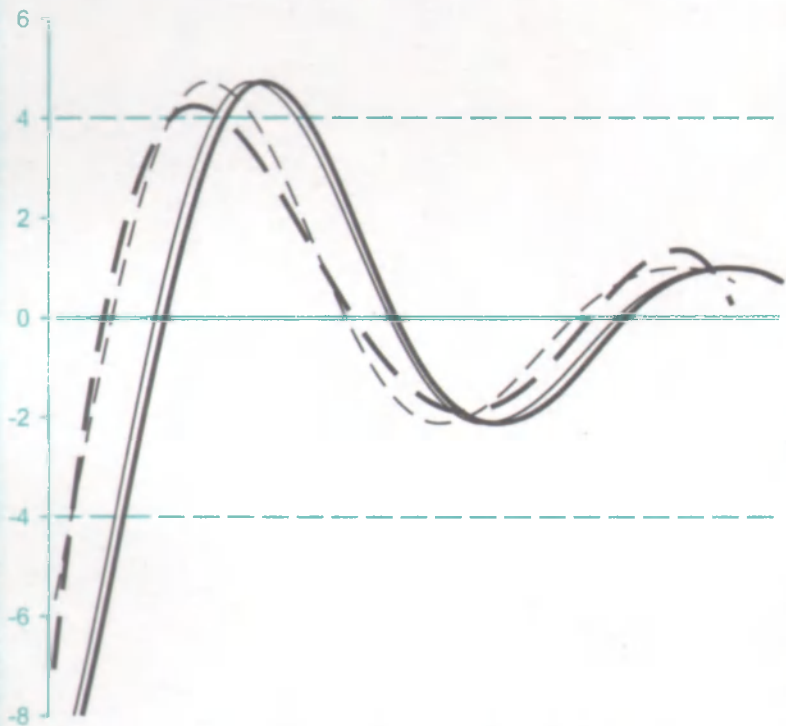


ПРОБЛЕМЫ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОНОМИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ Региональный аспект



УДК [338.2+504.06]
ББК 65.9+20.1
П 78

**П 78 Проблемы устойчивости экономических и экологических проблем : Региональный аспект/ Под ред. А.К. Тхакушинова, В.В. Акатова, С.Г. Чевра-нова. — Майкоп : ООО «Качество», 2007. — 172 с.
ISBN 978-5-9703-0062-6**

В сборник включены научные статьи, посвященные анализу наиболее важных региональных проблем в области устойчивости экономических и экологических систем. Книга состоит из двух частей. В первой части анализируются факторы функционирования региональных экономических систем, предлагаются индикаторы и алгебраические критерии их устойчивости, исследуются принципы и закономерности структурных трансформаций, развиваются механизмы управления регионом в целом и процессами природопользования как важнейшей составляющей взаимодействий в эколого-экономических системах. Во второй части сборника рассмотрена реакция экологических систем Западного Кавказа разного уровня организации (сообществ, популяций и организмов) на воздействие наиболее значимых в регионе антропогенных факторов — потепление климата, рубки леса, рекреацию, распространение инвазивных видов и другие. Авторами приведены результаты сравнения устойчивости биологических сообществ разных типов, а также популяций растений и животных к этим воздействиям; обсуждаются общие и частные механизмы устойчивости.

Для специалистов в области региональной экономики, экологии, охраны природы и рационального использования природных ресурсов.

УДК [338.2+504.06]
ББК 65.9+20.1

ISBN 978-5-9703-0062-6

© Майкопский государственный
технологический университет, 2007
© Оформление. ООО «Качество», 2007

СОДЕРЖАНИЕ

ЧАСТЬ 1. Экономические системы (анализ состояния, факторы устойчивости, управление)

<i>Алексеев А.В.</i> Оценка устойчивости развития региона	6
<i>Галинская Н.Н., Кислицин Д.П.</i> Анализ состояния и определение факторов развития региональной среды бизнеса	11
<i>Жемадукова С.Р.</i> Использование потенциала конкурентных отношений для обеспечения устойчивости региональных эколого-экономических систем	25
<i>Киселева В.А.</i> Динамика демографических процессов и экономическая активность населения как индикатор развития трудовых ресурсов (на примере Республики Адыгея)	33
<i>Леонтьева Е.А., Колодный Е.</i> Устойчивость рыночных структур к инвазии (дефиниции защитных реакций)	41
<i>Маськов С.А.</i> Идентификация и выбор механизмов управления структурными преобразованиями экономики региона	47
<i>Нагоева Д.Ш., Цыгикало В.С.</i> Методика оценки системных эффектов реализации программ социально-экономического развития региона (на примере Республики Адыгея)	55
<i>Новикова С.К.</i> Формирование кластера туризма как форма достижения гомеостаза в эколого-экономической системе региона	65
<i>Чефранов С.Г., Гумеров В.Г.</i> Подход к формализации развития эколого-экономических систем	75

ЧАСТЬ 2. Экологические системы (сообщества, популяции, организмы)

<i>Акатов В.В., Акатова Т.В., Загурная Ю.С., Тимухин И.Н., Туниев Б.С. Чефранов С.Г.</i> Уровень видовой полночленности и потенциал инвазibility растительных сообществ: введение в проблему	84
<i>Акатов П.В.</i> Состояние популяций древесных видов растений на верхнем пределе распространения как индикатор климатических изменений (бассейн реки Белая, Западный Кавказ)	100
<i>Гунина Г.Н.</i> Плотность и продуктивность ценопопуляций <i>Convallaria transcaucasica</i> в дубовых лесах Адыгеи	108
<i>Загурная Ю.С.</i> Влияние инсультризации на видовое богатство фитоценозов дубовых лесов предгорной части Северо-Западного Кавказа	114
<i>Сиротюк Э.А., Бахарева Т.Г.</i> Устойчивость популяций растений: критерии, ресурсы, индикаторы	121
<i>Соколенко О.А.</i> Влияние автотранспорта на репродуктивную сферу городских кустарниковых растений	129
<i>Трепет С.А., Ескина Т.Г.</i> Механизмы устойчивости популяций благородного оленя (<i>Cervus elaphus maral</i>) и горного зубра (<i>Bison bonasus montanus</i>) на Северо-Западном Кавказе	140
<i>Французов А.А.</i> Устойчивость горно-лесных фитоценозов Северо-Западного Кавказа к воздействию рубок (на примере сообществ дубово-грабовых и буково-пихтовых лесов бассейна реки Белая)	151
<i>Шадже А.И., Шадже А.Е.</i> Изменения в древесном ярусе и подросте лесных фитоценозов на туристских маршрутах Северо-Западного Кавказа	161

**УРОВЕНЬ ВИДОВОЙ ПОЛНОЧЛЕННОСТИ
И ПОТЕНЦИАЛ ИНВАЗИБЕЛЬНОСТИ
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО КAVКАЗА:
ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ**

Проникновение в растительные сообщества иноземных видов является глобальным феноменом с серьезными последствиями для экологических, экономических и социальных систем (Davis et al., 2000). В большинстве материковых районов Земли такие растения уже составляют 10–20% видового состава флоры. В островных биотах их доля выше и может достигать 45–80% (Шварц, 2004). Формирование новых средств межконтинентальных связей ведет к возрастанию темпов «перемешивания видов» (гомогенизации биосферы) (Миркин, Наумова, 2002; Морозова, 2003; Шварц, 2004) и степени адвентивизации растительного покрова регионов. Однако масштаб этого процесса определяется не только интенсивностью их заноса в регионы, но и способностью местных сообществ принять эти виды в свой состав – инвазибельностью (Elton, 1958; Davis et al., 2000; Миркин, Наумова, 2002; Шварц, 2004).

На основе обобщения огромного фактического материала по распространению адвентивных видов, накопленного в последние десятилетия, было предложено значительное число гипотез, объясняющих, почему растительные сообщества характеризуются разной устойчивостью к их внедрению (Миркин, Наумова, 2002). При этом большинство экологов связывают инвазибельность сообществ с наличием в них неиспользованных ресурсов и, соответственно, с относительно низкой интенсивностью конкуренции за эти ресурсы (Миркин, Наумова, 2002). Так, по мнению Элтона, в качестве основного показателя инвазибельности ценозов следует рассматривать их видовое богатство, поскольку сообщества, включающие значительное число видов, должны характеризоваться более полным использованием ресурсов и, соответственно, более высокой напряженностью межвидовых взаимодействий, что препятствует внедрению чужеродных видов (Elton, 1958). В последние годы значительное внимание привлекла гипотеза флуктуирующих ресурсов, в соответствии с которой флуктуации условий среды и природные или антропогенные нарушения ведут к временному высвобождению некоторого количества ресурсов и способствуют, таким образом, инвазиям (Davis et al., 2000; 2005).

Следует отметить, однако, что результаты математического моделирования инвазий и полевых наблюдений нередко противоречат этим гипотезам. Так, на примере модельных видовых ансамблей было показано, что неполное использование ресурсов может наблюдаться как в бедных, так и в богатых видами ценозах (Moore et al., 2001). Поэтому отрицательная зависимость между видовым богатством и числом инвазивных видов не была обнаружена для многих природных сообществ (Rejmanek, 1989; Миркин, Наумова, 2002; Виноградова, 2003; Brown, Peet, 2003; Davis et al., 2005). Кроме того, в ряде работ подчеркивается, что пространственная шкала также влияет на характер соотношения между этими параметрами: если на маленьких участках сообществ (до 1м²) зависимость между ними действительно может быть отрицательной, то с увеличением размера площадок обычно меняется на поло-

жительную (Levine, 2000; Brown, Peet, 2003). По мнению Браун, это может быть связано с изменением относительной роли локальных (конкурентное исключение) и региональных (иммиграция) процессов в определении видового богатства сообществ на пространственной шкале (Brown, Peet, 2003), либо является статистическим артефактом (Fridley et al., 2004).

Универсальность гипотезы флуктуирующих ресурсов (Davis et al., 2000) также вызывает сомнение, поскольку даже зрелые леса с нечастыми нарушениями могут включать инвазивные виды (Sounders et al., 1991). Кроме того, инвазивные виды нередко предпочитают именно малонарушенные или высокопродуктивные участки сообществ (Sax, 2002). Что же касается свалок, обочин дорог и распаханых полей, обычно обильно заселенных инвазивными видами, то многие из этих местообитаний являются принципиально новыми и для аборигенных видов, которые из-за недостатка эволюционного времени еще не успели сформировать флористические комплексы, достаточно полно использующие данное ресурсное пространство (Sax, Brown, 2000).

Более 20-и лет назад Т.А. Работнов (1983) высказал предположение, что фактором, определяющим устойчивость фитоценозов к проникновению новых видов, является их флористическая или ценоценозическая неполноценность. Но только в последние годы проблема инвазивности начала активно пересекаться с дискуссией об уровне видовой полнотности (неполноценности) современных биот (Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Brown, Peet, 2003; Davis et al., 2005; Sax et al., 2005; Акатов и др., 2005; Акатов, Акатова, 2006).

В соответствии с динамическими моделями организации биологических сообществ, их видовое разнообразие определяется балансом процессов появления новых видов в результате иммиграции или видообразования, и вымирания видов в результате воздействия факторов среды на локальном или региональном уровнях (MacArthur, Wilson, 1963; Rosenzweig, 1975 – по: Ricklefs, Schluter, 1993). Когда скорость этих процессов уравнивается, сообщества достигают состояния видовой полнотности, т.е. хорошего соответствия их видового богатства емкости (условиям, ресурсам) среды на занимаемой ими территории. Отсутствие такого равновесия (неполноценность) может быть обусловлено сукцессионной или эволюционной молодостью сообществ, влиянием изоляции, современных нарушений или нарушений в историческом прошлом (Davis et al., 2005; Ricklefs, Schluter, 1993), а также потенциальной невозможностью достижения некоторыми из них предельного видового богатства на локальных участках (Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993) (это положение спорно: Akatov et al., 2005; He et al., 2005).

Выпадение из сообществ в результате изоляции или исторических процессов части видов (или их непоявление по тем же причинам) ведет к увеличению обилия оставшихся видов в результате перераспределения освободившихся ресурсов («эффект экологического высвобождения»). Однако вследствие индивидуальности видов растений как в способе использования ресурсов, так и в реакции на изменения условий среды (Раменский, 1924; Работнов, 1983; Миркин, Наумова, 1998) подобная компенсация не является равноценной. Поэтому часть свободных ресурсов становится доступной для инвазивных видов, причем не только для «узких специалистов», но и для мало-специализированных форм (Sax, Brown, 2000), способных, по-видимому, использовать ресурсы одновременно нескольких отсутствующих стенобионт-

ных видов (нескольких «интерзональных экологических лагун» – по: Раутиан, Жерихин, 1997).

Следовательно, если теоретически инвазии чужеродных видов возможны как в неполночленные (без вытеснения аборигенных видов), так и в полночленные (с вытеснением) ценозы, то их вероятность в случае «мягкого сценария» должна быть более высокой. В частности, на большую инвазибельность неполночленных сообществ указывают результаты сопоставления степени адвентивизации островных и континентальных флор (Sax, Brown, 2000; Миркин, Наумова, 2002; Шварц, 2004; Sax et al., 2005), а также тот факт, что большинство инвазий происходит без вытеснения аборигенных видов (Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005). Кроме того, теоретический анализ показывает, что косвенным доказательством неполночленности многих заселенных иноземными видами сообществ, является наличие в них положительной корреляции между числом инвазивных и аборигенных видов (Moore et al., 2001).

Таким образом, изучение инвазибельности сообществ, находящихся на разном удалении от точки равновесия, можно рассматривать как важное направление в рамках данной проблемы, не получившее, однако, адекватного внимания. Одной из возможных причин сложившейся ситуации являются методические проблемы, поскольку при существующих подходах уровень полночленности сообществ определяется на основе уже свершившихся инвазий, что делает невозможным использование полученных знаний для определения потенциала инвазибельности еще не затронутых этим процессом биот.

Авторы на протяжении многих лет изучали феномен неполночленности на примере растительных сообществ и открытых фитоагрегировок различных высотных поясов Западного Кавказа (Акатов, 1995, Акатов и др, 2002, 2003, 2005; Akatov et al., 2005). Поэтому представляло интерес сопоставить уровень видовой полночленности и насыщенность инвазивными видами некоторых из них. Целью настоящей работы явилось изучение характера распространения и фитоценологических позиций иноземных видов в естественных и нарушенных растительных сообществах Западного Кавказа; оценка устойчивости сообществ с разным уровнем видовой полночленности к инвазиям чужеродных видов и разработка на этой основе предварительного прогноза адвентивизации растительного покрова Западного Кавказа.

Распространение инвазивных видов на Западном Кавказе

Несмотря на возрастающую угрозу засорения флоры Западного Кавказа иноземными видами, попадающими сюда в результате случайного заноса или одичания многочисленных интродуцентов (Зернов, 2003), вопросам распространения этих видов в естественных или полусубъективных растительных сообществах до недавнего времени не уделялось существенного внимания. Имеется лишь несколько публикаций, содержащих сведения о характере и степени натурализации адвентивных видов в этом регионе и позволяющих оценить масштаб данного процесса. Так, из монографии по флоре Северо-Западного Закавказья А.С. Зернова (2000) следует, что более 70 видов сосудистых растений уже натурализовались в природной среде и около 30 из них входят в состав естественных

растительных сообществ. В работе А.Г. Солтани (2003) для территории Сочинского Причерноморья отмечено более 30 видов-интродуцентов древесных и кустарниковых пород, активно внедряющихся в низкогорные леса, причем проникновение в фитоценозы только 5 видов сопровождается, по данным этого автора, вытеснением аборигенных растений. В статье И.Н. Тимухина и Т.В. Акатовой (2003) дан обзор инвазивных видов Кавказского заповедника. Как следует из данной работы, на этой охраняемой территории произрастает 42 адвентивных вида, из которых около половины было встречено в естественных и полустественных сообществах, причем большинство — в низкогорных лесах южного макросклона (Хостинская тисо-самшитовая роща). С.В. Бондаренко для бассейна р. Афипис приводит 8 инвазивных видов, произрастающих как в лесных, так и в луговых сообществах.

С целью дополнения информации о распределении натурализовавшихся в фитоценозах Западного Кавказа иноземных видов, авторы предприняли маршрутное обследование некоторых районов этого региона. Так, на южном макросклоне были обследованы различные типы лесов и послелесные поляны горнолесного пояса Сочинского Причерноморья (Б.С. Туниев, И.Н. Тимухин), а также скалы, осыпные склоны и прирусловые отмели рек Шепси, Пезуапсе, Дагомыс, Шахе, Мзымта (Б.С. Туниев, И.Н. Тимухин, В.В. Акатов, Т.В. Акатова). На северном — различные типы предгорных и горных лесов, прирусловые отмели, вторичные остепненные луга и послелесные поляны бассейна р. Белой (В.В. Акатов, Т.В. Акатова, Ю.С. Загурная). Полный список инвазивных видов, выявленных в ходе этого обследования, является предметом отдельной работы. В данной публикации мы дадим лишь краткую характеристику их распространения по сообществам.

Как следует из таблицы 1, наибольшее количество иноземных видов произрастает в нарушенных низкогорных лесах и на послелесных полянах южного макросклона Главного Кавказского хребта, например, *Phytolacca americana* L., *Ficus carica* L., *Albizzia julibrissin* Durazz., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Bidens frondosa* L., *Wisteria sinensis* Sweet, *Cupressus lusitanica* Mill., *Laurus nobilis* L., *Viburnum tinus* L., *Elaeagnus pungens* Thunb., *Robinia pseudoacacia* L., *Trachycarpus fortunei* H. Wendl., *Acacia dealbata* Link., *Phyllostachys aurea* A.&C. Riviere, *Ambrosia artemisifolia* L., *Erigeron canadensis* L. и др.

Значительное число инвазивных видов выявлено в низинных и прирусловых лесах (ольшаники, ольхово-ивовые, полидоминантные, лапинники) этого макросклона (*Catalpa ovata* D. Don fil., *Paulownia tomentosa* (Thun) Steud., *Ailanthus altissima*, *Morus alba* L., *Hibiscus syriacus* L., *Amorpha fruticosa* L., *Robinia pseudoacacia*, *Dushesnea indica* (Andrews) Foche, *Commelina communis* L., *Verbena hastata* L., *Erigeron canadensis*, *Paspalum paspaloides* (Michx.) Scribn., *Acalypha australis* L., *Xanthium spinosum* L., *Xanthium strumarium* L., *Amaranthus retroflexus* L.), а также на незатопляемых галечниках и скально-осыпных участках до 100 м н.у.м. (*Buddleia davidi* Franch., *Pueraria lobata* Ohwi, *Viburnum tinus*, *Spartium junceum* L., *Euphorbia maculata* L., *E. nutans* Lagasca, *Ambrosia artemisifolia*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Erigeron canadensis* и др.). В полидоминантных лесах с *Buxus colchica* обнаружено семь иноземных видов: *Morus alba*, *Trachycarpus fortunei*, *Paulownia tomentosa*, *Physalis ixocarpa* Brot. ex Hornem., *Erigeron canadensis*, *Xanthoxalis corniculata* (L.) Small, *Dushesnea indica*.

Букняки и неморальные дубняки южного макросклона в пределах поясного распространения (200–1850 м н.у.м) характеризуются очень низкой насыщен-

Количественная характеристика распространения инвазивных видов растений в сообществах Западного Кавказа

Сообщества	Южный макросклон				Северный макросклон			
	травы	куст.	дерев.	всего	травы	куст.	дерев.	всего
Прирусловые отмели	9	4	1	14	6	-	-	6
Прирусловые леса	10	2	5	17	5	2	6	13
Нарушенные широкол. леса, опушки и поляны	17	3	9	29	7	2	6	15
Малонарушенные буковые и дубовые леса	3	-	-	3	1	-	-	1
Леса с <i>Vixis colchica</i>	4	-	3	7	-	-	-	-
Буково-пихтовые леса	-	-	-	-	1	-	-	1
Нарушенные субальпийские луга	-	-	-	-	1	-	-	1

ностью инвазивными видами: в глубь ценозов проникает только *Phytolacca americana*, а по прогалинам и вывалам — дополнительно *Erigeron canadensis* и *Oenothera biennis* L. В поясе темнохвойных лесов на этом макросклоне Главного Кавказского хребта инвазивные растения не обнаружены. Тем не менее, интенсивное освоение горных регионов способствует проникновению адвентивных видов в более высокие горные пояса. Так, при строительстве горноклиматического курорта «Красная Поляна» в долине р. Мзымта в среднегорные ландшафты были занесены с транспортом и зарубежными материалами ослинник Океса (*Oenothera oakesiana* (A. Gray) Robbis ex S. Wats. et Coult.) и вербена жилковатая (*Verbena venosa* Gill. & Hook.), ранее не отмечавшиеся даже во флоре России.

Растительные сообщества северного макросклона по сравнению с южным характеризуются меньшей насыщенностью иноземными видами, но сходным распределением по биотопам (табл. 1). Как и на южном макросклоне, наибольшее число инвазивных видов произрастает в нарушенных низкогорных лесах, на их опушках и во вторичных остепненных лугах (*Acer negundo* L., *Gleditsia triacanthos* L., *Robinia pseudoacacia*, *Ailanthus altissima*, *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Amorfa fruticosa*, *Juglans regia* L., *Morus alba*, *Solidago canadensis* L. *Erigeron annuus*, *Erigeron canadensis*, *Ambrosia artemisifolia*, *Asclepias siriaca* L., *Xanthoxalis stricta* (L.) Small.). На полянах среднегорного пояса (500–700 м н.у.м.) в полосе буково-пихтовых лесов было отмечено 7 иноземных видов: *Erigeron annuus*, *Erigeron canadensis*, *Xanthoxalis stricta*, *Sigesbeckia orientalis* L., *Ambrosia artemisifolia*, *Solidago canadensis*, *Xanthium strumarium*.

В пойменных и прирусловых лесах предгорного пояса были обнаружены *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Gleditsia triacanthos*, *Morus alba*, *Amorfa fruticosa*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Helianthus tuberosus* L. (единично, под пологом леса); по разреженным более освещенным или нарушенным местам: *Ambrosia artemisifolia* и *Amaranthus retroflexus* — изредка, *Solidago canadensis* и *Asclepias siriaca* — местами образуют обширные заросли. Несомкнутые группировки растений галечниковых и песчаных отмелей и наносов в руслах рек Белая (от 300 до 700 м над ур. м.) и Киша (от 600 до 700 м над ур. м.) включают относительно небольшое число инвазивных видов: *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Bidens frondosa*, *Ambrosia artemisifolia*, *Xanthium californicum*, *Galinsoga parviflora*.

В лесах средне- и верхнегорной части бассейна р. Белой натурализовавшихся адвентивных видов не обнаружено. В горы за пределы населенных пунктов инва-

живные виды проникают по обочинам дорог. Так *Erigeron annuus* в составе луговых ценозов, сформированных вдоль дорог, проникает до высоты 1690 м н.у.м. Чуть ниже, на высоте 1120 м н.у.м. начинает встречаться *Ambrosia artemisifolia*, а с высоты 950 м — *Erigeron canadensis* и *Bidens frondosa*. В субальпийском поясе нам известен лишь один адвентивный вид, занесенный в высокогорье выпасаемым скотом — *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter.

Видовая неполноценность и потенциал инвазибельности сообществ

В случае, если уровень видовой полноценности сообществ является фактором, влияющим на их устойчивость к внедрению чужеродных видов и характер последствий этого процесса для аборигенных видов, можно ожидать следующих эффектов:

1. Статистически значимой отрицательной зависимости между уровнем видовой полноценности растительных сообществ (открытых фитоагрегировок) и числом (суммарной численностью) произрастающих в них инвазивных видов (предсказание 1).

2. Внедрение чужеродных видов в сообщества с низким уровнем видовой полноценности должно сопровождаться ростом их видового богатства. Соответственно, в сообществах такого типа не следует ожидать отрицательной корреляции между суммарной численностью инвазивных видов и числом аборигенных видов (Moore et al., 2001; Gilbert, Lechowicz, 2005) (предсказание 2).

3. Внедрение чужеродных видов в сообщества с высоким уровнем видовой полноценности должно сопровождаться выпадением аборигенных и, соответственно, в таких сообществах между суммарной численностью инвазивных видов и числом аборигенных видов должна наблюдаться отрицательная зависимость (предсказание 3).

4. Внедрение чужеродных видов в сообщества с высоким уровнем видовой полноценности в результате проявления «масс эффекта» (Shmida, Wilson, 1985) должно сопровождаться формированием сверхполноценных (неравновесных) сообществ с низкой численностью инвазивных видов. В таких сообществах не следует ожидать отрицательной корреляции между суммарной численностью инвазивных видов и числом аборигенных видов (предсказание 4).

Мы предполагаем, что выявление данных эффектов в растительных сообществах и открытых фитоагрегировках различных типов позволит определить наиболее распространенные модели инвазий, а также типы сообществ, не затронутые в настоящее время этим процессом, но потенциально уязвимые к данному воздействию в случае расширения эколого-ценотического спектра инвазивных видов в регионе.

Для оценки уровня видовой полноценности сообществ нами использовался оригинальный подход, эффективность которого была подтверждена при решении ряда задач (тестировании островного эффекта, определении вклада исторических факторов в формирование видового богатства высокогорных и горнолесных фитоценозов Западного Кавказа). Он основан на анализе соотношения между видовым богатством сообществ на более крупных (N) и меньших по размеру (S) участках (чем выше уровень полноценности, тем выше значения N/S) и подробно описан в ряде публикаций (Акатов, 1995, Акатов и др., 2002, 2003, 2005; Akatov et al., 2005 и др.).

Соотношение между видовым богатством, уровнем видовой полнотности и потенциалом инвазивности ценозов анализировалось на примере двух типов травянистых сообществ, характеризующихся разными моделями организации и наиболее высокой (по сравнению с другими типами обследованных сообществ) насыщенностью инородными видами на конкретных участках:

1. Открытые растительные группировки прирусловых отмелей четырех горных рек Сочинского национального парка (Шепси, Псеуапсе, Западный Дагомыс, Мзымта), расположенные вне населенных пунктов в пределах высот 50–650 м над ур. м. Из константных видов отметим следующие: *Polygonum persicaria* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Medicago lupulina* L., *Lolium rigidum* Gaudin, *Equisetum arvense* L.. Общее проективное покрытие описанных группировок варьирует от 1 до 21%.

2. Фитоценозы остепненных и полевых лугов, используемые под выпас или сенокосение и расположенные в пределах высот 200–680 м над ур. м. около населенных пунктов или кордонов Кавказского заповедника (бассейны рек Белая и Киша). В остепненно-луговых фитоценозах доминируют *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng и *Festuca valesiaca* Gaudin; наиболее часто встречаются — *Agrimonia eupatoria* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium arvense* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Centaurea micranthos* S.G.Gmel. и другие. Проективное покрытие этих сообществ составляет 50–100%. В луговых сообществах полян нет хорошо выраженных доминантов. Относительно высоким обилием характеризуются: *Agrostis vinealis* Schreber, *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L.; высокой встречаемостью — *Achillea millefolium*, *Trifolium repens* L., *T. pratense* L., *Prunella vulgaris* L. и другие. Общее покрытие: 98–100%.

Описания выполнялись на площадках 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывались 20 площадок по 0,5 м². На каждой маленькой площадке оценивалось общее проективное покрытие растений и отмечались виды. На некоторых участках открытых группировок определялось число особей. Общее количество обследованных и описанных участков фитогруппировок составило 26, луговых сообществ — 17. Общее число инвазивных видов, попавших в описание фитогруппировок отмелей составило 9, на площадках 15 м² от 0 — до 7 видов; луго-остепненных фитоценозов — 5, на площадках 0–4 вида; в полевых фитоценозах — 4 и 0 — 3 вида.

На основе собранного материала были рассчитаны следующие показатели: среднее число всех видов (S), а также среднее число аборигенных (S_n) и инородных (S_i) видов на площадках 0,5 м², общее число видов (N), а также число аборигенных (N_n) и инородных (N_i) видов на площадках 15 м², встречаемость видов на маленьких площадках (R), фактический уровень видовой полнотности сообществ (N/S), предполагаемый исходный (до внедрения инвазивных видов) уровень полнотности сообществ (N_n/S).

Общее (суммарное) обилие инвазивных видов (AS_i) в открытых фитогруппировках оценивалось через сумму R , а в сомкнутых сообществах — через сумму средних баллов проективного покрытия на маленьких площадках. Для этих целей использовалась следующая балльная шкала: 1 — покрытие менее 1%, 2–1 — 5%, 3–6 — 15%, 4–16 — 25%, 5–26 — 50%, 6–51 — 75%, 7–76 — 100%.

Результаты анализа соотношения между общим проективным покрытием травостоя (Cov), видовым богатством на 0,5 м² (S), современным и исходным уровнем полнотности (N/S , N_n/S) и суммарным обилием инвазивных видов (AS_i) в сообществах лугов и группировок прирусловых отмелей представлены на рисунке 1 и в таблице 2.

Как видно из указанных рисунка и таблицы, у обоих типов сообществ между N/S , (N_i/S) и AS_i наблюдается статистически значимая зависимость, что подтверждает предположение о меньшей устойчивости неполноценных сообществ к инвазии чужеродных видов (предсказание 1). Следует также обратить внимание, что инвазивные виды достигают более высокого обилия на участках сообществ и группировок с большим видовым богатством и проективным покрытием травостоя. Причем в случае фитогруппировок прирусловых отмелей связь между указанными параметрами является достоверной для высокого уровня значимости (табл. 2).

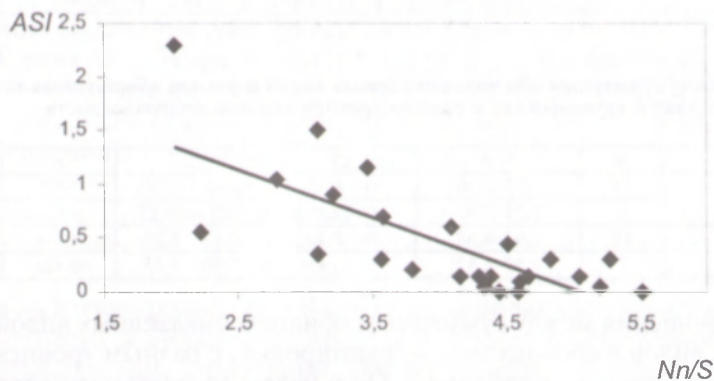
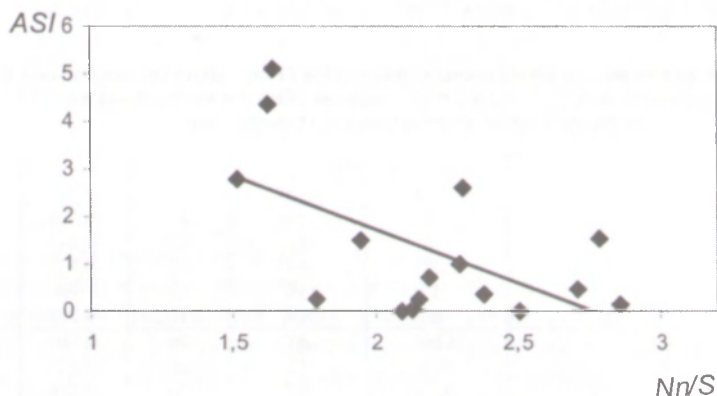


Рис. 1 Соотношение между уровнем видовой полночленности и суммарным обилием инвазивных видов в растительных сообществах остепненных лугов и полей (верхний рисунок) и группировках прирусловых отмелей (нижний рисунок)

Данный результат противоречит как предположению Элтона о более высокой устойчивости к инвазиям многовидовых сообществ (Elton, 1958), так и гипотезе флуктуирующих ресурсов Дэвиса (Davis et al., 2000), но согласуется с ранее сделанными наблюдениями, что факторы среды, благоприятные для поддержания высокого локального разнообразия фитоценозов, нередко являются благоприятными и для инородных видов (Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Brown, Peet, 2003; Gilbert, Lechowicz, 2005). Кроме того, как следует из таблицы 2, между видовой полночленностью и локальным видовым богатством сообществ и груп-

пировок имеет место отрицательная зависимость, которую мы неоднократно выявляли для других типов фитоценозов, испытывающих влияние изоляции или исторических факторов (Акатов, 1995; Акатов и др., 2002, 2003, 2005). Таким образом, можно предположить, что по мере роста видовой емкости биотопов (например, при удалении участков от берега реки или снижении интенсивности выпаса) поток диаспор из источников колонизации оказывается недостаточным для полного насыщения сообществ или группировок местными видами, обуславливая более высокую неполноценность многовидовых ценозов и, соответственно, благоприятные условия для внедрения и натурализации инородных видов.

Таблица 2

Соотношение между общим проективным покрытием (Cov), видовым богатством (S), уровнем полнотности (N/S , N_p/S) и суммарным обилием инвазивных видов (AS_i) в растительных сообществах и группировках

Тип сообщества	Параметры		n	r	P
	независ.	завис.			
Луга	Cov	AS_i	17	0,270	
	N/S	AS_i	17	-0,487	< 0,05
	N_p/S	AS_i	17	-0,575	< 0,05
	S	AS_i	17	0,398	
	S	N/S	17	-0,273	
Фитогруппировки	Cov	AS_i	26	0,530	< 0,01
	N/S	AS_i	26	-0,637	< 0,001
	N_p/S	AS_i	26	-0,748	< 0,001
	S	AS_i	26	0,643	< 0,001
	S	N/S	26	-0,595	< 0,01

Таблица 3

Соотношение между суммарным обилием инвазивных видов и числом аборигенных видов в сообществах и группировках с разным уровнем видовой полнотности

Тип сообщества	n	N_p/S	AS_i	S_n	r	P
луга	11	1,51–2,30	0–4,35	6,60–15,65	0,476	
	6	2,31–2,92	0–1,55	4,75–18,25	0,123	
фитогруппировки	19	2,03–4,58	0–2,30	1,85–8,25	0,468	<0,05
	7	4,59–5,52	0–0,15	2,90–5,35	-0,628	

Характер соотношения между суммарным обилием инвазивных видов и числом аборигенных видов в сообществах и группировках с разным уровнем видовой полнотности показан в таблице 3. Он в целом соответствует сделанным выше предположениям: внедрение чужеродных видов в группировки и сообщества с относительно низким уровнем видовой полнотности сопровождается ростом их видового богатства (предсказание 2), а с наиболее высоким – предположительно, либо выпадением аборигенных видов (в группировках) (предсказание 3), либо отсутствием реакции на весьма слабые инвазии, возможно связанные с «масс-эффектом» (в луговых сообществах) (предсказание 4). Отметим, однако, что в связи с недостаточным объемом данных выявленные зависимости оказались в основном статистически не достоверными.

Перспективы адвентивизации растительного покрова Западного Кавказа

Как было показано в первом разделе статьи, многие растительные сообщества Западного Кавказа пока еще не включают в свой состав инородные виды.

Однако число видов растений, натурализовавшихся в нарушенных и естественных природных экосистемах региона постоянно растет. Более интенсивно этот процесс происходит на Черноморском побережье Кавказа, что связано как с увеличением ассортимента выращиваемых интродуцентов и их способностью становиться «беженцами из культуры», так и с небывалым по масштабам освоением Сочинского Причерноморья, особенно по долинам таких крупных рек, как Мзымта, Шахе, Псеузапсе, а также стихийным озеленением различных объектов рекреации. Меньший масштаб инвазий наблюдается в Предкавказье и на северном макросклоне Большого Кавказа, где лидирующие позиции в этом процессе занимают сорные виды. Большинство из них на своей родине являются видами начальных стадий восстановительных сукцессий (*Ambrosia artemisifolia*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Xanthoxalis stricta* и др.), сменяясь впоследствии другими видами (Rickett, 1982; по Réjmanek, 1989). Однако в новых условиях они постепенно расширяют спектр доступных местообитаний и внедряются в сообщества промежуточных стадий сукцессий, а также в климаксовые ценозы (Réjmanek, 1989).

Если сделанные во втором разделе выводы являются верными и применимыми к различным типам сообществ, то следует ожидать, что в случае расширения эколого-ценотического спектра инородных видов в регионе инвазиям подвергнутся в первую очередь менее полночленные сообщества. Данное обстоятельство позволяет заранее определить ценозы, потенциально уязвимые к такому воздействию, и предпринять по отношению к ним особые меры охраны.

В качестве примера мы попытались оценить на этой основе потенциал инвазительности естественных и нарушенных сообществ субальпийских лугов (*Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae*, Onipchenko, 2002), а также древесного яруса ряда лесных фитоценозов (верхнегорных березовых, кленовых, буковых и пихтовых лесов, средне- и низкогорных буковых и буково-пихтовых лесов, низкогорных дубовых лесов, лесов колхидского и субсредиземноморского типов) Западного Кавказа.

Сообщества субальпийских лугов

Сбор фактического материала по субальпийским лугам был проведен в течение 1994–1998 годов в бассейнах рек Белая, Большая и Малая Лаба, Шахе и Мзымта на 8 изолированных и 8 неизолированных высокогорных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов в пределах Кавказского заповедника и сопредельных с ним территорий. Изолированные массивы отделены от других высокогорных массивов и хребтов лесными участками протяженностью от 0,68 до 12 км. К неизолированным относятся высокогорные массивы, связанные между собой «коридорами» высокогорной травянистой растительности, а если и разделены участком леса, то ширина этого участка не превышает 100 м.

На каждом из массивов на основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитания были выделены 1–6 фитоценозов субальпийских среднетравных лугов (общее количество на изолированных массивах – 16, на неизолированных – 32). При этом 42 фитоценоза не имеют и 6 имеют явные признаки выпаса домашнего скота. В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 и 0,5 м², заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким способом фактического материала было определено среднее число видов на площадках размером 4×4 м (*N*) и 1×0,5 м (*S*).

Результаты сопоставления уровня видовой полночленности фитоценозов остепненных лугов и полян низкогорного пояса (в той или иной степени насыщенных инвазивными видами) и ненарушенных субальпийских лугов региона (без таких видов) представлены на рисунке 2. Как видно, в среднем уровень видовой полночленности низкогорных сообществ примерно соответствует уровню полночленности субальпийских сообществ неизолированных высокогорных массивов и оказывается более высоким по сравнению с субальпийскими лугами изолированных массивов. Ранее мы показали, что видовой фонд сообществ субальпийских лугов Западного Кавказа в силу особенностей их исторического формирования характеризуется более высоким уровнем полночленности по сравнению с рядом других сообществ высокогорной зоны (Акатов и др., 2003). Данное обстоятельство позволяет сделать предположение о потенциальной уязвимости многих естественных альпийских и субальпийских фитоценозов к внедрению инородных видов в случае появления в регионе форм, адаптированных к условиям гумидных высокогорий.

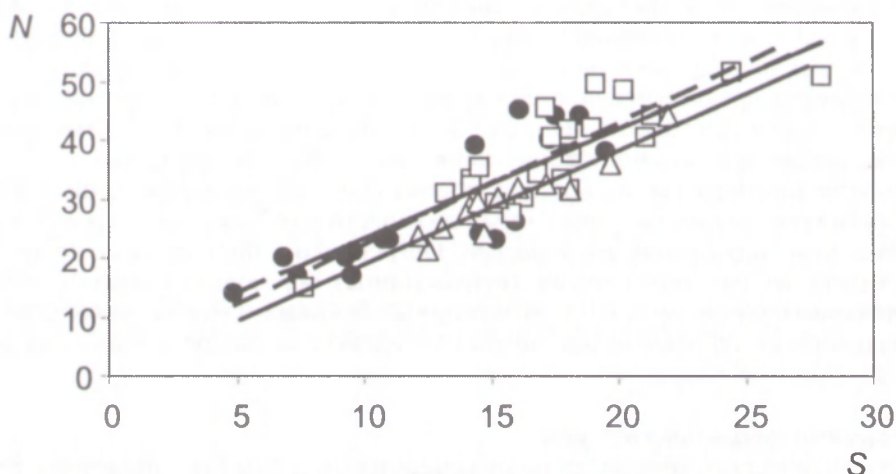


Рис. 2. Соотношение между числом видов на менее (S) и более (N) крупных площадках для луговых сообществ низкогорного и субальпийского поясов Западного Кавказа.

Сообщества: ● — полянные и остепненные луга низкогорного пояса (пунктирная линия — линия регрессии для этих точек); □ — субальпийские среднетравные луга неизолированных высокогорных массивов (верхняя сплошная линия); Δ — субальпийские среднетравные луга изолированных высокогорных массивов (нижняя сплошная линия).

Древесный ярус лесных сообществ

Описания древесного яруса лесных фитоценозов были выполнены в течение 2002–2006 годов на горных массивах и хребтах северного (бассейны рек Белая и Малая Лаба) и южного (бассейны рек Шахе, Сочи, Мзымта; окрестности пос. Архипо-Осиповка; полуостров Абрау) макросклонов Западного Кавказа в интервале высот от 20 до 2200 м над ур. м. На каждом из горных массивов на разных высотных уровнях были выбраны покрытые лесом однородные участки склонов площадью около одного гектара и характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах каждого такого участка были заложены на основе систематического принципа 10 пробных площадок размером 300 м². На каждой

площадке было выполнено краткое описание лесного фитоценоза, включая регистрацию всех видов древесных растений с диаметром ствола более 6 см на уровне груди. Общее число выбранных и описанных участков составило 130, в том числе на северном макросклоне – 64, на южном – 66. Из них 110 участков расположены преимущественно в пределах особо охраняемых территорий различного статуса (Кавказский природный биосферный заповедник, Сочинский национальный парк, природный парк «Большой Тхач», Утришский государственный ландшафтный заказник, Майкопский ботанический заказник). Они характеризуются отсутствием или слабо выраженными признаками антропогенных нарушений. Еще 10 – в массивах низкогорных дубовых лесов, где в результате рубок главного пользования произошла смена доминирующих пород. На основе всех выполненных описаний были определены среднее число видов деревьев на площадках 300 м² (*S*) и число видов деревьев на каждом участке площадью один гектар (*N*).

С целью оценки относительного потенциала инвазibility древесного яруса лесных сообществ разных типов мы сопоставили на основе описанного выше подхода уровень их локальной полночленности с усредненными данными по соотношению числа видов деревьев на 1 и 0,04 га фитоценозов вечнозеленых широколиственных лесов умеренной зоны юго-западной Японии (Masaki et al., 1999), которые выбрали в качестве эталона. Считается, что умеренные широколиственные леса центральной части Восточной Азии, в том числе и Японии, являются наиболее насыщенными видами среди аналогичных сообществ Северного полушария (Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999 и др.). Более подробно метод расчета уровня относительной полночленности анализируемых сообществ описан в работе: Акатов и др., 2005.

Динамика относительного уровня полночленности древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа (его средние и предельные значения) вдоль высотного градиента отдельно для северного и южного макросклонов показана в таблице 4. Как видно из таблицы, уровень полночленности этих сообществ в среднем составляет около 75% от уровня полночленности древесного яруса лесных фитоценозов Японии, выбранных в качестве эталона. При этом, сообщества Западного Кавказа характеризуются разным уровнем удаленности от равновесного состояния. Если используемый нами подход верен, то наиболее высоким уровнем полночленности характеризуются буковые и буково-пихтовые леса, занимающие преимущественно среднюю часть высотного профиля. По этому признаку они очень близки к широколиственным лесам Японии. Уровень полночленности других сообществ (как низкогорных, так и верхнегорных), в той или иной степени ниже.

Полученный результат хорошо согласуется с палеоботаническими данными и реконструкциями истории развития лесной растительности на Западном Кавказе (Колаковский, 1974; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980), в соответствии с которыми среднегорные буковые и буково-пихтовые леса данного региона являются исторически более древними, чем верхнегорные и низкогорные леса, и в плейстоцене они пострадали в меньшей степени, чем низкогорные леса обоих макросклонов (Акатов и др., 2005).

Таким образом, можно предположить, что более низким потенциалом инвазibility характеризуются буковые и буково-пихтовые леса региона, а также маловидовые дубовые леса южного макросклона, и более высоким – верхнегорные березовые и низкогорные дубовые леса северного макросклона,

Таблица 4

Видовое богатство и уровень видовой полнотности древесного яруса горно-лесных фитоценозов Западного Кавказа по отношению к широколиственным лесам умеренной зоны юго-западной Японии (Masaki et al., 1999).

Сообщества	Высота над ур. м	n	S	N	Уровень полнотности
Южный макросклон					
Леса с <i>Juniperus exelsa</i> и <i>Carpinus orientalis</i>	30 – 100	9	4,81	8,22	0,60 (0,52 – 0,69)
Дубовые леса с <i>Quercus petraea</i>	60 – 125	9	2,78	5,67	0,88 (0,57 – 1,20)
Леса с <i>Vixus colchica</i>	100 – 400	7	4,63	9,50	0,72 (0,57 – 0,97)
Буковые леса	250 – 800	7	3,63	7,57	0,77 (0,62 – 0,94)
Леса с <i>Castanea sativa</i>	400 – 1100	12	4,05	7,08	0,58 (0,53 – 0,67)
Буковые и буково-пихтовые леса	1100 – 1600	11	2,74	5,36	0,81 (0,64 – 1,09)
Буковые и буково-пихтовые леса	1600 – 1800	6	1,98	3,17	0,73 (0,54 – 0,87)
Субальпийское буковое криволесье	1700 – 1900	5	1,56	2,60	0,96 (0,69 – 1,26)
Северный макросклон					
Дубовые леса с <i>Quercus rubra</i>	200 – 300	10	4,54	8,30	0,68 (0,54 – 1,10)
Буковые леса	400 – 700	9	2,87	6,78	0,95 (0,74 – 1,20)
Буково-пихтовые леса	600 – 1000	8	4,16	9,13	0,83 (0,64 – 1,00)
Буково-пихтовые леса	1000 – 1600	13	3,09	6,54	0,84 (0,68 – 1,23)
Буково-пихтовые и пихтовые леса	1600 – 1900	8	2,35	3,13	0,61 (0,41 – 0,81)
Субальпийское березовое криволесье	1800 – 2100	6	2,97	4,50	0,61 (0,53 – 0,79)

а также леса колхидского и субсредиземноморского типов низкогорной и среднегорной зон южного макросклона. Данные по современному распространению инвазивных видов деревьев (их концентрация в широколиственных низкогорных лесах и отсутствие в смешанных и темнохвойных) в целом согласуются с этим предположением. Однако нельзя исключить, что это может быть связано также с большей нарушенностью низкогорных лесов или наличием в предгорной зоне более значительного фонда адвентивных видов. Кроме того, необходимо обратить внимание, что в пределах каждого типа леса уровень полнотности локальных участков варьирует в весьма широких пределах (табл. 4), и в среднем более полнотными являются сообщества или их участки с более низким локальным богатством ($r = 0,342$, $n = 100$, $P < 0,001$). Поэтому, оценивая инвазивность фитоценозов в целом, необходимо помнить, что речь идет лишь о средних значениях этого параметра и в действительности эти леса отличаются лишь частотой встречаемости участков, потенциально уязвимых к внедрению и закреплению чужеродных видов.

Влияние антропогенных нарушений на инвазительность растительных сообществ

Антропогенные нарушения, например, рубки леса или выпас домашнего скота, снижая или увеличивая видовую емкость среды (в зависимости от их силы и частоты), могут изменить уровень полночленности и, соответственно, потенциал инвазительности растительных сообществ. С целью проверки этого предположения мы сопоставили уровень полночленности мало или не нарушенных высокогорных луговых и низкогорных лесных (дубовых) сообществ с ценозами того же типа, но испытывавшими значительное воздействие выпаса скота или рубок леса (рис. 4). Как видно из рисунка, в данных типах сообществ антропогенные нарушения не привели к существенному изменению баланса между видовой емкостью среды и числом произрастающих видов и, соответственно, не следует ожидать дополнительного роста их уязвимости к внедрению чужеродных видов по этой причине. Следует отметить, однако, что данное обстоятельство не исключает внедрения и временно-го произрастания таких видов непосредственно на нарушенных участках.

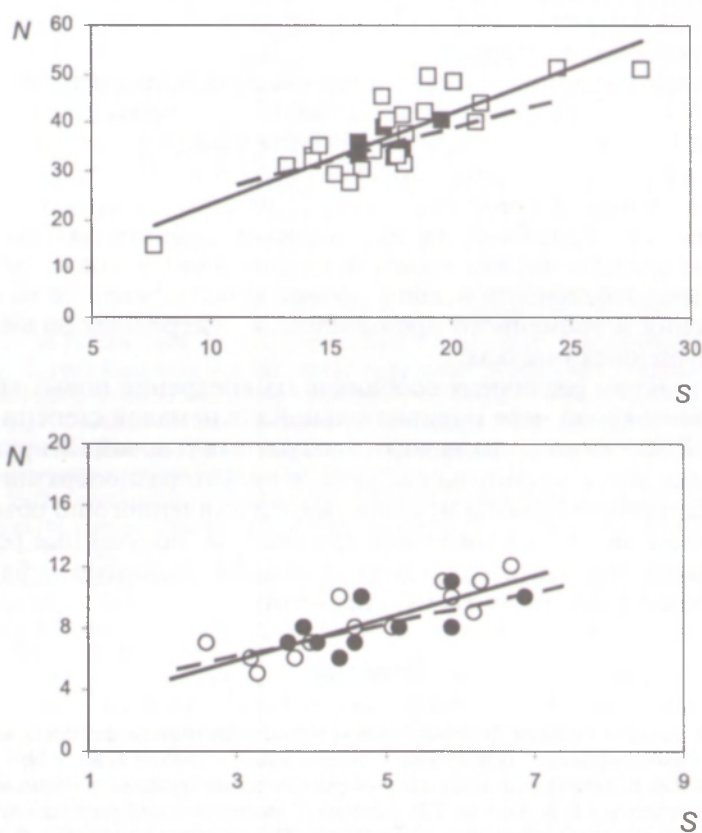


Рис. 4. Соотношение между числом видов на менее (*S*) и более (*N*) крупных площадках для естественных и нарушенных сообществ субальпийских лугов и древесного яруса низкогорных дубовых лесов

Сообщества: □ — естественные субальпийские луга неизолированных высокогорных массивов; ■ — нарушенные субальпийские луга неизолированных высокогорных массивов; ○ — древесный ярус малонарушенных низкогорных дубовых лесов; ● — древесный ярус сильнонарушенных низкогорных дубовых лесов; сплошные линии — линии регрессии для малонарушенных сообществ, пунктирные — для сильнонарушенных сообществ.

Выводы

1. Результаты наших исследований свидетельствуют в пользу предположения, что устойчивость как сомкнутых растительных сообществ, так и открытых фитогруппировок к внедрению чужеродных видов, в существенной степени определяется уровнем соответствия их видового богатства видовой емкости среды: менее полночленные ценозы характеризуются более высоким потенциалом инвазibility по сравнению с более полночленными.

2. В изученных сообществах с относительно низким уровнем видовой полночленности отсутствует корреляция между суммарной численностью инвазивных видов и числом аборигенных видов, что может свидетельствовать об отсутствии процесса вытеснения последних и росте видового богатства фитоценозов в результате инвазий.

3. Немногие луговые и лесные сообщества Западного Кавказа характеризуются высоким уровнем полночленности видового состава, но даже они включают локально неполночленные участки, что позволяет сделать предположение о потенциальной уязвимости (хотя и в разной степени) большинства фитоценозов региона к инвазиям чужеродных видов.

4. В пределах определенных типов растительных сообществ более неполночленными и, соответственно, более инвазibilityными являются участки ценозов, характеризующиеся более благоприятными условиями среды и высоким видовым богатством.

5. Нарушения сообществ субальпийских лугов в результате выпаса скота, а также древесного яруса низкогорных лесных фитоценозов в процессе рубок главного пользования, не привели к существенному изменению баланса между видовой емкостью среды и числом произрастающих в них видов и, соответственно, к росту их инвазibilityности в долгосрочной перспективе, что не исключает, однако, внедрения и временного произрастания чужеродных видов непосредственно на нарушенных участках.

Поскольку реакция различных сообществ на внедрение новых видов может оказаться в значительной мере индивидуальной и в немалой степени зависящей от особенностей биологии таких видов и конкретных условий (Миркин, Наумова, 2002), а также из-за значительного ценотического разнообразия растительного покрова Западного Кавказа и, напротив, ограниченного по объему фактического материала, используемого нами для анализа, полученные результаты и сделанные выводы мы считаем предварительными, а данную публикацию не более как введение в рассматриваемую проблему.

Литература

- Акатов, В.В. Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта / В.В. Акатов // Ботан. журн. — 1995. — Т. 80. — № 4. — С. 49–64.
- Акатов, В.В. Об устойчивости естественных растительных сообществ Западного Кавказа к инвазии чужеродных видов / В.В. Акатов, Т.В. Акатова // Экологический вестник научных центров Черноморского Экономического Сотрудничества (ЧЭС). Приложение 1. — 2006. — С. 5–13.
- Акатов, В.В. Гипотеза видového фонда: необходимость смены акцента / В.В. Акатов, С.Г. Чефранов, Т.В. Акатова // Журн. общ. биологии. — 2002. — Т. 63. — № 2. — С. 112–121.
- Акатов, В.В. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа / В.В. Акатов, С.Г. Чефранов, Т.В. Акатова // Журн. общ. биол. — 2003. — Т. 64. — № 4. — С. 308–317.
- Акатов, В.В. Роль исторических процессов в определении современного видového богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа / В.В. Акатов, С.Г. Чефранов, Т.В. Акатова // Журн. общ. биол. — 2005. — Т. 66. — № 6. — С. 479–490.

- Бондаренко, С.В. Адвентивная флора бассейна реки Афипс (Северо-Западный Кавказ) / С.В. Бондаренко // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. — М. : Ботанический сад МГУ. — 2003. — С. 21–22.
- Виноградова, Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) / Ю.К. Виноградова // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. — М. : — Ботанический сад МГУ. — 2003. — С. 31–33.
- Долуханов, А.Г. Колхидский подлесок / А.Г. Долуханов. — Тбилиси : Мецниереба. — 1980. — 262 с.
- Зернов, А.С. Растения Северо-Западного Закавказья / А.С. Зернов. — М. : Изд-во МПГУ. — 2000. — 129 с.
- Зернов, А.С. Об адвентивной флоре Северо-Западного Кавказа / А.С. Зернов // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. — М. : Ботанический сад МГУ. — 2003. — С. 44–45.
- Колаковский, А.А. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время / А.А. Колаковский // Тр. Тбил. ин-та леса. — Тбилиси. — 1974. — Т. 21. — С. 98–115.
- Миркин, Б.М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. — Уфа : Гилем, 1998. — 413 с.
- Миркин, Б.М. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Журн. общ. биологии. — 2002. — Т. 63. — № 6. — С. 500–508.
- Морозова, О.В. Участие адвентивных видов в формировании разнообразия и структуры флор Восточной Европы / О.В. Морозова // Известия АН. Серия географическая. — 2003. — № 3. — С. 63–71.
- Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. — М. : Изд-во МГУ. — 1983. — 296 с.
- Раменский, Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение / Л.Г. Раменский // Вест. опытного дела. — Воронеж. — 1924. — С. 37–73.
- Ратиани, Н.К. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой / Н.К. Ратиани. — Тбилиси : Мецниереба. — 1979. — 236 с.
- Раутиан, А.С. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого / А.С. Раутиан, В.В. Жерихин // Журн. общ. биол. — 1997. — Т. 58. — № 4. — С. 20–47.
- Солтани, Г.А. Инвазия интродуцентов на Черноморском побережье Кавказа / Г.А. Солтани // 110 лет Сочинскому «Дендрарию». Мат. конф. — Сочи. — 2002. — С. 132–134.
- Тимухин, И.Н. Инвазийные виды растений Кавказского заповедника / И.Н. Тимухин, Т.В. Акатова // Биоразнообразии и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. — Сб. труд. — КГПБЗ. — В.16. — Сочи. — 2002. — С. 78–85.
- Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. — М. : Прогресс. — 1980. — 327 с.
- Шварц, Е.А. Сохранение биоразнообразия : сообщества и экосистемы / Е.А. Шварц. — М. : Товарищество научных изданий КМК. — 2004. — 111 с.
- Akatov, V. The relationship between local species richness and species pool : a case study from the high mountains of the Greater Caucasus / V. Akatov, S. Chefranov, T. Akatova // Plant Ecology. — 2005. — Vol. 181. — № 1. — P. 9–22.
- Brown, R.L. Diversity and invisibility of Southern Appalachian plant communities / R.L. Brown, R.K. Peet // Ecology. — 2003. — Vol. 84. — № 1. — P. 32–39.
- Coleman, B.D. On random placement and species-area relations / B.D. Coleman // Mathematical biosciences. — 1981. — Vol. 54. — P. 191–215.
- Cornell, H.V. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness / H.V. Cornell // Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives. Chicago : Univ. of Chicago Press. — 1993. — P. 243–253.
- Cornell, H. V. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective / H. V. Cornell, J.H. Lawton // J. Animal Ecology. — 1992. — Vol. 61. — P. 1–12.
- Davis, M.A. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility / M.A. Davis, J.P. Grime, K. Thompson // J. Ecol.. — 2000. — Vol. 88. — P. 528–536.
- Davis, M.A. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity / M.A. Davis, K. Thompson, J.P. Grime // Ecography. — 2005. — Vol. 28. — № 5. — P. 696–704.
- Elton, C.S. The ecology of invasions by animals and plants / C.S. Elton. — Methuen, London. — 1958. — 181 p.
- Fridley, J.D. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness / J.D. Fridley, R.L. Brown, J.E. Bruno // Ecology. — 2004. — Vol. 85. — № 12. — P. 3215–3222.

- He, F. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale / F. He, K.J. Gaston, E.F. Connor, D.S. Srivastava. — Ecology. — 2005. — Vol. 86. — P. 360–365.
- Latham, R.E. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity / R.E. Latham, R.E. Ricklefs // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. — 1993. Chicago: Univ. of Chicago Press. — P. 294–315.
- Levine, J. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern / J. Levine. — Science. — 2000. — Vol. 288. — P. 852–854.
- McArthur, R.H. An equilibrium theory of insular zoogeography / R.H. McArthur, E.O. Wilson // Evolution. — 1963. — V. 17. — № 4. — P. 373–387.
- Masaki, T. Structure, dynamics and disturbance regime of temperate broad-leaved forests in Japan / T. Masaki, H. Tanaka, H. Tanouchi, T. Sakai, T. Nakashizuka // J. of Veget. Science. — 1999. — V. 10. — P. 805–814.
- Moore, J.L. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages / J.L. Moore, N. Mouquet, J.H. Lawton, M. Lorequ // Oikos. — 2001. — V. 94. — P. 303–314.
- Onipchenko, V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus / V.G. Onipchenko. — Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich. — 2002.
- Rejmanek, M. Invasibility of plant communities / M. Rejmanek // Biological invasions: a global perspective. Chapter 16. Published by J. Wiley and Sons. Ltd. — 1989. — P. 369–388.
- Ricklefs, R.E. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency / R.E. Ricklefs, R.E. Latham, H. Qian // Oikos. — 1999. — V. 86. — № 2. — P. 369–373.
- Ricklefs, R.E. Species diversity: regional and historical influences / R.E. Ricklefs, D. Schluter // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago: Univ. of Chicago Press. — 1993. — P. 350–362.
- Sax, D.F. The paradox of invasion / D.F. Sax, J.H. Brown // Global Ecology and Biogeography. — 2000. — Vol. 9. — P. 363–371.
- Sax, D.F. The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity / D.F. Sax, J.H. Brown, E. White, S.D. Gaines. — 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.
- Sax, D.F. Species diversity: from global decreases to local increases / D.F. Sax, S.D. Gaines // Trends in Ecology and Evolution. — 2003. — Vol. 18. — № 11. — P. 561–566.
- Shmida, A. Biological determinants of species diversity / A. Shmida, M. Wilson // J. Biogeogr. — 1985. — Vol. 12. — P. 1–20.
- Sounders, D.A. Biological consequences et ecosystem fragmentation / D.A. Sounders, R.J. Hobbs, C.R. Margules // Conservation Biology, 1991. — V. 5. — P. 18–32.

П.В. Акатов

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КАК ИНДИКАТОР КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ (БАССЕЙН РЕКИ БЕЛАЯ, ЗАПАДНЫЙ КAVKAZ)

В настоящее время признано доказанным фактом наличие тенденции изменения климата в направлении к глобальному потеплению. В 20 веке среднепланетарная температура возросла примерно на 0,6 градусов С, но тенденция к дальнейшему глобальному потеплению сохранилась и в первом пятилетии 21 века (по отчетам Всемирной метеорологической организации). Главной причиной глобального потепления считают рост содержания в атмосфере так называемых парниковых газов (паров воды, углекислого газа, метана, закиси азота, многих хлор и фтор содержащих молекул). В настоящее время главный источник выделения в атмосферу парниковых газов — хозяйственная деятельность человека. Наибольшее значение при этом имеет сжигание ископаемых видов топлива, при котором вы-