

УДК 581.524

ЭФФЕКТ КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ В МАЛОВИДОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ МАТЕРИКОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА)

© 2016 г. В. В. Акатов¹, Т. В. Акатова², Т. Г. Ескина², Ю. С. Загурная²,
Н. М. Сазонец¹, С. Г. Чефранов¹

¹Майкопский государственный технологический университет
385000 Майкоп, Первомайская, 191

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник
385000 Майкоп, Советская, 187
e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2015 г.

Имеются многочисленные свидетельства проявления эффекта компенсации плотностью (ЭКП) в островных биотах, однако знания о его распространении и причинах возникновения в сообществах материковых территорий остаются ограниченными и противоречивыми. В статье оценена интенсивность проявления ЭКП в маловидовых растительных сообществах природных (полу-природных), антропогенных и фрагментированных местообитаний одного из материковых регионов – Западного Кавказа. С этой целью для сомкнутых сообществ было сопоставлено видовое богатство, относительная плотность (биомасса) доминирующих и средняя встречаемость сопутствующих видов; для открытых сообществ – видовое богатство и средняя встречаемость видов. Результаты показали, что уровень доминирования и средняя встречаемость видов в маловидовых ценозах разных типов могут быть различными и это может быть связано с моделью их организации и режимом локальных нарушений. Среди изученных растительных сообществ рост средней встречаемости видов по мере снижения видового богатства был выявлен только в сеgetальных ценозах и группировках прирусловых отмелей, в значительной мере сформированных R-стратегиями. Сделано предположение, что основной причиной возникновения ЭКП в сомкнутых сообществах является снижение численности доминирующих видов (в результате локальных нарушений или по другим причинам) в сочетании с ограниченным размером их видового пула.

Если несколько видов используют одни и те же ресурсы, то численность их популяций будет меньше, чем если бы каждый из них использовал эти ресурсы самостоятельно. Поэтому снижение численности или выпадение из сообществ одних видов может быть компенсировано ростом численности других. Это явление известно как эффект компенсации плотностью (density compensation) – ЭКП (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972; Gonzalez, Loreau, 2009). Он может сопровождаться расширением ниш (спектра занятых местообитаний) оставшихся видов (niche expansion) и в этом случае является частью более широкого понятия – эффекта экологического высвобождения (ecological release) (Crowell, 1962; Gonzalez, Loreau, 2009).

Первоначально и наиболее часто ЭКП связывали с биотами островов (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972; Case, 1975; Emlen, 1979; Wright, 1980; Tonn, 1985; Carrascal et al., 1992; Sara, Morand,

2002; Bolotov, 2014, и др.), но затем его стали обсуждать и по отношению к сообществам материковых территорий в связи с их эволюционной молодостью, нарушениями, экстремальностью условий среды и антропогенной трансформацией ландшафтов (Hawkins et al., 2000; Kaspari et al., 2003; Чернов, 2005; Акатов и др., 2005; Морозов, 2009; Gonzalez, Loreau, 2009; Кузнецова, 2009; Longino, Colwell, 2011). Высказывается мнение, что ЭКП может способствовать стабилизации функциональных параметров экосистем при снижении их видового богатства и является одним из индикаторов роли межвидовой конкуренции в организации сообществ (Tonn, 1985; Adler, Bradford, 2002; Bai et al., 2004; Gonzalez, Loreau, 2009). При этом знания о его распространении и причинах возникновения в материковых сообществах остаются ограниченными и противоречивыми.

Так, по мнению Ю.И. Чернова (2005), компенсационные явления могут возникать практически

в любых маловидовых ценозах, в том числе сформированных в экстремальных местообитаниях. В качестве доказательства были приведены примеры повышенной плотности популяций видов и высокого уровня доминирования (индекс Бергера – Паркера) в разных таксоценозах тундр и полярных пустынь. Позже эта точка зрения была поддержана Н.А. Кузнецовой (2009) на примере сообществ коллембол. При этом она обращает внимание на то, что высокая общая численность этих беспозвоночных в экстремальных условиях обычно обусловлена высокой плотностью популяций всего одного вида. Доля особей таких видов от общего числа особей достигает значений 0.7–0.9 и выше.

Имеются и другие многочисленные свидетельства того, что маловидовые ценозы характеризуются преимущественно более высокой относительной численностью доминирующих видов, чем многовидовые (Able, Noon, 1976; Бигон и др., 1989; Василевич, 1991; Panchal, Pandey, 2004; Акатов, Перевозов, 2011; Akatov, Perevozov, 2011; Акатов, 2014, и др.). Однако эта связь сама по себе не может служить доказательством проявления ЭКП, поскольку может быть вызвана другими процессами. Например известно, что относительная численность доминирующих видов может определяться многими факторами, в том числе их биологическими особенностями, степенью проявления конкурентной асимметрии среди видов в разных условиях среды, количеством доступных ресурсов или случайными обстоятельствами (Баканов, 1987; Василевич, 1991; Koike, 2001; Brown et al., 2001; Burnham, 2002; Sugihara et al., 2003; Macia, Svenning, 2005; Raybaud et al., 2009; Кузнецова, 2009; Anbarashan, Parthasarathy, 2013; Акатов, 2014, и др.). Причем чем ниже участие доминанта, тем больше ресурсов остается другим видам, тем ниже вероятность их вымирания и выше видовое богатство ценозов (Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989; McKane et al., 2002; Kunte, 2008). Ранее мы специально анализировали данную проблему на примере сообществ деревьев Западного Кавказа и не нашли убедительных аргументов в пользу предположения о существенном влиянии их видового богатства на относительную численность доминантов (Акатов, Перевозов, 2011; Akatov, Perevozov, 2011; Акатов, Чефранов, 2014; Akatov, Chefranov, 2014; Акатов, 2014).

Высокая средняя плотность популяций в сообществах экстремальных местообитаний может иметь и другие причины. Например, многие из таких сообществ одновременно являются эво-

люционно молодыми (в том числе сообщества крайнего севера: Latham, Ricklefs, 1993; Qian, Ricklefs, 2004), либо имеют небольшую площадь и высокую степень изолированности из-за специфичности видового состава (например, сообщества эколопически специализированных пациентов: Работнов, 1983). В частности, Каспари с соавторами обнаружили, что средняя плотность видов муравьев в тропических пустынях и дождевых лесах Нового Света ниже, чем в севернее расположенных биомах. Они предположили, что это связано с некоторыми особенностями данных сообществ, в том числе с меньшей силой и частотой их нарушений в ходе ледниковых циклов плейстоцена (Kaspari et al., 2003). Лонгино и Колвелл связали с историческими факторами относительно высокую среднюю плотность видов этой же группы насекомых в верхних поясах гор (Longino, Colwell, 2011). Однако роль исторических факторов в возникновении ЭКП также не является очевидной. Например, в отличие от сообществ муравьев, структура численности видов у летучих мышей умеренных районов Нового Света оказалась примерно такой же, как и тропических (Stevens, Willig, 2002). Кроме того, в некоторых случаях низкое видовое богатство сообществ, обусловленное воздействием исторических факторов, явилось причиной пониженной плотности популяций. Так, по мнению Д.Э. Эйзенберга (1983), относительно низкая плотность населения травоядных млекопитающих экосистем саванного типа Юго-Восточной Азии, по сравнению с аналогичными местообитаниями Африки, связана не столько с разной экологической емкостью этих местообитаний, сколько с исторически обусловленным более бедным видовым составом азиатских сообществ.

Высказывается также предположение, что ЭКП может проявляться в сообществах антропогенных местообитаний (Tomiałojć, 2000; Gonzalez, Loreau, 2009; Кузнецова, 2009; Морозов, 2009). В частности, в обзоре Н.С. Морозова (2009) приводятся работы, свидетельствующие о том, что замена пригородной мозаики биотопов городской застройкой обычно ведет к сокращению числа гнездящихся видов птиц и высокой абсолютной плотности населения небольшого числа видов, хорошо приспособившихся к городским условиям. Как следует из обзора Н.А. Кузнецовой (2009), на экстремальных антропогенных местообитаниях, имеющих природные аналоги (пастбища, свалки бытовых отходов, эвтрофированные участки), низкое видовое богатство таксоценозов коллембол компенсируется высокой плотностью отдельных видов (уровень доминирования дости-

гает 90–95%); не имеющих таких аналогов (загрязненных тяжелыми металлами) – не компенсируется. По мнению автора, последнее связано с отсутствием в сообществах специализированных видов и низкой интенсивностью взаимосвязи между ними. В работе Э. Вайнерта и его коллег (1988) обобщены данные о видовом богатстве и структуре распределения значимости видов в трансформированных человеком сообществах растений, почвенных беспозвоночных, жуков и птиц. Показано, что антропогенные нарушения ведут к снижению видового богатства ценозов и разнонаправленному изменению структуры значимости видов. Чаще – к росту плотности популяций доминирующих видов и снижению плотности сопутствующих; реже – наоборот.

В большинстве фрагментированных человеком ценозов значительное обеднение видового состава и проявление ЭКП не были обнаружены (Klein 1989; Connor et al., 2000; Brotons et al., 2003; Anjos, 2004; Bender et al., 1998; Ricketts, 2004; Watling, Donnelly, 2006; Морозов, 2009, и др.). Предположительно это может быть связано с невысокими изолирующими свойствами окружающей среды (т.е. фрагменты, разбросанные в пределах агрокультурного или техногенного ландшафта, не являются настоящими островами) или с низкой скоростью вымирания видов в сочетании с непродолжительным периодом изоляции сообществ (Brotons et al., 2003; Anjos, 2004; Watling, Donnelly, 2006, и др.). Однако приводятся и противоположные примеры. Например, сильно фрагментированные леса Европы характеризуются меньшим видовым богатством гнездящихся птиц и большей долей видов с высокой плотностью населения по сравнению с более обширными лесными массивами (Морозов, 2009).

Имеются примеры неодинаковой реакции видов на исчезновение или снижение численности конкурентов в результате нарушений или флуктуаций среды, в том числе в условиях эксперимента. Так, в амазонских лесах следствием снижения численности крупных видов приматов в результате охоты стал рост плотности (биомассы) меньших по размеру видов (Peres, Dolman, 2000; Zambrano et al., 2008). Исчезновение *Castanea dentata* (Marsh.) Vogkh. в широколиственных лесах юга Аппалачей в результате заболевания, вызванного инвазивным патогеном *Endothia parasitica*, привело к существенному росту численности ряда других видов деревьев: дубов (преимущественно *Quercus prinus* L. и *Q. rubra* L.), разных видов гикори, на некоторых участках – *Liriodendron tulipifera* L. Следствием резкого снижения численности аме-

риканских вязов в равнинных лесах США из-за голландской болезни и некроза флоэмы стал рост встречаемости некоторых других видов (в зависимости от региональных условий), в частности *Acer saccharum* Marsh. и *Fraxinus americana* L. (Спурр, Барнес, 1984). При этом результаты многих полевых экспериментов свидетельствуют о разной реакции растительных сообществ на удаление из них доминантов (Souza et al., 2011). Например, в альпийских фитоценозах Западного Кавказа это привело к снижению численности субдоминантов и к разнонаправленной реакции других видов (Aksenova et al., 2004; Cherednichenko, 2004; Биджиева, 2005). В ряде обзоров показано, что связь между численностью видов разных групп организмов (растений, моллюсков, насекомых, рыб, рептилий, птиц, мелких млекопитающих, паразитических организмов и др.), использующих сходные ресурсы, чаще имеет положительный (синхронный), а не отрицательный (компенсаторной) характер (Houlahan et al., 2007; Tello et al., 2008; Морозов, 2009; Bloch, Willig, 2012). Делается вывод: в материковых сообществах варьирование числа конкурентов меньше влияет на участие видов, чем в островных (Buckley, Jetz, 2007).

По мнению ряда авторов, если ценозы сформированы экологически близкими видами и их структура определяется межвидовой конкуренцией, то выпадение из них некоторых видов, например, в результате нарушений или изоляции, должно сопровождаться усилением позиции оставшихся. Но этого не произойдет в сообществах, состоящих из экологически различных и слабо конкурирующих видов, физиологически не способных увеличить продукцию даже при появлении свободных ресурсов (Wright, 1980; Tonn, 1985; Adler, Bradford, 2002). Таким образом можно предположить, что степень проявления ЭКП в сообществах связана со способом (моделью) их организации.

Предложено несколько неальтернативных подходов к выделению таких моделей. Так, Конелл и Лавтон разделили сообщества на две группы: с интенсивными (interactive community) и неинтенсивными (non-interactive community) межвидовыми взаимодействиями (Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993). В формировании первых большое значение имеют биотические взаимодействия. У вторых их роль ограничена, нишевое пространство открыто, а колонизация их новыми видами является случайным процессом. По мнению этих авторов, ко второму типу относятся сообщества преимущественно экстремальных или часто нарушаемых местообитаний.

Грайм выделил три типа местообитаний, на которых реализуются разные модели растительных сообществ: 1) стабильные высокопродуктивные местообитания; 2) стабильные низкопродуктивные; 3) часто нарушаемые высокопродуктивные (Grime, 1977). В сообществах, сформированных на местообитаниях первого типа, доминируют многолетние конкурентно мощные виды, способные захватывать и удерживать пространство, но отрицательно реагирующие на нарушения (*C*-стратегии). На местообитаниях второго типа – устойчивые к воздействию абиотических (стрессовых) факторов, но конкурентно слабые виды (*S*-стратегии). Третьего – преимущественно однолетники с высоким репродуктивным усилием, способные быстро использовать освобождающиеся пространство и ресурсы (*R*-стратегии). Отметим, что *C*-стратегии примерно соответствуют виолентам Л.Г. Раменского, *S*-стратегии – патиентам и *R*-стратегии – эксплерентам (Onipchenko et al., 1998).

В соответствии с полимодельной концепцией Б.М. Миркина сообщества, которые характеризуются высокой интенсивностью взаимодействия между видами (например, лесные или луговые), относятся либо к *C-S*-, либо к *C-R-S*-моделям. Сообщества с низкой интенсивностью таких взаимодействий – либо к абиотической *S*-модели (сообщества экстремальных условий, где почти нет конкуренции, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным популяционным закономерностям), либо к *R*-модели (часто нарушаемые сообщества преимущественно высокопродуктивных местообитаний) (Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 2012). Предполагается, что основные типы сообществ связаны множеством переходов. Однако нам не известны публикации, посвященные особенностям проявления ЭКП в сообществах с разными способами организации.

Таким образом вопрос – в каких случаях и насколько ощутимо ЭКП проявляется в сообществах материковых территорий – остается открытым. В настоящей статье мы путем обобщения уже опубликованных данных (Акатов и др., 2013а, б; 2014; Akatov et al., 2013, 2014; Акатов, 2014; Акатов, Чефранов, 2014; Akatov, Chefranov, 2014) и новых результатов попытались ответить на него применительно к растительному покрову одного материкового региона: Западного Кавказа. Эта территория характеризуется значительным ландшафтным, ценоотическим и видовым разнообразием и является вполне представительной для решения подобной задачи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и объекты исследования

В работе использовался фактический материал, собранный в период с 1986 по 2014 год. Район исследования охватывает территорию от Таманского полуострова до высокогорных хребтов Карачаево-Черкесии. Объектом изучения явились растительные сообщества, расположенные на природных (полуприродных) и антропогенных местообитаниях, характеризующихся относительно благоприятными либо экстремальными условиями среды, разной степенью изолированности и историей формирования. На природных (полуприродных) местообитаниях это древостой различных типов леса (субальпийских березняков, верхнегорных и среднегорных буковых и буково-пихтовых лесов, нижнегорных лесов с доминированием бука восточного, дубов черешчатого и скального, сосны черной и тиса ягодного), низкогорные и среднегорные луговые и степные сообщества (в том числе изолированных хребтов и гор), сообщества субальпийских и альпийских лугов (в том числе изолированных массивов), долгоснежных и малоснежных местообитаний, болот, подвижных и неподвижных осыпей, сообщества прирусловых отмелей и суккулентных галофитов на солончаках. На антропогенных: синантропные сообщества городов и их окрестностей (пустырей, старых газонов, обочин дорог), залежей с участием инвазивных видов, полей однолетних сельскохозяйственных культур, нижнегорных и высокогорных пастбищ, загонов для скота и др. Общую информацию об описанных сообществах можно найти в ряде работ (Орлов, 1951, 1953; Грудзинская, 1953; Гребенщиков и др., 1990; Onipchenko, 2002; Гречушкина и др., 2010; Акатов и др., 2013а, 2014; Akatov et al., 2013а, 2014; Акатов, Чефранов, 2014; Akatov, Chefranov, 2014, и др.).

Фактический материал по синантропным сообществам был собран в пределах и в окрестностях городов Майкоп (200–250 м над ур. м.), Усть-Лабинск (60 м) и Краснодар (40 м); в окрестностях поселков, расположенных в бассейне р. Белая в интервале высот 190–720 м; в высокогорной части Лагонакского нагорья (1640–2000 м над ур. м., бассейн р. Белая) и на хр. Абишира-Ахуба (2400–2600 м, бассейн р. Большой Зеленчук). Данные по природным и малонарушенным травяным и кустарниковым сообществам были собраны на хребтах и горных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, Мзымта, Пшада, Убин, Адерба и др. (300–2800 м над ур. м.), а также на Таманском полуострове.

Сообщества прирусловых отмелей были описаны вдоль рек Белая, Мзымта, Западный Дагомыс, Псеуапсе и Шепси (50–200 м), древостой – в бассейнах рек Малая и Большая Лаба, Белая, Пшада, Вулан, Небуг, Агой, Шахе, Сочи, Хоста, Мзымта и некоторых других, причем в значительной мере – в пределах особо охраняемых природных территорий (Кавказского биосферного заповедника, заповедника “Большой Утриш”, Сочинского национального парка, природного парка “Большой Тхач”, Майкопского ботанического заказника).

Среди изученных сообществ группировки сосудистых растений подвижных осыпей, прирусловых отмелей и полей однолетних культур являются открытыми, т.е. имеют преимущественно низкое общее проективное покрытие, остальные – сомкнутыми. Относительно низкое видовое богатство характерно для сообществ экстремальных и некоторых типов антропогенных и фрагментированных местообитаний. Для древостоев это верхний предел распространения лесной растительности и сухие южные склоны гор; для травяных и кустарниковых ценозов – местообитания, расположенные на значительной высоте (2600–2900 м над ур. м.), с малой или, напротив, большой мощностью снежного покрова в зимний период (первые характеризуются низкими температурами почвы зимой, вторые – коротким периодом вегетации), с подвижным, переувлажненным или засоленным субстратом, а также участки, испытывающие значительное воздействие домашних животных, рекреантов или транспорта.

Для некоторых типов сообществ низкое видовое богатство может быть связано с изоляцией или историей их формирования. В частности, древесный ярус верхнегорных и субальпийских лесов состоит из немногих бореальных и кавказских видов, большинство из которых, как считается, появились на Кавказе только в начале плейстоцена, возможно – в конце плиоцена (Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Клеопов, 1990) (*Betula litwinowii*, близкая к *B. pubescens*, *Acer trautvetteri*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*) (здесь и далее названия сосудистых растений даны по: Зернов, 2006). Иначе говоря, эти сообщества являются эволюционно молодыми. Сообщества высокогорных болот и суккулентных галофитов в прошлом имели существенно более широкое распространение (Тумаджанов, 1962; Golub et al., 2001), но в настоящее время они характеризуются небольшой площадью и, благодаря специфичности видового состава (сформированы экотопически специализированными пациентами), высокой степенью изолированности.

С целью оценки степени проявления ЭКП во фрагментированных фитоценозах Западного Кавказа мы рассмотрели три их группы.

1. 28 участков субальпийских среднетравных лугов, расположенных на восьми изолированных (12 участков) и шести неизолированных (16 участков) высокогорных массивах бассейнов рек Белая, Большая и Малая Лаба, Шахе и Мзымта. Изолированные массивы отделены друг от друга преимущественно буковыми и буково-пихтовыми лесами. Площадь их нелесной растительности варьирует от 0.01 до 36.5 км², а удаленность до ближайшего более крупного массива – от 0.68 до 12 км. По данным Э.В. Квавадзе и Л.П. Рухадзе (1989), полученным в результате споро-пыльцевого анализа голоценовых отложений, 4–3 тыс. лет назад площадь высокогорной растительности в этом регионе была существенно больше, чем в современный период. Однако затем началось длительное поднятие растительных поясов, которое проявляется до настоящего времени, периодически прерываясь нисходящими миграциями растительности. В соответствии с данным сценарием, упомянутые выше высокогорные массивы были преимущественно изолированы от более крупных массивов и хребтов как минимум в течение последнего тысячелетия (Акатов, Акатова, 1999).

2. Участки горных степей, расположенные вдоль гребня Главного Кавказского хребта (ГКХ) от города Новороссийска до поселка Михайловский перевал (7 участков) и на безлесных вершинах отдельно стоящих гор Шизе, Собер-Баш, Обрез и Облего (11 участков) (Северо-Западный Кавказ, 500–700 м над ур. м.). Длина степной части ГКХ составляет примерно 36 км, ширина – от 0.2 до 1.5 км. Площадь безлесных участков на вершинах гор – 0.15–1.5 км². Расстояние до более крупных участков 4.5–20 км. По данным А.В. Верещагина с соавторами (1971), в начале–середине XIX в. степень покрытия лесами горных массивов этой части Западного Кавказа была незначительной, а большая часть безлесных пространств была занята пастбищами, полями и сенокосами. Соответственно можно предположить, что площадь степных сообществ была в тот период больше, а степень их изолированности ниже. Однако уже в конце XIX – начале XX в. исследователи отметили почти полное восстановление лесов, чему способствовали, как считается, снижение плотности населения в крае и благоприятный климат (Верещагин и др., 1971).

3. 58 участков древостоев предгорных и нижнегорных широколиственных лесов с доминированием или значительным участием *Quercus*

robur, 27 из которых находятся в 27 изолированных фрагментах леса, а 31 участок – в пределах сплошного лесного массива (бассейны рек Белая и Лаба). Площадь обследованных фрагментов варьирует от 9.5 до 616 га, расстояние до границы сплошных лесов – от 0.2 до 37.8 км, среднее расстояние до трех ближайших участков леса того же типа – от 0.1 до 19.2 км. Время их изоляции составляет примерно 50–150 лет (Загурная, 2011).

Методы исследования

Для выявления ЭКП обычно используют простой косвенный метод – анализ соотношения между средней плотностью видов и видовым богатством сообществ. Предполагается, что в случае проявления этого эффекта маловидовые ценозы должны характеризоваться более высокими значениями этого показателя, чем те, которые включают большее число видов (Taylor, 1996; Oberdorff et al., 1998; Longino, Colwell, 2011, и др.). Однако, как было показано выше, высокая средняя плотность видов в маловидовых ценозах может быть обусловлена высокой плотностью только доминирующего вида, и это может быть следствием разных процессов. Поэтому для сомкнутых сообществ плотность доминирующих и сопутствующих видов анализировали отдельно. При этом участие доминирующих видов в травяных ценозах оценивали на основе их свежей фитомассы, в древостоях – числа стволов с диаметром более 6 см на высоте груди. В качестве показателя плотности сопутствующих видов для сомкнутых сообществ и всех видов для открытых группировок использовали встречаемость.

Для анализа использовался фактический материал, собранный по сходной методике. Так, для описания древесного яруса лесных фитоценозов мы выбирали однородные лесные участки площадью около 1 га, расположенные на разных высотах и характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах каждого такого участка были заложены 10 пробных площадок площадью 300 м². На каждой площадке была произведена регистрация видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди, на части участков пересчитано число их особей. Видовое богатство сообществ альпийских осыпей оценивали на участках размером 25 м². Для определения средней встречаемости видов в их пределах регулярным способом закладывали 10 площадок по 0.5 м². Видовое богатство остальных сообществ оценивали на участках размером 15 (16) м², встречаемость видов – на основе 20 (25) площадок по 0.5 м². Свежую (сырую) массу сосудистых растений

каждого вида определяли для сомкнутых травяных ценозов на площадках 0.25 м².

Общий объем использованного для анализа фактического материала составил: 65 участков древостоев площадью 3000 м² с определением численности видов деревьев и 140 – их встречаемости на площадках 300 м²; 95 участков травяных фитоценозов площадью 0.25 м² с определением сырой массы видов сосудистых растений; 481 участок травяных и кустарниковых фитоценозов площадью 15 (16, 25) м² с определением встречаемости видов сосудистых растений на площадках 0.5 м². На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей: S – число видов растений на площадках 15 (16, 25) м² для травяных и кустарниковых сообществ, число видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на 3000 м² для древостоев; N и N_d – общее число особей и число особей доминирующих видов деревьев на 3000 м²; W и W_d – сырая фитомасса в целом и доминирующих видов травянистых растений на 0.25 м²; N_d/N и W_d/W – относительная плотность (фитомасса) доминирующих видов (уровень доминирования); F – средняя встречаемость в долях видов деревьев на 300 м², средняя встречаемость видов трав и кустарников (сопутствующих – для сомкнутых, всех – для открытых сообществ) на площадках 0.5 м².

Модели организации растительных сообществ

Тестирование ЭКП выполнялось с учетом модели организации растительных сообществ. При ее определении мы руководствовались характером местообитаний и структурой сообществ, а также представлениями относительно конкретных типов сообществ, изложенными в публикациях, касающихся данного вопроса (Grime, 1977; Работнов, 1983; Mirkin, 1994; Onipchenko et al., 1998; Onipchenko, Semenova, 2004; Евстигнеев, 2010; Лебедева и др., 2011; Миркин, Наумова, 2012). В соответствии с ними, луговые сообщества всех высотных поясов за исключением альпийского, а также сообщества низких кустарников долго-снежных местообитаний субальпийского пояса можно отнести к C - S - R -модели. Доминанты этих сообществ – *Botriochloa ischaemum*, *Brachypodium rupestre*, *Festuca woronowii* (= *F. varia*), *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Alchemilla retinervis*, *Rhododendron caucasicum* и др. – характеризуются значительной биомассой, крупными семенами и относительно низкой скоростью роста, что соответствует C -стратегии. Сопутствующие виды имеют черты C -, S - и R -стратегий (Работнов, 1983; Onipchenko et al., 1998; Onipchenko, Semenova, 2004; Лебедева и др., 2011; Миркин,

Наумова, 2012). К этому же типу моделей можно однозначно отнести и большинство описанных древостоев, поскольку доминантами в них являются виды с *C*- (дубы), *C-S*- (граб и бук) или *C-R*-(сосна) стратегиями, а большинство сопутствующих видов являются *S*-стратегами (липа, ильм, клены и др.) (Евстигнеев, 2010). Менее понятна модель организации древостоев с доминированием *Betula litwinowii* (березовое криволестье). Березы считаются типичными эксплерентами, участвующими в формировании фитоценозов первых стадий восстановления лесной растительности после уничтожения ее пожарами или в результате других воздействий (Работнов, 1983; Евстигнеев, 2010). Однако на Западном Кавказе это скорее климаксы, сформированные на верхнем пределе распространения лесной растительности. К тому же по составу и структуре они мало отличаются от букового криволестья (доминирует *C-S*-стратег), распространенного на тех же высотах, но в районах с более мощным снежным покровом в зимний период. По мнению Т.А. Работнова (1983), одни и те же виды в зависимости от условий произрастания могут проявлять себя по-разному. В частности, отнесение видов к группе виолентов означает лишь то, что в определенных условиях они могут выступать в этой роли. Поэтому при анализе мы не выделяли березовые древостои в отдельную группу.

Среди описанных нами природных сообществ сосудистых растений к *S*- или *S-R*-моделям организации можно отнести ценозы альпийских пустошей (сформированы на малоснежных местообитаниях), ковров (на долгоснежных участках) и осыпей, субальпийских болот, суккулентных галофитов на солончаках, расположенных по берегам и на высохших днищах соленых водоемов Таманского полуострова (Работнов, 1983; Onipchenko et al., 1998; Onipchenko, Semenova, 2004; Миркин, Наумова, 2012).

Сегетальные группировки растений, приуроченные к продуктивным, но часто нарушаемым участкам, относят к *R*-модели, другие типы синантропных сообществ – к *C-R-S*-моделям (Миркин и др., 2007; Миркин, Наумова, 2012). Причем последние могут различаться участием *R*- и *S*-стратегов. Доля эксплерентов выше в серийных сообществах восстановительных сукцессий; пациентов – аллогенных сукцессий под влиянием выпаса и других внешних воздействий (Миркин и др., 2007; Миркин, Наумова, 2012). Наконец, прирусловые отмели рек можно отнести к часто нарушаемым, но малопродуктивным местообитаниям. Расположенные на них открытые сообще-

ства сформированы преимущественно видами, занесенными из других сообществ, как малонарушенных (лесных, луговых), так и синантропных. По-видимому, такие ценозы можно отнести к *R-S*-модели.

РЕЗУЛЬТАТЫ

С целью оценки степени проявления ЭКП в растительном покрове Западного Кавказа были сопоставлены: для сомкнутых растительных сообществ – их видовое богатство, относительная плотность (фитомасса) доминирующих и средняя встречаемость сопутствующих видов; для открытых – видовое богатство и средняя встречаемость видов. При этом были рассмотрены сообщества растений разных моделей организации, а в качестве причин снижения их видового богатства – экстремальность среды, антропогенные и исторические факторы, фрагментация местообитаний.

Природные (полуприродные) местообитания

Во всех случаях маловидовые сомкнутые ценозы, сформированные преимущественно в экстремальных условиях среды, в среднем характеризуются более высокой относительной плотностью (фитомассой) доминирующих видов, чем сообщества более благоприятных местообитаний (таблица, рис. 1). Причем при равном видовом богатстве травяные сообщества *C-S-R*-модели организации характеризуются более высоким уровнем доминирования, чем *S-R*-модели. Кроме того, маловидовые ценозы *S-R*-модели характеризуются высоким уровнем варьирования значений данного параметра (рис. 1, Б).

Характер соотношения между числом и средней встречаемостью сопутствующих видов отличается в разных типах сомкнутых сообществ. В частности, в травяных сообществах *C-S-R*-модели маловидовые ценозы характеризуются более низкими значениями средней встречаемости сопутствующих видов, чем сообщества с большим числом видов (таблица, рис. 2, Б). В древостоях и сомкнутых травяных сообществах *S-R*-модели связь между видовым богатством и средней встречаемостью сопутствующих видов практически отсутствует (таблица, рис. 2, А, В). При этом маловидовые сообщества этих типов характеризуются более выраженным варьированием значений этого параметра, чем сообщества с большим числом видов.

В группировках осыпей альпийского пояса связь между видовым богатством и средней встречаемостью видов отсутствует, а маловидовые ценозы на осыпях характеризуются более значительной

Соотношение между видовым богатством и участием (фитомассой, встречаемостью) доминирующих и сопутствующих видов растений

Сообщества	Параметры		<i>n</i>	<i>R</i> ²	<i>r</i>	<i>P</i>
	независимые	зависимые				
Древостои (<i>C-S-R</i> -модель)	<i>S</i>	N_d/N	65	0.501	-0.708	<0.001
	<i>S</i>	F_s	140	0.024	-0.155	<0.1
Природные сомкнутые травяные и кустарниковые (<i>C-S-R</i> -модель)	<i>S</i>	W_d/W	27	0.657	-0.811	<0.001
	$\ln S$	$\ln F_s$	69	0.494	0.702	<0.001
Природные сомкнутые травяные (<i>S-R</i> -модель)	<i>S</i>	W_d/W	32	0.631	-0.794	<0.001
	<i>S</i>	F_s	81	0.012	0.109	
Синантропные сомкнутые травяные (<i>C-S</i> -, <i>C-S-R</i> -модели)	<i>S</i>	W_d/W	36	0.478	-0.691	<0.001
	<i>S</i>	F_s	137	0.032	0.178	<0.1
Открытые травяные: альпийских осыпей (<i>S-R</i> -модель)	<i>S</i>	F_s	97	0.010	-0.100	
	<i>S</i>	F_s	72	0.132	-0.363	<0.01
приусловых отмелей (<i>R-S</i> -модель)	<i>S</i>	F_s	25	0.317	-0.563	<0.01

Примечание. *n* – число площадок; *R*² – коэффициент детерминации; *r* – коэффициент корреляции Пирсона; *P* – уровень значимости.

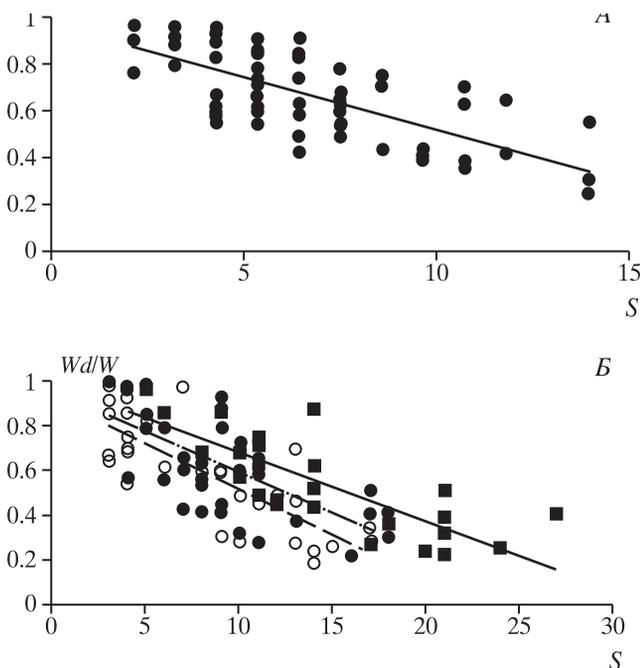


Рис. 1. Соотношение между видовым богатством и уровнем доминирования в сомкнутых растительных сообществах. *A* – древостои, *B* – травяные и кустарниковые сообщества (черные квадраты, сплошная линия регрессии – *C-S-R*-модели организации; белые кружки, пунктирная линия – *S-R*-модели; черные кружки, пунктирная с точкой линия – синантропные сообщества).

амплитудой варьирования значений этого параметра, чем те, которые включают большее число видов (таблица, рис. 3, *A*). В группировках растений приусловых отмелей между видовым богатством и средней встречаемостью видов наблюдается слабая отрицательная, но статистически значимая корреляция (таблица, рис. 3, *B*). Причем маловидовые сообщества характеризуются более значительной амплитудой варьирования средних значений этих параметров, чем сообщества с относительно высоким видовым богатством.

Антропогенные местообитания

Анализ сообществ антропогенных местообитаний показал, что: 1) более низким видовым богатством характеризуются сообщества местообитаний, подверженных вытаптыванию людьми и воздействию автотранспортом, а также стойбищ и мест прогона скота; более высоким – пустырей, залежей и пастбищ; 2) между видовым богатством сомкнутых сообществ и относительной массой доминирующих видов наблюдается статистически значимая отрицательная корреляция (таблица, рис. 1, *B*); 3) при сходном видовом богатстве уровень доминирования в синантропных сообществах в среднем несколько ниже, чем в природных *C-S-R*-модели организации, но выше, чем *S-R*-модели (рис. 1, *B*); 4) между видовым бо-

гатством этих ценозов и средней встречаемостью сопутствующих видов связь практически отсутствует (таблица, рис. 2, Г), причем амплитуда варьирования значений средней встречаемости в мало видовых ценозах несколько выше, чем во многовидовых; 5) открытые сегетальные ценозы характеризуются отрицательной связью между видовым богатством и средней встречаемостью видов и примерно одинаковой амплитудой варьирования средней встречаемости видов на разных участках этого градиента (рис. 3, В).

Фрагментированные местообитания

Видовое богатство субальпийских лугов изолированных высокогорных массивов преимущественно ниже, а средняя встречаемость видов несколько выше, чем неизоллированных (среднее число видов на 16 м² 29.6 и 35.5, средняя встречаемость 0.51 и 0.47, соответственно), причем разница между средней встречаемостью видов для этих групп сообществ статистически значима при $P < 0.5$ (рис. 4, А). Видовое богатство сообществ горных степей отдельно стоящих горных массивов ниже, чем ГКХ, при примерно равной средней встречаемости видов (среднее число видов на 15 м² 31 и 45.7 средняя встречаемость – 0.34 и 0.35 соответственно) (рис. 4, Б). Видовое богатство и средняя встречаемость сопутствующих видов деревьев фрагментированных и нефрагментированных древостоев примерно одинаковы (среднее число видов на 3000 м² 8 и 9.3, средняя встречаемость – 0.49 и 0.47 соответственно) (рис. 4, В). Ранее мы сопоставили плотность видов на участках древостоев фрагментированных и нефрагментированных лесов путем построения графиков “ранг/логарифм плотности вида”, усредненных для групп участков. Как показали результаты анализа, средняя плотность видов деревьев определенных рангов на участках фрагментированных лесов в среднем ниже, чем нефрагментированных (Акатов и др., 2013б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, с целью оценки масштаба и интенсивности проявления ЭКП в растительном покрове материковых территорий мы рассмотрели характер соотношения между видовым богатством и плотностью (фитомассой, встречаемостью) видов в сообществах крупного и разнообразного по природным ландшафтам региона – Западного Кавказа. В качестве непосредственных объектов анализа выступили 10 групп растительных сообществ. Семь из них состояли из сомкнутых ценозов разных типов и три – открытых группировок сосудистых растений.

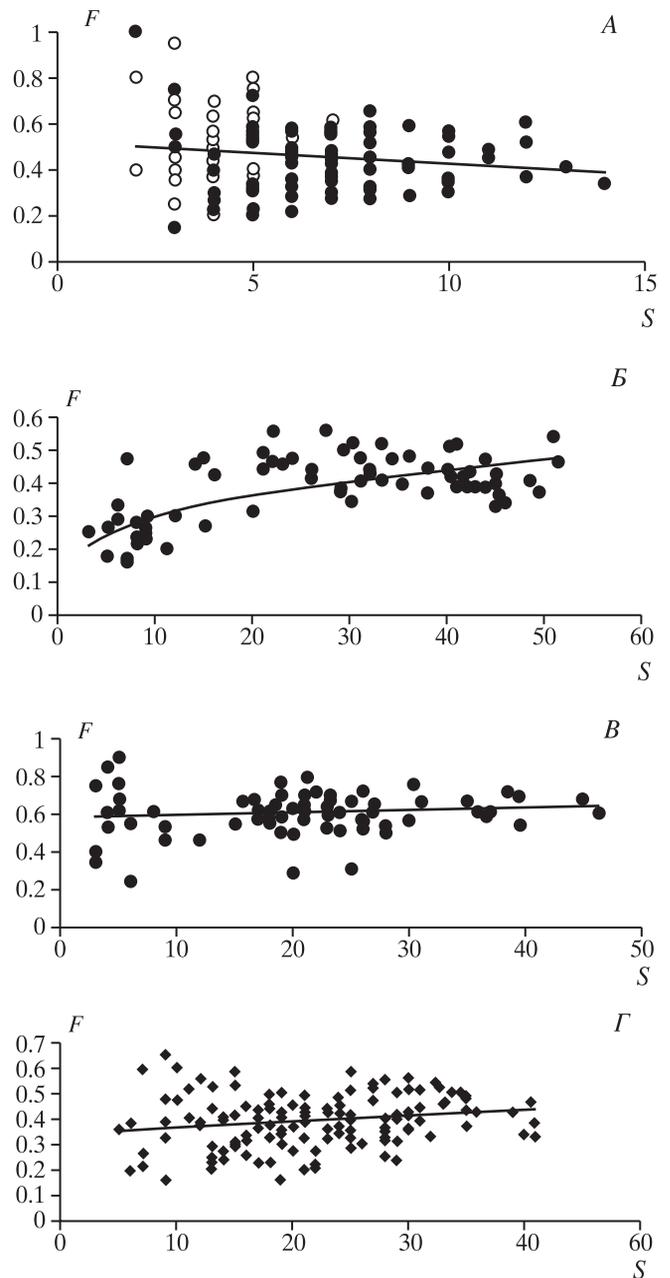


Рис. 2. Соотношение между видовым богатством и средней встречаемостью сопутствующих видов в сомкнутых растительных сообществах. А – древостои (белые кружки – субальпийские и верхнегорные леса, черные кружки – остальные сообщества); Б – травяные и кустарниковые сообщества С-S-R-модели организации; В – травяные сообщества S-R-модели; Г – синантропные сообщества.

Три группы включали сообщества, подвергшиеся фрагментации некоторое время назад (субальпийские луга, горные степи и широколиственные леса), и аналогичные нефрагментированные или менее фрагментированные ценозы. Результаты показали, что только в сообществах субальпийских лугов, подвергшихся фрагментации примерно

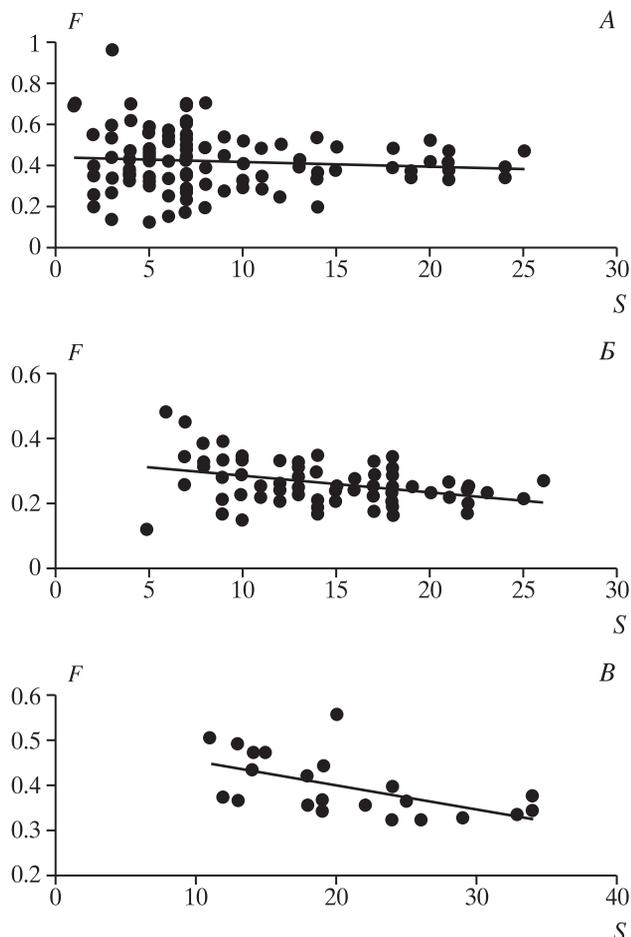


Рис. 3. Соотношение между видовым богатством и средней встречаемостью видов в открытых растительных сообществах. А – альпийские осыпи; Б – прирусловые отдели; В – поля однолетних культур.

тысячу лет назад, изоляция привела к повышению средней плотности сопутствующих видов. Как упоминалось выше, другими авторами в большинстве фрагментированных человеком сообществ ЭКП также не был обнаружен предположительно из-за низкой скорости вымирания видов в сочетании с непродолжительным периодом их изоляции (Klein, 1989; Anjos, 2004; Ricketts, 2004, и др.).

Мы также выяснили, что маловидовые сомкнутые ценозы (древостой, природные и синантропные травяные и кустарниковые сообщества) характеризуются в среднем более высоким уровнем доминирования, чем многовидовые (рис. 1). Однако следует обратить внимание, что травяные ценозы *S-R*-модели и синантропные сообщества, занимающие в целом менее благоприятные местообитания, чем природные сообщества *C-S-R*-модели, характеризуются в среднем более низким, а не более высоким уровнем доминирования (рис. 1, Б). Например, в сообществе

вах альпийских ковров, находящихся не далее 1 м от края снежника (доминирующие виды *Carum caucasicum*, *Taraxacum stevenii*, *Sibbaldia semiglabra* и др.), наблюдается низкий или умеренный уровень доминирования: 0.24–0.62. Примерно такая же ситуация отмечена в сообществах альпийских низкотравных лугов и пустошей, расположенных на значительных высотах (2600–2800 м над ур. м.) (доминанты: *Festuca ovina*, *Carex huetiana* (= *C. umbrosa*), *Campanula tridentata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Kobresia persica*), – 0.19–0.60. Кроме того, маловидовые ценозы *S-R*-модели, сформированные экологически специализированными видами и занимающие наиболее экстремальные местообитания (высокогорные болота и солончаки), характеризуются высоким уровнем варьирования значений данного параметра. В частности, относительная плотность доминирующих видов в маловидовых сообществах солончаков (доминируют *Bassia*

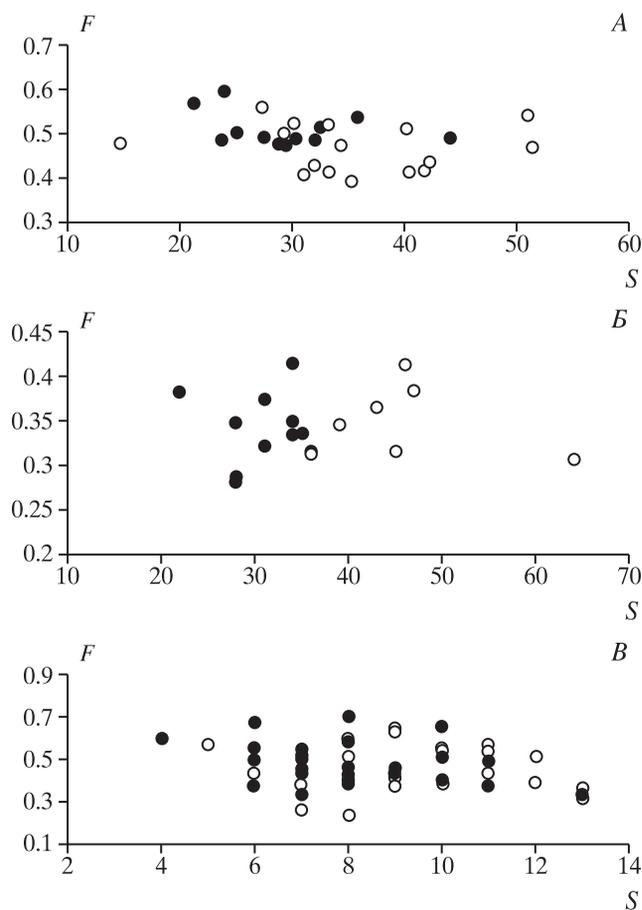


Рис. 4. Соотношение между видовым богатством и средней встречаемостью сопутствующих видов во фрагментированных и нефрагментированных растительных сообществах. А – субальпийские луга; Б – горные степи; В – древостой низкогорных и предгорных лесов. Белые кружки – нефрагментированные сообщества, черные – фрагментированные.

hirsuta, *Salicornia perennans*, *Atriplex verrucifera*) варьирует от 0.54 до 0.98, в сообществах высокогорных болот (*Carex rostrata*, *Carex dacica*, *Eriophorum vaginatum*) – от 0.45 до 0.97.

Что касается средней встречаемости видов, то в одной группе сообществ (кустарниковых и травяных *C-S-R*-модели) маловидовые ценозы характеризуются более низкими значениями этого параметра, чем многовидовые, в двух (группировках полей однолетних культур и прирусловых отмелей) – более высокими, а в остальных (древостой, природные травяные *S-R*-модели, синантропные) – существенным варьированием его значений.

Для объяснения полученных результатов можно предположить несколько возможных сценариев изменения структуры сообществ по мере снижения их видового богатства. Так, можно предположить, что в сообществах *C-S-R*-модели ухудшение условий среды ведет к росту степени конкурентной асимметрии между видами. Преимущества доминантов при этом усиливаются, их относительная численность и биомасса возрастают, а численность (встречаемость) других видов – снижается. В результате сомкнутые маловидовые ценозы характеризуются высоким уровнем доминирования и низкой средней плотностью (встречаемостью) сопутствующих видов (рис. 1, *Б* и 2, *Б*). Как, например, сообщества долгоснежных местообитаний с доминированием *Rhododendron caucasicum*, *Geranium gymnocaulon* или *Alchemilla retinervis*.

Однако такой сценарий возможен в конкурентно равновесных сообществах *C-S-R*-модели. Но известно, что ценозы, в частности лесные, не всегда достигают такого состояния из-за случайных процессов и локальных воздействий (ветровалов, выборочных рубок, повреждения насекомых, грызунами и копытными животными, поражения грибами, бактериями и т.д.). Поэтому даже в пределах однородных местообитаний на небольших участках древостоев плотность доминантов может быть различной (Долуханов, 1964; Голгофская, 1967; Работнов, 1983; Спурр, Барнес, 1984; Василевич, 1991). Но чем ниже участие доминанта, тем больше ресурсов остается сопутствующим видам. Чем меньшее число видов способно использовать эти ресурсы (что определяется размером видовых пулов сообществ), тем большая в среднем доля ресурсов достанется каждому из них, тем выше будет средняя плотность этих видов. Поэтому при сходном варьировании уровня доминирования степень варьирования средней плотности (встречаемости) сопутствующи-

щих видов будет выше в ценозах с меньшим размером видового пула (как, например, в древостоях субальпийских и верхнегорных лесов) (рис. 1, *А* и 2, *А*).

Травяные сомкнутые сообщества *S-R*-модели организации отличаются от сообществ *C-S-R*-модели в первую очередь тем, что в них доминируют *S*-, а не *C*-стратеги. Поэтому при равном видовом богатстве в сообществах *S-R*-модели уровень доминирования оказывается ниже, а среднее участие (встречаемость) других видов соответственно выше, чем в сообществах *C-S-R*-модели (рис. 1, *Б*, 2, *Б* и 2, *В*). Из рис. 1, *Б* также следует, что на экстремальных местообитаниях пациенты (*S*-стратеги), в отличие от виолентов (*C*-стратегов), не способны удерживать стабильно высокий уровень доминирования, что в сочетании с ограниченным размером видового пула сообществ (из-за их изоляции или воздействий исторических факторов, как, например, в сообществах субальпийских болот и солончаков) может быть причиной значительного варьирования средней плотности (встречаемости) сопутствующих видов и, соответственно, высоких значений этого параметра на некоторых участках (рис. 2, *В*).

Как указывалось выше, по мнению Б.М. Миркина с коллегами сомкнутые синантропные сообщества относятся к *C-R-S*-модели организации (Миркин и др., 2007; Миркин, Наумова, 2012). Наши данные в целом не противоречат этому предположению. Однако, как следует из таблицы, они характеризуются более низким уровнем связи между видовым богатством и относительным участием в их формировании доминирующих видов, чем природные ценозы данной модели. Возможно, из-за относительно низкой конкурентной мощности доминантов синантропных сообществ (как в природных сообществах *S-R*-модели) и/или более высокой частоты их нарушений (как в древостоях). Следствием большого варьирования численности доминирующих видов на участках является значительное варьирование средней встречаемости сопутствующих видов и отсутствие связи между значениями этого параметра и видовым богатством сообществ (таблица, рис. 2, *Г*).

Встречаемость видов растений на участках открытых сообществ *S-R*-модели (альпийских осыпей) определяется их индивидуальными особенностями, случайными процессами и мало зависит от взаимодействия друг с другом (Cornell, 1993; Миркин, Наумова, 2012). Поэтому при снижении видового богатства таких сообществ не следует ожидать направленных изменений сред-

ней встречаемости формирующих их видов (таблица, рис. 3, А). Кроме того, поскольку высокое видовое богатство через статистическое усреднение снижает вариабельность ценотических параметров (Tilman et al., 1998; Stevens et al., 2003), амплитуда варьирования средней встречаемости видов должна быть выше в маловидовых, чем во многовидовых ценозах. Данный сценарий был подтвержден нами ранее результатами численных экспериментов (Акатов и др., 2013а; Akatov et al., 2013). Наконец, как свидетельствуют наши результаты, только в сообществах *R*- (сегетальных) и *R-S*- (прирусовых отмелей) моделей снижение видового богатства сопровождается ростом средней встречаемости видов (таблица, рис. 3, Б, В). Это можно объяснить высокой скоростью реакции эксплерентов (*R*-стратегов) на увеличение количества доступных ресурсов, а также, возможно, небольшим различием условий произрастания на участках, занятых ценозами этих типов с разным числом видов. О способности видов с *R*-стратегией увеличивать плотность популяций (встречаемость) при появлении свободных ресурсов свидетельствуют и другие данные, в частности об изменениях сегетальных ценозов Европы вследствие применения гербицидов начиная с 50-х годов прошлого века (Вайнерт и др., 1988). Воздействие этого фактора стимулировало отбор устойчивых видов растений, которые из-за снижения конкуренции получили возможности для более широкого распространения. В результате сформировались ценозы, состоящие из небольшого числа видов с относительно высоким и примерно равным участием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что 1) естественная и антропогенная фрагментация растительных сообществ не привела к существенному проявлению ЭКП; 2) травяные ценозы *S-R*-модели и синантропные сообщества, занимающие в целом менее благоприятные местообитания, чем природные сообщества *C-S-R*-модели, характеризуются в среднем более низким, а не более высоким уровнем доминирования; 3) средняя плотность (встречаемость) видов в маловидовых ценозах разных типов может быть различной, и это может быть связано с моделью их организации и режимом локальных нарушений.

Среди изученных растительных сообществ Западного Кавказа более или менее явное проявление ЭКП (рост средней встречаемости видов по мере снижения видового богатства) было выявлено нами только в сегетальных ценозах, менее

выраженное – в группировках растений прирусовых отмелей. По-видимому, это связано с однородностью занимаемых этими сообществами местообитаний и значительным числом в их составе эксплерентов, обладающих высокой скоростью реакции на увеличение количества доступных ресурсов.

Маловидовые кустарниковые и травяные сообщества *C-S-R*-модели характеризуются высоким уровнем доминирования и низкой средней встречаемостью сопутствующих видов предположительно из-за роста степени конкурентной асимметрии между видами на градиенте снижения качества среды. В остальных сомкнутых ценозах (древостой, природные травяные *S-R*-модели, синантропные) низкое видовое богатство сочетается с существенным варьированием средней встречаемости сопутствующих видов. Аналогичная ситуация наблюдается и в группировках альпийских осыпей. Можно предположить, что в последнем случае это связано с отсутствием взаимодействий между особями и независимой динамикой численности популяций. Соответственно относительно высокая средняя встречаемость видов на некоторых участках осыпей связана со случайными, а не с компенсационными процессами.

Варьирование средней встречаемости видов на участках сомкнутых сообществ скорее всего является следствием варьирования численности доминантов. В древостоях *C-S-R*-модели – в результате локальных нарушений; в травяных ценозах *S-R*-модели (болот и солончаков) – относительно невысокой конкурентной мощности таких видов и случайных процессов их возобновления; в синантропных сообществах – по-видимому, по той и другой причине. Причем при сходном уровне варьирования относительной численности доминантов уровень варьирования средней встречаемости сопутствующих видов, а значит и вероятность достижения этим показателем высоких значений, будет выше в ценозах с меньшим размером видового пула. Соответственно повышенная средняя плотность (встречаемость) видов растений на некоторых участках сомкнутых сообществ является следствием как случайных, так и компенсационных процессов. Можно предположить, что именно такая форма проявления ЭКП имеет наибольшее распространение в растительных сообществах материковых территорий.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00204).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., 2014. Структура доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа: факторы и механизмы // Успехи соврем. биологии Т. 134. № 3. С. 257–269.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., 1999. Видовая неполноценность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 3. С. 32–37.
- Акатов В.В., Перевозов А.Г., 2011. Связь между уровнем доминирования и локальным видовым богатством: анализ причин на примере сообществ деревьев и птиц Западного Кавказа // Журн. общ. биологии Т. 72. № 2. С. 111–126.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., 2014. Эффект компенсации плотностью в сообществах деревьев Западного Кавказа // Журн. общ. биологии Т. 75. № 1. С. 48–61.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2005. Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 6. С. 479–490.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескин Н.Б., 2014. Есть ли эффект компенсации плотностью в растительных сообществах экстремальных местообитаний? // Сиб. экол. журн. № 5. С. 669–677.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г., 2013а. Есть ли эффект компенсации плотностью в растительных сообществах антропогенных местообитаний? // Экология. № 6. С. 403–412.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Загурная Ю.С., Шадже А.Е., 2013б. Влияние фрагментации и смены доминантов на локальное видовое богатство и структуру численности видов деревьев в лесах Западного Кавказа // “Живые и биокосные системы”. № 2. <http://www.jbks.ru/archive/issue-3/article-8>.
- Баканов А.И., 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12. № 8593-В87. 63 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Биджиева Ф.Х., 2005. Изменение структуры альпийских ковров при удалении доминирующих видов // Альпийские экосистемы: структура и механизмы функционирования (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 30) / Под ред. Павлова В.Н., Онипченко В.Г., Елумеевой Т.Г. М.: МГУ. С. 105–115.
- Вайнерт Э., Вальтер Р., Ветцель Т., Егер Э., Клауснитцер Б. и др., 1988. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Шуберта Р. М.: Мир. 350 с.
- Василевич В.И., 1991. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
- Верещагин А.В., Глотов Н.В., Семериков Л.Ф., 1971. К истории дубовых лесов Северо-Западного Кавказа // Биосфера и ее ресурсы. М.: Наука. С. 218–236.
- Голгофская К.Ю., 1967. Типы буковых и пихтовых лесов бассейна реки Белой и их классификация // Тр. КГЗ. Вып. 9. С. 157–284.
- Гребенчиков О.С., Белоновская Е.А., Коротков К.О., 1990. Темнохвойные леса Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М.: Наука. С. 40–63.
- Гречушкина Н.А., Сорокин А.Н., Голуб В.Б., 2010. Растительные сообщества классов *Thero-Salicornietea* и *Salicornietea fruticosae* на территории Азовского побережья России // Черноморск. ботан. журн. Т. 6. № 2. Р. 200–212.
- Грудзинская И.А., 1953. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–187.
- Долуханов А.Г., 1964. Темнохвойные леса Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 127 с.
- Евстигнеев О.И., 2010. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Н. Новгород: Нижегород. гос. ун-т. 48 с.
- Загурная Ю.С., 2011. Тестирование долговременного эффекта фрагментации на изолированных участках лесных предгорных фитоценозов Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 116. Вып. 1. С. 34–40.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК. 664 с.
- Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П., 1989. Растительность и климат голоцена Абхазии. Тбилиси: Мецниереба. 118 с.
- Клеопов Ю.Д., 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 352 с.
- Кузнецова Н.А., 2009. Сообщества в экстремальных и антропогенных условиях (на примере таксоценозов коллембол) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова / Под ред. Бабенко А.Б., Матвеевой Н.В., Макаровой О.Л., Головача С.И. М.; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT Pbl. С. 412–429.
- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С., 2011. К вопросу о структуре лугового растительного сообщества // Ботан. журн. Т. 96. № 1. С. 3–21.
- Малеев В.П., 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 61–144.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ. Гилем. 488 с.

- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г., 2007. Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 6. С. 435–443.
- Морозов Н.С., 2009. Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдается ли обеднение видового состава и компенсация плотностью // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова / Под ред. Бабенко А.Б., Матвеевой Н.В., Макаровой О.Л., Головача С.И. М.; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT Pbl. С. 429–487.
- Орлов А.Я., 1951. Темнохвойные леса Северо-Западного Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 254 с.
- Орлов А.Я., 1953. Буковые леса Северо-Западного Кавказа // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР. С. 244–381.
- Работнов Т.А., 1983. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 296 с.
- Ратиани Н.К., 1979. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба. 236 с.
- Спурр С.Г., Барнес Б.В., 1984. Лесная экология. М.: Лесн. пром-сть. 480 с.
- Тумаджанов И.И., 1962. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука // Проблемы ботаники. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 66–67.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Чернов Ю.И., 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Эйзенберг Д.Э., 1983. Плотность и биомасса тропических млекопитающих // Биология охраны природы. М.: Мир. С. 55–77.
- Able K.P., Noon B.R., 1976. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States // Oecologia. V. 26. P. 275–294.
- Adler P.B., Bradford J.B., 2002. Compensation: an alternative method for analyzing diversity-productivity experiments // Oikos. V. 96. P. 411–420.
- Akatov V.V., Perevozov A.G., 2011. The correlation between dominance level and local species richness: an analysis of the underlying causes by the example of the West Caucasian arboreal and avian communities // Biol. Bull. Rev. V. 1. № 5. P. 432–445.
- Akatov V.V., Chefranov S.G., 2014. Density compensation effect in arboreal communities of the West Caucasus // Biol. Bull. Rev. V. 4. № 5. P. 421–432.
- Akatov V.V., Akatova T.V., Eskin N.B., 2014. Is there a density compensation effect in plant communities in extreme habitats? // Contemporary Problems Ecology. V. 7. № 5. P. 505–511.
- Akatov V.V., Akatova T.V., Eskin N.B., Sazonets N.M., Chefranov S.G., 2013. Is there a density compensation effect in plant communities of anthropogenic habitats? // Russian J. Ecology. V. 44. № 6. P. 445–454.
- Aksenova A.A., Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., 2004. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Alpine lichen heaths // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. Onipchenko V.G. Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Acad. Publ. P. 236–244.
- Anbarashan M., Parthasarathy N., 2013. Tree diversity of tropical dry evergreen forests dominated by single or mixed species on the Coromandel coast of India // Tropical Ecology. V. 54. № 2. P. 179–190.
- Anjos L., dos, 2004. Species richness and relative abundance of birds in natural and anthropogenic fragments of Brazilian Atlantic forest // Anais da Academia Brasileira de Ciências. V. 76. № 2. P. 429–434.
- Bai Y., Han X., Wu J., Chen Z., Li L., 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland // Nature. V. 431. P. 181–184.
- Bender D.J., Contreras T.A., Fahrig L., 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect // Ecology. V. 79. P. 517–533.
- Bloch C.P., Willig M.R., 2012. Density compensation suggests interspecific competition is weak among terrestrial snails in tabonuco forest of Puerto Rico // Caribbean J. Sci. V. 46. № 2–3. P. 159–168.
- Bolotov I.N., 2014. Pathways of formation of the fauna of the Solovetsky Archipelago, the White Sea, Northwest Russia // Entomological Review. V. 94. № 4. P. 562–578.
- Brotans L., Mönkkönen M., Martin J.L., 2003. Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in boreal forest birds // Amer. Natur. V. 162. P. 343–357.
- Brown J.H., Ernest S.K.M., Parody J.M., Haskell J.P., 2001. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments // Oecologia. V. 126. P. 321–332.
- Buckley L.B., Jetz W., 2007. Insularity and the determinants of lizard population density // Ecol. Letters. V. 10. P. 481–489.
- Burnham R.J., 2002. Dominance, diversity and distribution of lianas in Yasuni, Ecuador: who is on top? // J. Tropical Ecol. V. 18. P. 845–864.
- Carrascal L.M., Telleria O.L., Valido A., 1992. Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? // J. Biogeography. V. 19. P. 383–390.
- Case T.J., 1975. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in Gulf of California // Ecology. V. 56. P. 3–18.
- Cherednichenko O.V., 2004. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Removals in the Geranium gymnocaulon – Hedysarum caucasicum

- meadow // *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* / Ed. Onipchenko V.G. Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Acad. Publ. P. 244–250.
- Connor E.F., Courtney A.C., Yoder J.M., 2000. Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area // *Ecology*. V. 81. № 3. P. 734–748.
- Cornell H.V., 1993. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 243–253.
- Cornell H.V., Lawton J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // *J. Anim. Ecol.* V. 61. P. 1–12.
- Crowell K.L., 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // *Ecology*. V. 43. P. 75–88.
- Emlen J.T., 1979. Land bird densities on Baja California islands // *Auk*. V. 96. 152–167.
- Golub V.B., Rukhlenko I.A., Sokoloff D.D., 2001. Survey of communities of the class *Salicornietea fruticosae* // *Растительность России*. № 2. P. 87–98.
- Gonzalez A., Loreau M., 2009. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 40. P. 393–414.
- Grime J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Am. Nat.* V. 111. № 982. P. 1169–1194.
- Hawkins C.P., Norris R.H., Hogue J.N., Feminella J.W., 2000. Development and evaluation of predictive models for measuring the biological integrity of streams // *Ecol. Appl.* V. 10. P. 1456–1477.
- Houlahan J.E., Currie D.J., Cottenie K., Cumming G.S., Ernest S.K.M. et al., 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 104. P. 3273–3277.
- Kaspari M., Yuan M., Lecanne A., 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // *Amer. Natur.* V. 161. № 3. P. 459–477.
- Klein B.C., 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia Brazil // *Ecology*. V. 70. P. 1715–1725.
- Koike F., 2001. Plant traits as predictors of woody species dominance in climax forest communities // *J. Vegetation Sci.* V. 12. P. 327–336.
- Kunte K., 2008. Competition and species diversity: removal of dominant species: increases diversity in Costa Rican butterfly communities // *Oikos*. V. 117. P. 69–76.
- Latham R.E., Ricklefs R.E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 294–315.
- Longino J.T., Colwell R.K., 2011. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient // *Ecosphere*. V. 2. № 3. P. 1–20.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R., 1972. Density compensation in island faunas // *Ecology*. V. 53. P. 330–342.
- Macia M.J., Svenning J.-C., 2005. Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities // *J. Tropical Ecol.* V. 21. P. 613–626.
- McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R. et al., 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in Arctic tundra // *Nature*. V. 415. P. 68–71.
- Mirkin B.M., 1994. Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* V. 5. № 2. P. 283–284.
- Oberdorff T., Hugueny B., Compin A., Belkessam D., 1998. Non-interactive fish communities in the coastal streams of north-western France // *J. Anim. Ecol.* V. 67. P. 472–484.
- Onipchenko V.G., 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus. Zurich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. 168 p.
- Onipchenko V.G., Semenova G.V., 2004. Population biology of alpine plants. Population strategies // *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* / Ed. Onipchenko V.G. Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Acad. Publ. P. 212–223.
- Onipchenko V.G., Semenova G.V., Maarel E., van der, 1998. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veg. Sci.* V. 9. P. 27–40.
- Panchal N.S., Pandey A.N., 2004. Analysis of vegetation of Rampara forest in Saurashtra region of Gujarat state of India // *Tropical Ecol.* V. 45. № 2. P. 223–231.
- Peres C.A., Dolman P.M., 2000. Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity // *Oecologia*. V. 122. P. 175–189.
- Qian H., Ricklefs R.E., 2004. Taxon richness and climate in Angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *Amer. Natur.* V. 163. № 5. P. 773–779.
- Raybaud V., Tunin-Ley A., Ritchie M.E., Dolan J.R., 2009. Similar patterns of patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea // *Biogeosciences*. V. 6. P. 431–438.
- Ricketts T.H., 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops // *Conserv. Biol.* V. 18. P. 1–10.

- Sara M., Morand S., 2002. Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands // *Divers. Distrib.* V. 8. P. 1–9.
- Souza L., Weltzin J.F., Sanders N.J., 2011. Differential effects of two dominant plant species on community structure and invasibility in an old-field ecosystem // *J. Plant Ecol.* V. 4. № 3. P. 123–131.
- Stevens M.H.H., Petchey O.L., Smouse P.E., 2003. Stochastic relations between species richness and the variability of species composition // *Oikos*. V. 103. P. 479–488.
- Stevens R.D., Willig M.R., 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats // *Ecology*. V. 83. № 2. P. 545–560.
- Sugihara G., Bersier L.-F., Southwood R.E., Pimm S.L., May R.M., 2003. Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities // *PNAS*. V. 100. № 9. P. 5246–5251.
- Taylor C.M., 1996. Abundance and distribution within a guild of benthic stream fishes: local processes and regional patterns // *Freshwater Biol.* V. 36. P. 385–396.
- Tello J.S., Stevens R.D., Dick C.W., 2008. Patterns of species co-occurrence and density compensation: a test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities // *Oikos*. V. 7. № 5. P. 693–702.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E., 1998. Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // *Amer. Natur.* V. 151. P. 277–282.
- Tomialojć L., 2000. An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna // *Acta Ornithol.* V. 35. P. 3–17.
- Tonn W.M., 1985. Density compensation in umbra-perca fish assemblages of Northern Wisconsin lakes // *Ecology*. V. 66. P. 415–429.
- Watling J.I., Donnelly M.A., 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness // *Conserv. Biol.* V. 20. № 4. P. 1016–1025.
- Wright S.J., 1980. Density compensation in island avifaunas // *Oecologia*. V. 45. P. 385–389.
- Zambrano V.A.B., Moncada J.Z., Stevenson P.R., 2008. Diversity of regenerating plants and seed dispersal in two canopy trees from Colombian Amazon forests with different hunting pressure // *Rev. Biol. Trop.* V. 56. № 3. P. 1531–1542.

Density compensation effect in species-poor plant communities of mainland areas (with the Western Caucasus as an example)

V. V. Akatov¹, T. V. Akatova², T. G. Eskina², Yu. S. Zagurnaya²,
N. M. Sazonets¹, S. G. Chefranov¹

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

²Caucasian State Nature Biosphere Reserve
385000 Maikop, Sovetskaya, 187

Density compensation effect (DCE) is qualified as increase of some species abundance (biomass, occurrence) after dropping of other species out of a community, as a consequence of unutilized resources appearance and interspecies competition abatement (MacArthur et al., 1972). There are many evidences of this effect manifestation in island biotas, but concerning mainland communities, the knowledge on its origin and spreading is still limited and contradictory. We estimated the intensity of DCE in species-poor plant communities of natural (semi-natural), anthropogenic, and fragmented habitats of the Western Caucasus. For this end, we compared species richness, relative density (biomass) of dominant species, and mean occurrence of accessory species in dense communities, as well as species richness and mean species occurrence in open communities. The results obtained show that in species-poor cenoses of different type both the level of dominance and mean species density (occurrence) may differ, which may be related to the model of cenoses organization and the regime of local disturbances. Among the studied plant communities, the increase in mean species occurrence at the background of species richness reduction was detected only in weed cenoses and in groupings on riverbed banks formed, mainly, by *R*-strategists. For species-poor grass and shrub communities where *C*-strategists predominate, high level of dominance and relatively low mean occurrence of accessory species seem to be typical. Species-poor cenoses of other types (forest stands, natural grass communities with *S*-strategists dominance, synanthropic ones, groupings on alpine screens) are characterized by noticeable variability in the level of dominance and mean species occurrence. An assumption is made that the main reason behind DCE effects in mainland plant communities is reduction of dominant species density (as a result of disturbances, accidental processes of resumption, etc.) coupled with limited size of their species pool.