство древесного яруса лесов острова Мадагаскар и Западного Кавказа: опыт тестирования исторической гипотезы путем анализа структуры распределения обилия видов // *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол.* 2007. Т. 112. № 1. С. 65-71.
27. Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // *Журн. общ. биол.* 2005. Т. 66. № 6. С. 479-490.
28. Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп.: Изд-во МГТИ, 1999. 114 с.
29. Wilcove D.S., McLellan C H., Dobson A. P. Habitat fragmentation in the temperate zone // *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 1986. P. 237-256.
30. Dzwonko Z, Loster S. Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. // *Vegetatio*. 1988. Vol. 76. P. 15-27.
31. Helm A., Hanski I, Pärtel M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9. P. 72-77.
32. Загурная Ю.С. Влияние изоляции на состав и видовое богатство фитоценозов дубовых лесов предгорной части Северо-Западного Кавказа // *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол.* 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 37-42.
33. Литвинская С.А. Историческая экология (региональный очерк): учеб. пособие. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1997. 214 с.
34. Загурная Ю.С. Адвентивный компонент в составе изолированных сообществ дуба черешчатого предгорной части Северо-Западного Кавказа // *Тезисы докл. 10-й Международной научно-практической конференции «Экологические проблемы современности»*. Майкоп. 2007. С. 251.