

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И БИОРЕСУРСЫ ПРИРОДНЫХ ЛАНДШАФТОВ И ПРОБЛЕМЫ ИХ СОХРАНЕНИЯ

DOI:10.47370/978-5-91692-926-3-2021-7-15

*Акатов В.В., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г.,
ФГБОУ ВО «МГТУ», г. Майкоп
Акатова Т.В., Ескина Т.Г.,
ФГБУ «КГПБЗ», г. Майкоп
Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г.,
«АзНИИРХ», г. Ростов-на-Дону*

ДОМИНАНТЫ И ВИДОВОЕ БОГАТСТВО КРУПНЫХ УЧАСТКОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

***Аннотация.** Случайное или упорядоченное исчезновение видов наблюдается в растительных сообществах в результате роста участия доминантов? Способны ли доминанты оказать значительное воздействие на видовое богатство крупных участков растительного покрова? Мы рассмотрели эти два связанных между собой вопроса на примере 84 участков фитоценозов разных типов (сообщества рудеральных местообитаний, лесных полян, степей, субальпийских и альпийских лугов Западного Кавказа, макрофитобентос Азовского и Черного морей и др.). С этой целью мы сравнили группы проб с разным участием доминантов, но, благодаря разному числу проб в группах, с равной суммарной биомассой сопутствующих видов. В результате хорошо выраженный эффект упорядоченного исчезновения видов был выявлен только на 9 участках. В остальных случаях воздействие доминантов на сопутствующие виды имеет преимущественно неизбирательный характер. Это означает, что размер видовых пулов ценозов с высокой и низкой степенью доминирования остается примерно одинаковым. Соответственно, на менее крупных участках сообществ с низким участием доминантов потенциально может произрастать столько же видов, как и на более крупных участках с высоким их участием.*

***Ключевые слова:** травяные сообщества, макрофитобентос, доминирование, видовое богатство, видовой пул, нулевые модели.*

Прогнозируется, что глобальные изменения среды, в том числе потепление климата и эвтрофирование местообитаний могут оказаться благоприятными для многих доминантов, что приведет к росту степени их участия в растительных сообществах [Hillebrand

et al., 2008]. Распространение чужеродных видов растений может иметь для фитоценозов те же последствия. Поскольку доля таких видов в региональных флорах непрерывно увеличивается, растет вероятность того, что все большее их число будет доминировать в местных ценозах [Rejmánek et al., 2013]. Причем многие из них, благодаря некоторым чертам (высокой скорости размножения, эдификаторным способностям, устойчивости к фитофагам и патогенным микроорганизмам), смогут достигать большего участия в сообществах, чем аборигенные доминанты [Meiners et al., 2001; Callaway, Ridenour, 2004; Rejmánek et al., 2013].

Но чем выше участие доминирующих видов в формировании фитоценозов, тем меньше пространства и ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, тем меньшее число их особей оказывается на участках, тем ниже вероятность, что они будут относиться ко многим видам – «species–energy hypothesis» или «the more individuals hypothesis» [Wright, 1983; Srivastava, Lawton, 1998]. Известно, что такой механизм в сочетании со средообразующей деятельностью доминантов могут обуславливать связь между их участием в ценозах и видовым богатством этих ценозов на небольших участках, причем наиболее тесную в сообществах стабильных продуктивных местообитаний (*CRS*-модель организации, [по: Миркин, Наумова, 2012]) [Акатов и др., 2018].

Но чем суровее условия среды и ниже продуктивность сообществ, тем, как правило, слабее негативное влияние доминантов на другие виды [Hughes, 2010; Акатов и др., 2018, 2019]. Однако в сообществах экстремальных местообитаний (*S*-модель) часто проявляются положительные взаимоотношения между растениями [см. обзоры: Миркин, Наумова, 2012; Онопченко, 2013]. Поэтому исчезновение из них (или существенное снижение плотности) доминирующих видов, например, вследствие появления инородных фитофагов или патогенов, может способствовать не росту, а, напротив, снижению видового богатства ценозов [Ellison et al., 2005]. Данная закономерность, по-видимому, характерна как для наземных, так и водных (донных морских) ценозов [обзоры в работах: Hughes, 2010; Онопченко, 2013]. В частности, в северо-восточной части Чёрного моря встречаются два вида рода *Cystoseira* (*C. bosphorica* и *C. barbata*), которые произрастают и доминируют в значительном спектре глубин [Ribera et al., 1992; Мильчакова, 2002]. При этом другие виды макроводорослей в качестве субстра-

та, наряду со скалами и валунам, используют и разные части талломов этих видов, а, соответственно, могут испытывать с их стороны как отрицательное (конкуренция), так и положительное (защита, субстрат для прикрепления) воздействие. Поэтому можно предположить, что снижение участия цистозир в ценозах может привести к существенным изменениям их состава и видового богатства, преобладающее направление которых, однако, трудно спрогнозировать априори.

Основываясь на фактах локального изменения доминантами видового богатства фитоценозов, нередко делается предположение, что рост или снижение их обилия представляет существенную угрозу фиторазнообразию регионов в целом [Ellison et al., 2005; Hillebrand et al., 2008; и др.]. Но в какой степени доминанты в реальности способны влиять на видовое богатство относительно крупных участков растительного покрова? Можно предположить, что это зависит от степени дифференцированности сопутствующих видов растений по отношению к этому фактору. Если преимущества в этом отношении одних видов перед другими выражены хорошо, то рост (или снижение в других случаях) степени доминирования на микроучастках ценозов будет сопровождаться исключением из них главным образом одних и тех же (менее устойчивых) видов растений (упорядоченное вымирание), что приведет к их исчезновению на крупных участках. Если же такие преимущества выражены слабо, то рост (снижение) участия доминантов приведет к исключению из микроучастков главным образом разных видов (случайное вымирание). Такой процесс не окажет значительного влияния на видовое богатство сообществ в целом (размер видового пула), но может существенно снизить численность и встречаемость сопутствующих видов.

Таким образом, снижение числа видов на микроучастках фитоценозов в результате изменения участия доминантов является, возможно, необходимым, но недостаточным условием аналогичных изменений на крупных участках растительного покрова [Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011, 2013; Rejmánek et al., 2013]. Однако данный аспект организации растительных сообществ стали рассматривать лишь в последние годы. Поэтому представления о нем пока остаются неопределенными [Powell et al., 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014].

Район наших исследований включал предгорье и горные массивы Западного Кавказа (бассейны рек Белая, Малая Лаба, Шахе, Хоста и Абин – 200–2500 м над ур. м.), западную часть Кубано-Приазовской низменности, Ставропольскую возвышенность, прибрежные участки шельфа Черного моря и мелководные участки Таманского залива Азовского моря (глубины от 0.1 до 10 м). Объектом изучения явились однородные участки растительных сообществ с хорошо выраженным доминированием определенного вида, расположенные на природных (полуприродных) и антропогенных местообитаниях разных типов. На природных (полуприродных) местообитаниях – это сообщества альпийских и субальпийских лугов, нижнегорные луговые и степные сообщества, травяной ярус прирусловых лесов, сообщества прирусловых отмелей горных рек, макрофитобентос горизонта фотофильной растительности сублиторали Черного (с доминированием *Ceramium ciliatum*, *Cystoseira crinita* и *C. barbata*) и Азовского (с доминированием *Zostera noltei* и *Z. marina*) морей. На антропогенных местообитаниях – это растительные сообщества залежей, обезлесенных участков в поймах рек, пустырей.

В пределах каждого из выделенных однородных участков сообществ с доминированием определенного вида было заложено преимущественно по 25–30 (в отдельных случаях несколько больше или меньше) площадок размером 0.5 x 0.5 м. Часть площадок была заложена регулярным способом в виде одной или двух трансект, включающих 10 площадок, другие – сериями по 5–10 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты микроучастков сообществ с высоким и низким проективным покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально. С каждой площадки были отобраны пробы биомассы, которые затем были разобраны по видам и взвешены. Для каждой пробы, отобранной из наземных участков сообществ, были определены сырая и сухая биомасса доминирующего (W_d) и сопутствующих видов (W_s), число видов (S), степень доминирования (D). Для проб макрофитобентоса показатель W_d отражал совместную биомассу *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, так же как *Zostera noltei* и *Z. marina*. Кроме того, поскольку цистозирры могут оказывать как отрицательное (конкуренция), так и положительное (как субстрат) воздействие на другие виды, биомассу и видовое богатство эпилитов и эпифитов оценивали отдельно.

Общее число изученных участков сообществ составило 84, отобранных и обработанных проб – 2425. Среди них 70 участков наземных и 14 морских ценозов; 32 участка сообществ расположены на природных (полуприродных) местообитаниях и 52 – на антропогенных; на 62 участках доминировали аборигенные виды растений, на 22 – чужеродные. По две серии проб были отобраны с участков с доминированием *Asclepias syriaca* и *Parthenocissus quinquefolia*, по пять–шесть – с доминированием *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Botriochloa ischaemum*, *Rubus caesius*, *Medicago falcata*, *Solidago canadensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, *Zostera noltei* и *Z. marina*.

Преобладающий характер воздействия (избирательный или неизбирательный) определенного доминанта на сопутствующие виды на каждом участке оценивали на основе представлений энергетической (energy-diversity) гипотезы [Wright 1983; Srivastava, Lawton, 1998]. В соответствии с ней количество доступной энергии (продуктивность местообитаний) может ограничивать число сосуществующих видов путем лимитирования плотности их особей. Это предполагает, что сообщества со сходной продуктивностью должны характеризоваться близким видовым богатством. Из данной гипотезы также следует, что чем выше участие доминирующих видов в формировании фитоценозов, тем меньше ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, тем ниже их суммарная биомасса, а, соответственно, меньшее число их особей оказывается на участках, тем ниже вероятность, что они будут относиться ко многим видам. В том случае, если соотношение между участием доминанта и числом сопутствующих видов определяется только данным механизмом (неизбирательное вытеснение видов), общее число видов в группах проб с разным участием доминанта, но с равной суммарной биомассой сопутствующих видов (благодаря разному числу проб в группах), должно быть примерно одинаковым. В случае преимущественно избирательного вытеснения доминантами других видов можно ожидать, что в группах проб с низкой степенью доминирования будет присутствовать больше видов, чем в группах проб с высоким участием доминанта. С целью проверки правомерности этих предсказаний мы: 1) для каждого участка сообществ сформировали группу из пяти (в отдельных случаях из трех) проб биомассы с наиболее низким участием доминанта (LD) и для каждой из них определили суммарную биомассу сопутствующих видов; 2)

сформировали группу проб с наиболее высоким участием доминанта (HD), в которой суммарная биомасса сопутствующих видов примерно соответствовала значениям этой характеристики в группе проб с LD; 3) соотношение числа видов, обнаруженных и не обнаруженных в пробах с LD, рассматривали как ожидаемое для проб с HD. Статистическую значимость различий этих соотношений оценивали с использованием критерия χ^2 .

Результаты анализа данных показали, что только на восьми из 70 наземных участков ценозов общее число видов в группах проб с HD оказалось значимо ниже (разница достоверна для $P < 0.05$), чем в группах проб с LD: на участках с доминированием *Equisetum telmateia* и *Glycyrrhiza glabra*, а также на одном из двух участков с доминированием *Asclepias syriaca*, на одном из пяти участков с доминированием *Calamagrostis arundinacea*, на одном из шести – с доминированием *Solidago canadensis*, на трех из пяти участков с доминированием *Rubus caesius*.

Дополнительно мы объединили пробы биомассы с разных участков сообществ с низким и высоким участием определенного доминанта, но сходной суммарной биомассой сопутствующих видов, и сравнили соотношения выявленных и не выявленных в них видов. Группы проб с LD состояли из 25 или 30 штук (отобраны с 6.25 либо 7.5 м²); с HD – 39–108 штук (9.75–27 м²). Только на участках с доминированием *Rubus caesius* общее число видов в группах проб с HD значимо ниже (разница достоверна для $P < 0.05$), чем в группах проб с LD. Кроме того, мы объединили в группы пробы с разными доминантами, но отобранные в сообществах определенных типов: высокогорных лугов (г. Оштен и хр. Пастбище Абаго, бассейн реки Белая), нижнегорных лугов (Ставропольская возвышенность, хр. Маркотх, Скалистый хр. – бассейн р. Белая, г. Ахмедов Пост – бассейн р. Большая Лаба), антропогенных местообитаний (окрестности г. Майкопа – бассейн р. Белая). Группы проб с LD состояли из 35–188 штук (отобраны с 8.75–47 м²); с HD – 82–524 штуки (20.5–131 м²). Во всех случаях число видов в группах проб с HD оказалось не ниже, чем в группах проб с LD.

Воздействие доминантов на видовое богатство морских сообществ рассматривали отдельно для эпилитов и эпифитов (пробы с LD характеризуются более высокой суммарной биомассой сопутствующих видов-эпилитов, но более низкой суммарной биомассой сопутствующих видов-эпифитов, чем с HD). Результаты сравнения

групп проб макрофитобентоса с HD и LD, но со сходной суммарной биомассой сопутствующих видов, показывают, что рост *Ceramium ciliatum*, *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, а также *Zostera noltei* и *Z. marina* преимущественно не оказывает значительного (статистически значимого) отрицательного воздействия на число сопутствующих видов-эпилитов, а снижение участия *Cystoseira crinita* и *C. barbata* – на число видов-эпифитов. Исключение – один из пяти участков с доминированием зостер. Дополнительно мы объединили и сравнили пробы биомассы с разных участков морских сообществ с относительно низким и высоким участием разных доминантов, но сходной суммарной биомассой сопутствующих видов-эпилитов (группы проб с LD состояли из 62 шт. (отобраны с 15.5 м²); с HD – 175 шт. (43.8 м²). Их число в сообществах с LD оказалось не выше, чем в сообществах с HD.

Таким образом, в подавляющем большинстве изученных нами наземных и морских фитоценозов сопутствующие виды, по-видимому, слабо различаются по устойчивости к воздействию доминантов. В результате низкое видовое богатство небольших участков сообществ с HD является результатом преимущественно случайного, а не упорядоченного исчезновения видов. Это означает, что участки сообществ с разным участием доминантов должны характеризоваться примерно одинаковыми по размеру видовыми пулами. Соответственно, на менее крупных участках сообществ с LD потенциально может произрастать столько же видов, как и на более крупных участках с HD. Более подробная информация по данному вопросу представлена в работах: Акатов и др., 2020, 2021; Akatov et al., 2021; Афанасьев, Акатов, 2021.

В сообщении приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 16-04-00228 и 20-04-00364).

Литература:

Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Ескина Т.Г., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г. Результат воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ: упорядоченное или случайное исчезновение видов? // Экология. 2021. № 4. Р. 243–253 [Akatov V.V., Akatova T.V., Afanasyev D.F., Eskina T.G., Sushkova E.G., Chefranov S.G. Result of impact of dominants on species richness of plant communities: ordered or random species loss? // Russian Journal of Ecology. 2021. V. 52. No 4. P. 257–266].

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь доминирования и выравниваемости с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. 2018а. № 4. С. 264–274 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // Russian Journal of Ecology. 2018. V. 49. No 4. P. 296–305].

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Растительные сообщества суровых и благоприятных местообитаний: особенности организации, структура доминирования и ее связь с видовым богатством // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. № 2. С. 145–160 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Plant communities in harsh and favorable environments: characteristics of their organization, their dominant structure and its relationship to species richness // Biology Bulletin Reviews. 2020. V. 10. No 3. P. 215–229].

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Воздействие *Solidago canadensis* L. на видовое разнообразие растительных сообществ в разном пространственном масштабе // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 2–13 [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Impact of *Solidago canadensis* L. on species diversity of plant communities at different spatial scale. Russian Journal of Biological Invasions. 2021. V. 12. No 1. P. 1–10].

Афанасьев Д.Ф., Акатов В.В. Влияние видов *Cystoseira sensu lato* (Fucales: Phaeophyceae) на сообщества макрофитобентоса полуострова Абрау (Чёрное море) // Океанология. 2021. Т. 61. № 2. С. 276–285 [Afanasyev D.F., Akaton V.V. Effects of *Cystoseira sensu lato* (Fucales: Phaeophyceae) on species richness, composition, and biomass of Abrau Peninsula shelf macrophytobenthic communities (Black Sea). Oceanology. 2021. 61(2): 244–253].

Милячкова Н.А. Бурые водоросли Черного моря: систематический состав и распространение // Альгология. 2002. № 3. С. 324–337.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.

Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: КРАССАНД, 2013. 640 с.

Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G., Eskinina T.G. Impact of dominants on the species richness and the degree of dissimilarity in the species composition of high mountain plant communities of the Western Caucasus (Caucasian State Nature Reserve, Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021. V. 6. No 4. P. 52–61.

Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: a biochemically used hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. No 2. P. 433–436.

Ellison A.M., Bank M.S., Clinton B.D. et al. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems // Frontiers in Ecology and the Environment. 2005. V. 3. No 9. P. 479–486.

Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant

invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*. 2009. V. 33. P. 319–338.

Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // *Ecology*. 2008. V. 89. No 6. P. 1510–1520.

Hughes B.B. Variable effects of a kelp foundation species on rocky intertidal diversity and species interactions in central California // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2010. V. 393. P. 90–99.

Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. *Ecography*. 2001. V. 24. P. 633–644.

Powell K.I., Chase J. M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *SCIENCE*. 2013. V. 339. P. 316–318.

Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am J Bot.* 2011. V. 98. No 3. P. 539–548.

Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology, Second Edition*. Eddy van der Maarel and Janet Franklin. Wiley & Sons, Ltd. Published, 2013. P. 387–424.

Ribera M.A., Gómez-Garreta A., Gallardo T., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G. Check-list of Mediterranean Seaweeds. I. Fucophyceae (Warming 1884) // *Botanica Marina*. 1992. V. 35. P. 109–130.

Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // *Am. Nat.* 1998. V. 152. P. 510–529.

Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness. *Biol. Lett.* 2014. V. 10: 20130939.

Wright D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory // *Oikos*. 1983. V. 41. P. 496–506.