

УДК 581.5

ЭФФЕКТ КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ В СООБЩЕСТВАХ ДЕРЕВЬЕВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2014 г. В. В. Акатов, С. Г. Чефранов

Майкопский государственный технологический университет
385000 Майкоп, Первомайская, 191
e-mail: akatovmgti@mail.ru
Поступила в редакцию 21.05. 2013 г.

Причины проявления эффекта компенсации плотностью (ЭКП) в биологических сообществах рассмотрены на примере древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа. Анализ фактического материала проведен с использованием метода численных экспериментов. На основе полученных результатов сделано предположение, что для ЭКП важно не столько абсолютное число видов в сообществах, сколько соотношение между видовой емкостью сообществ, которая определяется условиями среды и реальным числом видов, которое может не соответствовать емкости из-за влияния региональных процессов (например, истории формирования ценозов, изоляции и др.). Поэтому ЭКП не является обязательным следствием экстремальности среды и может присутствовать как в мало-, так и во многовидовых ценозах.

Под эффектом компенсации плотностью (ЭКП) понимают увеличение численности (биомассы, встречаемости) одних видов в результате появления свободных ресурсов и ослабления межвидовой конкуренции после выпадения из сообществ других видов (MacArthur et al., 1972). Представление об ЭКП чаще всего привлекается для объяснения повышенной численности или биомассы видов на островах (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972; Case, 1975; Wright, 1980; Tonn, 1985; Carrascal et al., 1992; Sara, Morand, 2002, и др.). Однако в последние годы этот феномен обсуждается в более широком аспекте, например, в связи с эволюционной молодостью сообществ, антропогенной трансформацией природных экосистем, экстремальностью условий среды (Hawkins et al., 2000; Dulvy et al., 2002; Kaspari et al., 2003; Чернов, 2005; Акатов и др., 2005, 2012а; Морозов, 2009; Gonzalez, Loreau, 2009; Кузнецова, 2009; Longino, Colwell, 2011). Создается впечатление, что независимо от причины снижение видового богатства сообществ почти непременно должно сопровождаться ростом участия оставшихся видов, что соответствует известному правилу Тинемана (Чернов, 2005; Кузнецова, 2009). В частности, по мнению Ю.И. Чернова (2005), ЭКП является одной из форм компенсационных явлений, возникающих практически в любых маловидовых ценологических и биотических системах, в том числе сформированных на разного рода специфических и экстремальных местообитаниях.

В качестве доказательства данного предположения им были приведены многочисленные примеры повышенной плотности популяций многих видов, а также высокого уровня доминирования некоторых из них в разных таксоценозах тундр и полярных пустынь. При этом автор подчеркивает, что предлагаемые им объяснения данных явлений являются дискуссионными и трудно поддаются проверке формально-статистическими методами (Чернов, 2005).

Действительно, несмотря на то, что на ЭКП впервые обратили внимание около 50 лет назад, вопросы о причинах его возникновения, масштабе и интенсивности проявления в биологических сообществах остаются открытыми, что обусловлено как недостаточностью полевых данных, так и методическими проблемами. Так, для выявления ЭКП обычно используется простой косвенный метод – анализ связи между плотностью (встречаемостью) видов и видовым богатством сообществ (Taylor, 1996; Oberdorff et al., 1998; Longino, Colwell, 2011, и др.). Однако имеется ряд причин, по которым интерпретировать такую связь довольно сложно. В частности, непонятно, как оценивать отсутствие отрицательной связи между данными параметрами. Действительно ли такая ситуация свидетельствует об отсутствии ЭКП в маловидовых ценозах? Кроме того, известно, что маловидовые сообщества характеризуются преимущественно более высоким уровнем доминирования,

чем многовидовые, что и может быть причиной относительно высокой средней численности их видов (Able, Noon, 1976; Василевич, 1991; Чернов, 2005; Кузнецова, 2009; Akatov, Perevozov, 2011, и др.). Так, Н.А. Кузнецова (2009) обращает внимание на то, что высокая общая численность коллембол в экстремальных условиях обычно поддерживается высокой плотностью популяций всего одного вида. Но является ли данный феномен следствием проявления ЭКП или других процессов? Например, известно, что распределение численности видов в сообществах экстремальных местообитаний обычно (в том числе и в сообществах коллембол) хорошо соответствует геометрической модели (Уиттекер, 1980; Мэггаран, 1992; Panchal, Pandey, 2004; Кузнецова, 2009). Она предполагает, что по мере снижения видового богатства ценозов виды первого ранга включают все большую долю их особей, а виды других рангов последовательно (от ранга к рангу) – все большую долю оставшихся особей. При этом плотность особей видов первого ранга должна возрастать, а других – напротив, преимущественно снижаться. Данный сценарий вряд ли можно объяснить проявлением ЭКП, скорее усилением конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения объема доступных ресурсов или стрессовых ситуаций. На аналогичные процессы на популяционном уровне обратили внимание Бигон с коллегами (Бигон и др., 1989). На основе анализа ряда публикаций они показали, что обострение внутривидовой конкуренции в популяциях растений и животных ведет к усилению индивидуальных различий между особями и асимметрии в их отношениях.

Наконец, повышенную плотность популяций в биоценозах специфических и экстремальных местообитаний часто можно объяснить и с классических позиций, поскольку многие из них либо являются эволюционно молодыми, либо имеют небольшую площадь и высокую степень изолированности из-за специфичности видового состава. Например, на Западном Кавказе и в Предкавказье это фитоценозы высокогорных болот, долгоснежных местообитаний, солончаков, расположенных по берегам соленых водоемов, и др. В связи с этим, в частности, можно предположить, что относительно низкое видовое богатство и относительно высокая плотность популяций в биомах, более близких к полюсам регионов, испытавших плейстоценовое оледенение (бореальные леса, тундры и полярные пустыни), по сравнению с расположенными южнее, могут быть связаны не столько с более суровыми условиями среды, сколько с их эволюционной молодостью (Latham,

Ricklefs, 1993; Qian, Ricklefs, 2004; Пузаченко, 2006).

В настоящей публикации представлены результаты анализа данной проблемы на примере древесного яруса неизолированных лесных фитоценозов Западного Кавказа, которые встречаются в широком спектре условий среды и характеризуются значительным варьированием видового богатства деревьев. Мы попытались ответить на следующие вопросы: 1) действительно ли мало-видовые неизолированные сообщества деревьев характеризуются преимущественно более высокой средней численностью и константностью видов, чем многовидовые? 2) является ли отсутствие отрицательной зависимости между числом видов и плотностью их популяций в сообществах свидетельством отсутствия ЭКП? 3) действительно ли высокий уровень доминирования наиболее обильного вида в ценозах с низким видовым богатством можно рассматривать в качестве формы проявления компенсационных процессов? 4) каковы причины проявления ЭКП в сообществах деревьев?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы сбора фактического материала

Объектом исследований явился древесный ярус горных лесов Западного Кавказа. Сбор фактического материала осуществлялся с 2000 по 2012 годы в бассейнах рек Малая и Большая Лаба, Белая, Пшада, Вулан, Небуг, Агой, Наужи, Шепси, Шахе, Сочи, Хоста, Мзымта и некоторых других, причем в значительной мере – в пределах особо охраняемых природных территорий различного статуса (Кавказский биосферный заповедник, заповедник «Большой Утриш», Сочинский национальный парк, природный парк «Большой Тхач», Майкопский ботанический заказник). 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 размером 20 × 15 м. На каждой площадке была произведена регистрация видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди, на некоторых из них определена численность каждого из таких видов (учитывались деревья указанного размера). Описания были выполнены в наиболее распространенных в регионе лесных сообществах: в субальпийском березовом и буковом криволесье (доминирующие виды – *Betula litwinowii* Doluch.

и *Fagus orientalis* Lipsky); в верхнегорных и среднегорных буково-пихтовых и еловых лесах (доминирующие и содоминирующие виды – *Abies nordmanniana* (Steven) Spach, *Fagus orientalis*, *Picea orientalis* (L.) Link); в нижнегорных лесах с доминированием и содоминированием *Quercus robur* L., *Q. petraea* L. ex Liebl. и *Carpinus betulus* L. (неморальные сообщества), *Quercus pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* Miller, *Pinus pallasiana* D. Don. и *P. pitysusa* Steven (субсредиземноморские сообщества); широколиственные леса с участием *Castanea sativa* Miller и *Buxus colchica* Rojark., с доминированием *Taxus baccata* L. (сообщества колхидского типа); в прирусловых лесах с доминированием *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *A. incana* (L.) Moench, *Acer campestre* L., *Salix alba* L., *Populus alba* L. и *P. nigra* L. Состав и структура этих сообществ описаны во многих работах: Грудзинская, 1953; Коваль и др., 1980; Гребенщиков и др., 1990; Бебия, 2002; Французов, 2006, и др. Общее число выбранных и описанных участков древесного яруса составило 277 и соответственно 2770 площадок площадью 300 м², в том числе с определением численности видов – 112 участков и 1120 площадок.

Методы анализа фактического материала

Анализ проблемы проводился в разном пространственном масштабе. При анализе в **локальном масштабе** мы использовали описания 96 однородных участков фитоценозов, включающих данные по численности видов деревьев. На их основе были определены значения следующих показателей: 1) число видов на 10 площадках размером 15 × 20 м, т.е. на 3000 м² (*S*), 2) общее число деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди на 3000 м² (*N*), 3) число деревьев доминирующего вида на той же площади (*N_d*), 4) число деревьев сопутствующих (т.е. остальных) видов (*N_c*), 5) средняя плотность сопутствующих видов (*N_m*). Чтобы уменьшить влияние варьирования размера особей (деревьев) на результаты исследования, мы не использовали для анализа имеющиеся в нашем распоряжении данные по сообществам со значительным участием в древостое видов, характеризующихся в среднем существенно отличными (меньшими) от других видов размерами (9 участков фитоценозов широколиственных лесов с *Buxus colchica*, 7 – дубовых лесов с *Carpinus orientalis* и 1 – субальпийского букового криволесья).

Чтобы получить ответы на поставленные выше вопросы, мы сопоставили результаты анализа соотношения между *S*, *N_d* и *N_m*, полученные для фактических и модельных сообществ. Харак-

тер соотношения между этими параметрами в модельных сообществах определялся методом численных экспериментов, общая схема которых была разработана авторами ранее для решения сходной задачи (Akotov et al., 2005). В соответствии с этим подходом были смоделированы три вероятных сценария изменения значений данных параметров в сообществах с отсутствием или наличием ЭКП.

В основу **первого сценария**, не предполагающего наличие компенсационных процессов, была положена модель геометрического распределения видов Мотомуры:

$$N_i = N_1 (1 - K)^{i-1}, \quad (1)$$

где *i* – ранг вида (чем ниже численность, тем выше ранг), *N_i* – число особей вида *i*-го ранга, *N₁* – число особей 1-го самого многочисленного вида, *N_i* – общее число особей на участке сообщества, *K* = *N₁/N_i* – уровень доминирования (Уиттекер, 1980; Мэггаран, 1992). Эта модель предполагает, что на участках сообществ каждый вид в порядке снижения численности (увеличения ранга) использует постоянную (*K*-ю) часть оставшихся ресурсов сообщества. В соответствии с моделью, по мере ухудшения условий среды виды всех рангов должны последовательно (от ранга к рангу) использовать большую, чем ранее, долю оставшихся ресурсов (*K*), при этом абсолютная численность особей вида первого ранга (доминанта) должна возрастать, а других рангов (сопутствующих видов), напротив, преимущественно снижаться. Следствием более “жесткого” разделения ресурсов видами является сокращение видового богатства сообществ.

Для объяснения регулярности в распределении численности видов, вытекающей из данной модели, было предложено значительное число гипотез, в том числе: гипотеза перехвата ниш (Уиттекер, 1980), гипотеза иерархического строения сообществ (Kolasa, Biesiadka, 1984; Kolasa, 1989), линейности в потреблении видами единственного ресурса (Пузаченко, 2006; Левич, 2007), усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях обострения соперничества между ними за ресурсы при сокращении их общего объема (Акатов и др., 2012б) и др. Высказывается мнение, что, несмотря на значительные усилия, механизм геометрического распределения видов все еще остается нераскрытым (Гиляров, 2010; Akotov, Perevozov, 2011). Однако это не является препятствием для утверждения, что оно не соответствует представлению об ЭКП, поскольку предполагает более “жесткий характер”

распределения пространства и ресурсов и снижение численности большинства видов (кроме доминанта) по мере снижения видового богатства ценозов.

При моделировании изменений фитоценозов в соответствии с первым сценарием в качестве исходных данных мы использовали общее число особей, равное 205 (среднее для описанных сообществ), и значения параметра K , равные 0.3, 0.4, ..., 0.9 и 0.98. На их основе, используя формулу (1), были определены ожидаемые значения следующих параметров: число особей доминирующего вида (N_d), число видов (S) и среднее число особей (деревьев) сопутствующих видов (N_m) на участках. При этом ожидаемые значения S соответствуют числу видов в модельном сообществе с минимальным числом особей, которое может быть округлено до 1.

Второй и третий сценарии предполагают наличие ЭКП. Причем ресурсы, которые высвобождаются в результате снижения видового богатства сообществ, либо равномерно распределяются между всеми остальными видами (второй сценарий), либо перехватываются только видами первого ранга (доминантами), плотность которых в результате этого увеличивается, а плотность остальных видов не меняется (третий сценарий). При этом виды с низкой численностью имеют более высокую вероятность исчезновения из сообществ, чем обычные (в литературе имеется много свидетельств в поддержку этого предположения: Dzwonko, Loster, 1989; Zacharias, Brandes, 1990; Kwiatkowska, 1994, и др.). В качестве исходного мы использовали гипотетическое сообщество, включающее 14 видов (максимальное для описанных сообществ) с общей численностью особей, равной 205 (среднее для описанных сообществ). Характер распределения особей между видами в этом сообществе соответствует геометрической модели с $K = 0.3$. На этой основе были определены ожидаемые значения параметров S , N_d и N_m .

При анализе проблемы в **региональном масштабе** мы использовали все 2770 описаний древесного яруса лесных фитоценозов, выполненных на участках площадью 300 м². Используя табличный метод сортировки, они были объединены в 37 групп по 50–90 описаний, сходных по составу доминирующих и сопутствующих видов и имеющих близкое видовое богатство. Для каждой группы описаний были рассчитаны следующие показатели: 1) общее число видов деревьев во всех описаниях, входящих в группу – P (соответствует региональному видовому пулу сообществ), 2) константность видов деревьев на участках

300 м² – C , 3) средняя константность сопутствующих видов – C_m . Характер соотношения между P и C_m в природных сообществах мы сопоставили с ожидаемыми соотношениями, полученными методом численных экспериментов в соответствии с описанными выше тремя сценариями.

В соответствии с **первым сценарием** (отсутствие ЭКП) изменения размера видового пула (P) и средней константности сопутствующих видов (C_m) вызваны снижением качества среды, например сокращением количества ресурсов, вегетационного периода, увеличением частоты нарушений и так далее. Предполагается, что по мере ухудшения условий среды и сокращения количества ресурсов конкуренция между видами становится более интенсивной. В результате конкурентные преимущества доминирующих видов усиливаются, их численность увеличивается, но константность при этом существенно не меняется, поскольку до начала изменений составляла или была близка к 100%. Константность сопутствующих видов под воздействием средовых факторов снижается на равные значения на каждом шаге изменений независимо от размера популяций. В этом случае относительные изменения константности у обычных видов будут меньше, чем у редких. Когда константность видов достигает нуля, они считаются выпавшими из сообществ данного типа и соответственно размер видового фонда этих сообществ постепенно снижается. В основу **второго и третьего сценариев** был заложен механизм, предполагающий наличие компенсационных процессов (ЭКП). Исчезновение сначала редких, а затем и обычных видов из сообществ сопровождается увеличением константности оставшихся (ЭКП), за исключением видов с константностью 100%. При этом возможны два варианта реакции оставшихся видов. В соответствии с первым из них исчезновение видов из сообществ определенного типа сопровождается равномерным увеличением константности всех оставшихся (второй сценарий). В соответствии со вторым (третий сценарий) – освобождающиеся ресурсы и пространство перехватываются только видами первого ранга (доминантами). Их константность при этом существенно не меняется, поскольку до начала изменений была близкой к 100%. При этом константность оставшихся сопутствующих видов также не изменяется. В качестве исходных данных для всех трех сценариев были использованы размер видового пула (P) и константность видов разных рангов (C), соответствующие усредненным значениям этих показателей для двух групп описаний с $P = 23$ и 25 видов и $C_m = 0.163$ и 0.170 соответственно.

Для определения характера и силы связи между анализируемыми параметрами были использованы методы простого и множественного корреляционно-регрессионного анализа (Лакин, 1980; Елисеева, Юзбашев, 1996; Пузаченко, 2004). Во втором случае относительный вклад нескольких факторов в предсказание значений зависимого параметра оценивали на основе коэффициента раздельной детерминации – d^2 (Елисеева, Юзбашев, 2002). Поскольку используемые нами статистические методы предназначены для анализа связей линейного типа, то в случае, когда связь между параметрами не являлась линейной, проводили ее линеаризацию путем логарифмирования их значений (Пузаченко, 2004). Степень соответствия фактического материала одному из описанных выше сценариев оценивали с использованием инструментария теории распознавания образов, в частности метода эталонов (сравнения с прототипом) с применением меры city-block (Манхэттенское расстояние, мера таксиста) (Половикова, Фокина, 2010). Мера расстояния между фактически наблюдаемыми значениями параметров X_f и полученными в результате сценарного моделирования X_{si} определяли по формуле

$$\rho(X_f, X_{si}) = \alpha \sum_{j=1}^n |X_{fj} - X_{sij}|, \quad (2)$$

где α – нормирующий коэффициент, $\alpha = \frac{1}{n}$, n – объем выборки.

Чем выше сходство между фактическими и ожидаемыми значениями параметров, тем ниже величина данной меры.

Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика сообществ

Средние значения видового богатства (S), плотности сопутствующих видов (N_m), абсолютной (N_d) и относительной (K_1) плотности доминантов для разных типов сообществ представлены в табл. 1. Как видно из таблицы, анализируемые сообщества характеризуются весьма значительным варьированием видового богатства на участках 3000 м² (S). Минимальное значение этого параметра (2 вида) выявлено на двух участках верхнегорных буко-пихтарников и одном участке нижнегорного букняка; максимальное – на участке леса с доминированием граба (*Carpinus*

betulus). В среднем наиболее низким видовым богатством характеризуются сообщества субальпийского березового криволесья и верхнегорных буково-пихтовых лесов (4.0 вида на 3000 м²), наиболее высоким – участки с доминированием *Taxus baccata* (13 видов), *Carpinus betulus* (9.9), *Quercus robur* и *Carpinus betulus* (8.4), а также сообщества пойменных лесов (с доминированием *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Acer campestre* и др.) – 8.5 видов.

Среднее для сообществ число стволов с диаметром более 6 см на высоте груди на площадках 3000 м² варьирует от 156.9 (среднегорный буковый лес) до 278.4 (субальпийское березовое криволесье). В основном же значения этого параметра не выходят за пределы от 180 до 230 стволов. Средний для типов сообществ уровень доминирования наиболее конкурентоспособного вида на участках (K_1) варьирует от 0.24 до 0.81. Относительно высокими значениями этого показателя характеризуются сообщества, сформированные в экстремальных условиях среды: в субальпийском и верхнегорном поясах (0.81 и 0.75), а также на сухих склонах Черноморского побережья (сообщества с доминированием *Pinus pallasiana* и *P. pityusa* – 0.79); относительно низкими – в наиболее теплых и влажных условиях: сообщества с доминированием или значительным участием *Taxus baccata* (0.24), *Quercus robur* и *Carpinus betulus* (0.45), *Castanea sativa* (0.35).

Размер регионального видового пула (P) и значения средней константности сопутствующих видов (C_m) для разных типов сообществ (групп описаний) представлены в табл. 2. Из нее видно, что их региональный пул включает от 3 до 25 видов. Относительно небольшим видовым пулом характеризуются сообщества деревьев верхнегорного и субальпийского поясов (3–6 видов), наиболее значительным – широколиственных лесов с *Vixus colchica* (до 25 видов) и пойменных лесов (до 23 видов). Относительно низкие значения константности видов были зафиксированы в низкогорных буковых (0.12–0.16), среднегорных буково-пихтовых (0.14–0.21) и пойменных (0.14–0.22) лесах, наиболее высокие в верхнегорных буково-пихтовых сообществах (0.33–0.58).

Результаты численных экспериментов

Результаты компьютерного анализа соотношения между видовым богатством сообществ (S) на участках 3000 м², плотностью особей доминирующих видов (N_d) и средней плотностью сопутствующих видов (N_m) в соответствии с рассматриваемыми тремя сценариями представлены на рис. 1 и 2, A ; соотношения между размером ви-

Таблица 1. Видовое богатство и значения показателей, рассчитанных на основе данных по численности видов деревьев на участках лесных фитоценозов Западного Кавказа

Доминирующие и субдоминирующие виды (высота над ур. м., м)	n	N	K_1	N_d	N_c	S	N_m	S/ES
<i>Taxus baccata</i> (50–300)	1	186.0	0.24	45.0	141.0	13.0	11.8	0.9
<i>Pinus pallasiana</i> и <i>P. pityusa</i> (30–300)	3	165.0	0.79	129.0	36.0	7.7	5.2	1.8
<i>Quercus robur</i> , <i>Carpinus betulus</i> (100–300)	10	230.7	0.45	102.7	128.0	8.4	17.5	0.9
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i> , <i>Salix alba</i> , <i>Populus alba</i> и <i>P. nigra</i> (300–800)	13	205.0	0.63	135.2	69.8	8.5	9.3	1.4
<i>Carpinus betulus</i> (250–1000)	8	173.0	0.54	89.0	84.0	9.9	10.0	1.4
<i>Quercus petraea</i> (350–1000)	17	225.1	0.69	152.8	72.3	6.8	6.8	1.3
<i>Fagus orientalis</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus betulus</i> и <i>Castanea sativa</i> (300–900)	4	208.0	0.35	72.8	135.2	6.3	28.6	0.6
<i>Fagus orientalis</i> (400–900)	9	156.9	0.67	109.2	47.7	6.1	9.6	1.2
<i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> , <i>Picea orientalis</i> (600–1400)	14	179.7	0.63	114.1	65.6	6.4	12.6	1.1
<i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (1400–1800)	12	222.0	0.74	157.1	64.9	4.0	26.5	0.8
<i>Betula litwinowii</i> (1700–2200)	5	278.4	0.81	221.6	56.8	4.0	16.5	1.1

Примечание. n – число описаний; N – средняя плотность древостоя в целом, т.е. среднее число стволов на 3000 м²; $K_1 = N_d/N$ – средний уровень доминирования, где N_d – среднее число стволов доминирующего (первого по рангу) вида; N_c – среднее число стволов сопутствующих (кроме доминанта) видов; S – среднее число видов деревьев на участках 3000 м²; N_m – средняя плотность сопутствующих видов ($N_c/(S-1)$); S/ES – среднее соотношение между фактическим числом видов и рассчитанным на основе модели Мотомуры (Уиттекер, 1980).

дового пула (P) и средней константностью сопутствующих видов (C_m) в соответствии с этими же сценариями – на рис. 2, Б. Кривые были получены путем аппроксимации результатов численных экспериментов линейной, степенной, логарифмической и полиномиальной (2 и 3-й степени) функциями (табл. 3).

Видовое богатство и плотность доминантов. Как видно из рис. 1, А, в соответствии со всеми сценариями можно ожидать роста численности (плотности) доминирующих видов деревьев (N_d) на градиенте снижения видового богатства сообществ. При этом кривая, соответствующая первому сценарию, расположена выше кривых, соответствующих второму и третьему сценариям. Это закономерно, поскольку в соответствии со вторым и третьим сценариями доминанты захватывают все или часть пространства и ресурсов, которые ранее использовались исчезающими видами, а с первым – пространства и ресурсов не только исчезающих, но также и снизивших чис-

ленность оставшихся видов. Из рис. 1, Б следует, что в соответствии с первым сценарием на фоне роста плотности доминантов средняя плотность сопутствующих видов деревьев сначала остается относительно стабильной, а затем немного снижается. В соответствии с остальными сценариями (предполагающими проявление ЭКП) рост плотности доминирующих видов должен сопровождаться ростом средней плотности сопутствующих.

Видовое богатство и средняя плотность сопутствующих видов. Как видно из рис. 2, А, в соответствии с первым сценарием маловидовые сообщества должны характеризоваться меньшей средней плотностью сопутствующих видов, чем сообщества со средним и высоким видовым богатством. В соответствии с остальными, напротив, более высокими значениями этих параметров. Причем кривые плотности, соответствующие второму сценарию, расположены выше кривых, соответствующих третьему сценарию.

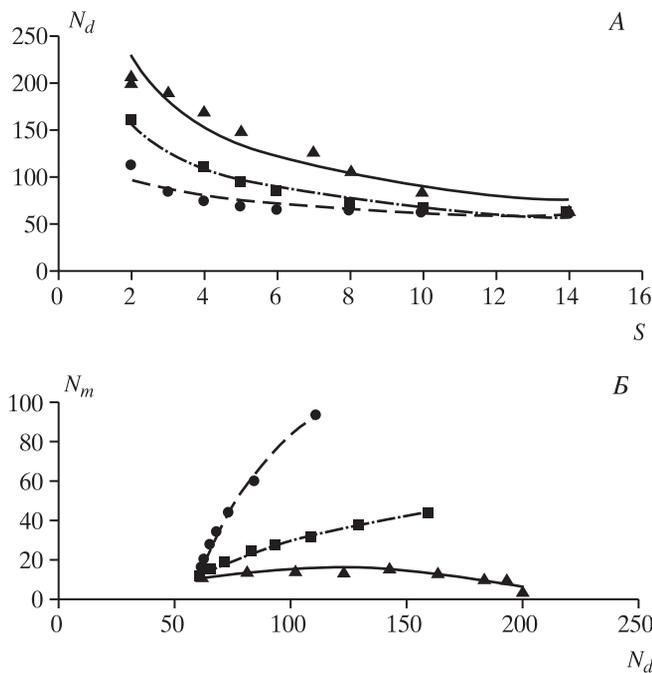


Рис. 1. Результаты компьютерного моделирования вероятных сценариев изменения соотношений между видовым богатством сообществ (S), плотностью особей доминирующих видов (N_d) и средней плотностью особей сопутствующих видов (N_m). Первый сценарий – треугольники, сплошная линия, второй – кружки, пунктирная линия, третий – квадраты, пунктирная линия с точкой.

Размер видового пула и константность видов. Как видно из рис. 2, *Б*, в соответствии с первым сценарием сообщества с небольшим видовым пулом должны характеризоваться более низкой средней константностью видов, чем сообщества со средним и большим размером видового пула, а в соответствии с остальными, напротив, более высокими значениями константности. Кривые константности, как и плотности (рис. 2, *А*), соответствующие второму сценарию, расположены выше кривых, соответствующих третьему сценарию.

Таким образом, из результатов численных экспериментов следует: 1) рост численности (плотности) доминирующих видов деревьев на градиенте снижения видового богатства сообществ может служить индикатором ЭКП, если сопровождается ростом средней плотности сопутствующих видов; 2) отрицательная зависимость между видовым богатством ценозов (размером видового пула) и средней плотностью (константностью) сопутствующих видов может служить индикатором наличия в них ЭКП, однако отсутствие такой связи

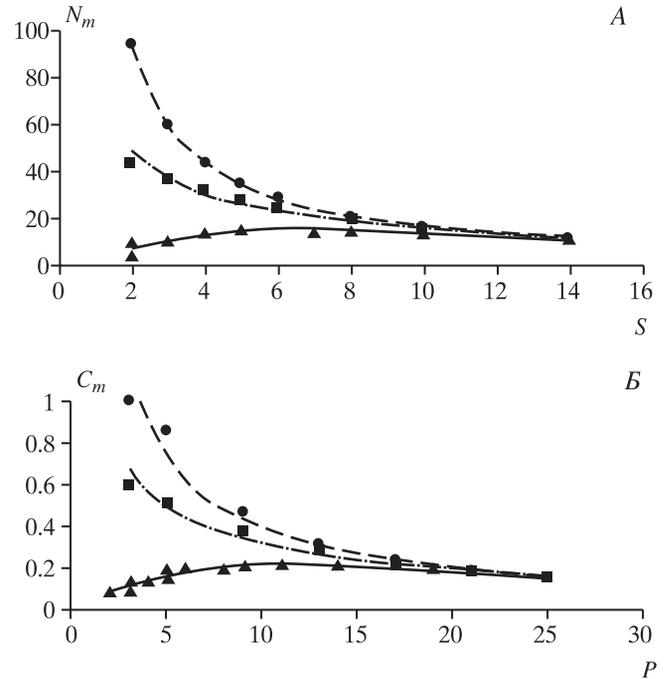


Рис. 2. Результаты компьютерного моделирования вероятных сценариев изменения соотношений между: *А* – видовым богатством сообществ (S) и средней плотностью особей сопутствующих видов (N_m), *Б* – размером видового пула сообществ (P) и средней константностью сопутствующих видов (C_m). Первый сценарий – треугольники, сплошная линия, второй – кружки, пунктирная линия, третий – квадраты, пунктирная линия с точкой.

еще не свидетельствует об отсутствии компенсационных процессов в маловидовых ценозах.

Результаты анализа фактических данных

Видовое богатство и плотность доминантов. Характер соотношения между фактическими видовым богатством (S) и плотностью доминантов (N_d), а также между ними и ожидаемыми значениями этих параметров представлен на рис. 3, *А* и в табл. 4. Из рис. 3, *А* видно, что между фактическими видовым богатством и плотностью доминантов наблюдается отрицательная зависимость ($n = 96$, $r = -0.417$, $p < 0.001$). В частности, относительно высокая плотность доминантов (например, более 200 стволов на 3000 м^2) была выявлена на участках субальпийских и верхнегорных лесов, а также на маловидовых участках среднегорных буково-пихтовых и пойменных лесов, сообществ с доминированием *Quercus petraea*. При этом плотность доминирующих видов в большей степени определяется общим числом стволов на участках (N) ($R^2 = 0.507$), чем видовым богатством ($R^2 = 0.173$) (коэффициент раздельной детерминации в обоих случаях имеет те же значения). Кроме того, как было показано выше, связь

Таблица 2. Видовое богатство, размер видового пула и постоянство видов в сообществах деревьев Западного Кавказа

Доминирующие и субдоминирующие виды	<i>h</i>	<i>n</i>	<i>S_s</i>	<i>P</i>	<i>C_m</i>
<i>Quercus pubescens</i>	48	60	4.1	16	0.21
<i>Pinus pallasiana</i> и <i>P. pityusa</i>	78	90	4.2	17	0.22
<i>Quercus petraea</i> и <i>Carpinus orientalis</i>	108	70	4.8	19	0.21
	110	80	2.6	12	0.14
	127	70	3.8	14	0.21
<i>Quercus robur</i> , <i>Carpinus betulus</i>	223	80	4.3	16	0.22
	250	80	5.7	13	0.24
	263	90	4.2	20	0.25
<i>Buxus sempervirens</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus orientalis</i> и <i>Fraxinus excelsior</i>	284	80	3.8	18	0.18
	334	80	5.0	25	0.17
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i> , <i>Salix alba</i> , <i>Populus alba</i> и <i>P. nigra</i>	96	90	3.4	20	0.14
	328	70	3.5	16	0.17
	474	90	5.0	19	0.22
	569	70	4.2	20	0.17
	600	70	4.6	23	0.16
<i>Quercus petraea</i>	62	70	2.8	11	0.17
	308	50	4.3	15	0.24
	624	80	4.1	16	0.21
<i>Carpinus betulus</i>	462	60	4.0	16	0.20
	953	50	3.5	11	0.25
<i>Fagus orientalis</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus betulus</i> и <i>Castanea sativa</i>	490	70	3.9	14	0.22
	804	60	4.2	12	0.29
<i>Fagus orientalis</i>	498	80	2.7	15	0.12
	510	90	3.6	19	0.16
	510	80	2.5	11	0.15
<i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> и <i>Picea orientalis</i>	815	90	3.3	15	0.17
	1119	90	2.4	11	0.14
	1174	70	3.5	13	0.21
	1391	90	3.5	14	0.19
	1577	80	2.5	8	0.21
<i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i>	1674	60	2.0	4	0.33
	1709	70	3.1	5	0.52
	1962	60	2.2	3	0.58
<i>Fagus orientalis</i>	1768	50	1.6	3	0.29
<i>Betula litwinowii</i>	1962	80	2.3	6	0.26

Примечание. *h* – средняя высота над уровнем моря, м; *n* – число описаний; *S_s* – среднее число видов деревьев на площадках 300 м²; *P* – число видов зафиксированных в группе описаний (отражает размер регионального видового пула); *C_m* – средняя константность сопутствующих видов деревьев в группах описаний.

между видовым богатством и плотностью доминантов может иметь разную природу. Например, в соответствии с первым сценарием, это может быть результатом усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения объема ресурсов и ухудшения условий среды; со вторым – равномерного распределения ресурсов между видами при сокращении их числа; третьим – захвата высвобожденных ресур-

сов доминантами. Как видно из рис. 3, *A*, фактическое соотношение между видовым богатством и плотностью доминантов лучше соответствуют первому сценарию. Об этом свидетельствуют и значения меры расстояния, вычисленные по формуле (2): для первого сценария – 0.310, второго – 0.491, третьего – 0.387 (табл. 4). На рис. 3, *B* показано соотношение между плотностью доминирующих видов на участках и средней плот-

Таблица 3. Соотношение между значениями анализируемых параметров в соответствии с результатами численных экспериментов

Параметры		Сценарий	Модель	R^2
независимый	зависимый			
S	N_d	Первый	$y = 338.8x^{-0.575}$	0.930
		Второй	$y = 118.6x^{-0.292}$	0.828
		Третий	$y = 224.54x^{-0.524}$	0.982
N_d	N_m	Первый	$y = -0.001x^2 + 0.323x - 4.064$	0.829
		Второй	$y = -0.018x^2 + 4.709x - 204.47$	0.991
		Третий	$y = 31.955\ln x - 118.71$	0.992
S	N_m	Первый	$y = 0.028x^3 - 0.823x^2 + 7.161x - 4.323$	0.792
		Второй	$y = 200.41x^{-1.102}$	1.000
		Третий	$y = 79.061x^{-0.709}$	0.972
P	C_m	Первый	$y = -0.003x^2 + 0.043x + 0.014$	0.858
		Второй	$y = 3.203x^{-0.913}$	0.980
		Третий	$y = 1.355x^{-0.632}$	0.969

Примечание. S – среднее число видов деревьев на участках 3000 м²; N_d – среднее число стволов доминирующего (первого по рангу) вида на участках 3000 м²; N_m – средняя плотность сопутствующих видов; P – число видов зафиксированных в группе описаний (отражает размер регионального видового пула); C_m – средняя константность сопутствующих видов деревьев в группах описаний.

Таблица 4. Значения мер близости фактических данных N_d , N_m и C_m сценарным условиям

Параметры		Первый сценарий	Второй сценарий	Третий сценарий
независимый	зависимый			
S	N_d	0.310	0.479	0.387
S	N_m	0.491	1.203	0.774
P	C_m	0.218	0.562	0.293

Примечание. Значения мер близости получены по формуле (2) с использованием соответствующих нормирующих коэффициентов (Половикова, Фокина, 2010). S – среднее число видов деревьев на участках 3000 м²; N_d – среднее число стволов доминирующего (первого по рангу) вида на участках 3000 м²; N_m – средняя плотность сопутствующих видов; P – число видов, зафиксированных в группе описаний (отражает размер регионального видового пула); C_m – средняя константность сопутствующих видов деревьев в группах описаний.

ностью сопутствующих видов. Как видно, связь между ними отсутствует ($n = 96$, $r = 0.067$), что лучше соответствует первому сценарию. Таким образом, мы не находим подтверждения предположению, что высокая плотность доминантов в маловидовых сообществах деревьев Западного Кавказа связана преимущественно с проявлением компенсационных процессов.

Видовое богатство и плотность сопутствующих видов. Как следует из рис. 4, между видовым богатством и средней плотностью сопутствующих видов на участках сообществ наблюдается отрицательная, но очень слабая зависимость ($n = 96$, $r = -0.238$, $R^2 = 0.057$, $p < 0.05$). При исключении влияния на плотность сопутствующих видов факторов N (общее число стволов на участке) и K_1 (уровень доминирования), относительный

вклад видового богатства в варьирование значений этой характеристики увеличивается, но все же остается относительно невысоким – 18% ($d^2 = 0.175$). Как следует из табл. 4, меры близости свидетельствуют о лучшем, в среднем, соответствии фактических данных первому сценарию. Однако из рис. 4 видно, что на некоторых участках сообществ средняя плотность особей сопутствующих видов все же имеет относительно высокие значения, лучше соответствующие второму или третьему сценариям, что позволяет сделать вывод о проявлении в них ЭКП. Большинство (семь) таких участков было описано нами в субальпийских и верхнегорных лесах (с $N_m = 26$ –59 особей), два – в лесах с *Castanea sativa* на южном макросклоне Западного Кавказа (38 и 41 особь). В среднем для сообществ наиболее высокая плот-

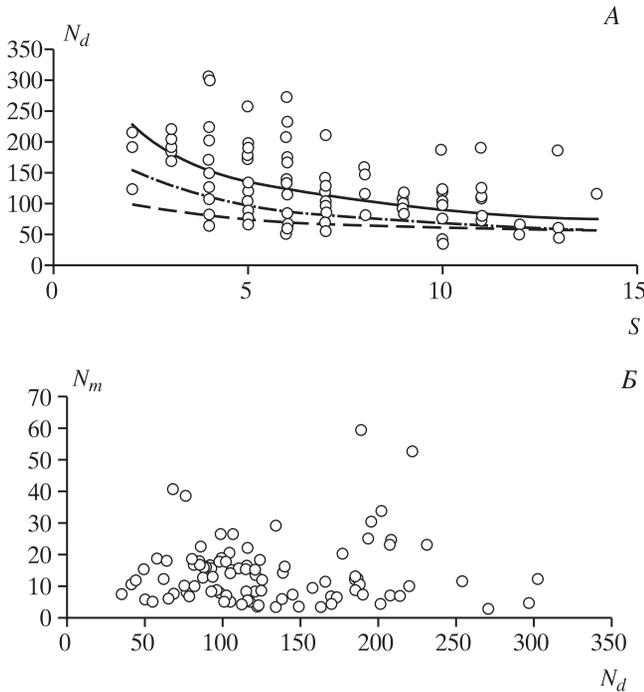


Рис. 3. Соотношение между видовым богатством сообществ (S), плотностью особей доминирующих видов (N_d) и средней плотностью особей сопутствующих видов (N_m) в фактических и модельных сообществах. Линии отражают результаты численных экспериментов. Сплошная – соответствует первому сценарию, пунктирная – второму.

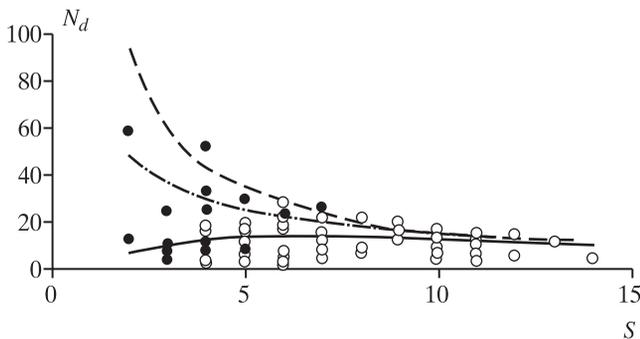


Рис. 4. Соотношение между видовым богатством сообществ (S) и средней плотностью особей сопутствующих видов (N_m). Черные кружки – участки верхнегорных и субальпийских сообществ деревьев, белые – остальных сообществ. Линии отражают результаты численных экспериментов. Сплошная – соответствует первому сценарию, пунктирная – второму, пунктирная с точкой – третьему.

ность сопутствующих видов была выявлена в тех же лесах, а также на участках с доминированием (содоминированием) *Quercus robur* и *Carpinus betulus* (табл. 1).

Размер видового пула и константность видов. Как следует из табл. 4, соотношение между размером пула и константностью видов в сообществах различных типов (группах описаний)

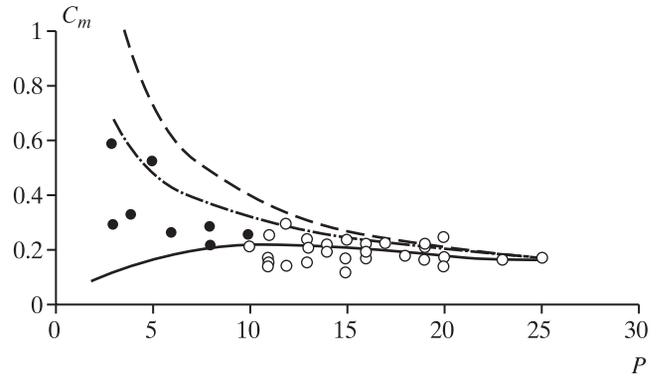


Рис. 5. Соотношение между размером видового пула (P) и средней константностью сопутствующих видов (C_m). Черные кружки – участки верхнегорных и субальпийских сообществ деревьев, белые – остальных сообществ. Линии отражают результаты численных экспериментов. Сплошная – соответствует первому сценарию, пунктирная – второму, пунктирная с точкой – третьему.

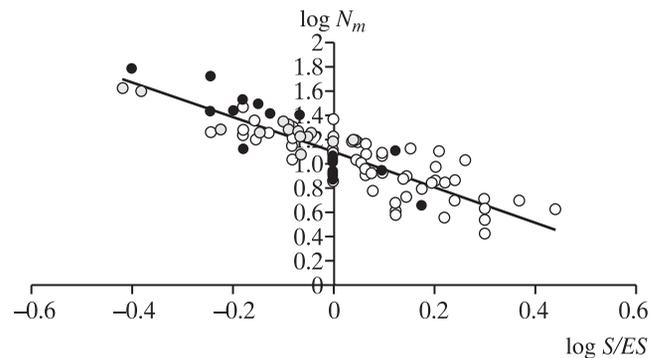


Рис. 6. Соотношение между степенью видовой полноценности участков ($\log S/ES$) и средней плотностью на них сопутствующих видов деревьев ($\log N_m$). Черные кружки – верхнегорные и субальпийские сообщества деревьев, серые – сообщества с доминированием или участием *Quercus robur* и *Castanea sativa*, белые – остальные сообщества.

в среднем лучше соответствуют первому сценарию. Однако между значениями этих параметров наблюдается статистически значимая отрицательная зависимость ($n = 37$, $r = -0.608$, $R^2 = 0.369$, $p < 0.001$) (рис. 5), т.е. сообщества с малым видовым пулом характеризуются повышенной средней константностью сопутствующих видов деревьев. Особенно это видно, если в качестве эталона рассматривать кривую, соответствующую первому сценарию. Причем все эти сообщества относятся к верхнегорным и субальпийским лесам (значения C_m варьируют в пределах от 0.26 до 0.58). При их исключении из выборки значение коэффициента корреляции снижается до статистически незначимого уровня ($n = 32$, $r = -0.156$, $R^2 = 0.024$). Среди многовидовых сообществ относительно

низкие значения средней константности видов были зафиксированы в группах описаний, выполненных в среднегорных буковых и буково-пихтовых лесах, а также в нижнегорных пойменных и прирусловых лесах (с доминированием или значительным участием в древостое *Alnus glutinosa* и *A. incana*, *Vixus colchica*); относительно высокие – в большинстве ценозов нижней части гор и в первую очередь в лесах с доминированием или значительным участием *Quercus robur* и *Castanea sativa* (табл. 2).

ЭКП и региональные факторы. Таким образом, независимо от пространственного масштаба, ЭКП проявляется с одной стороны в сообществах экстремальных местообитаний (верхнегорные и субальпийские леса), а с другой – в лесах с доминированием или участием *Quercus robur* и *Castanea sativa*, распространенных в наиболее благоприятных (относительно теплых и влажных) лесорастительных условиях Западного Кавказа. Но если это так, то какова причина данного явления и что общего в этих сообществах? Ответ становится понятным из рис. 6. На нем показана зависимость средней плотности сопутствующих видов деревьев (N_m) от соотношения между фактическим видовым богатством на участках ценозов и ожидаемыми значениями этого параметра (S/ES), рассчитанными на основе модели Мотомуры, т.е. в соответствии с первым сценарием. Из него следует, что: 1) между логарифмами значений S/ES и N_m имеется статистически значимая отрицательная зависимость ($n = 96$, $r = -0.853$, $R^2 = 0.728$, $p < 0.001$); 2) высокая плотность особей сопутствующих видов характерна для участков ценозов, где фактическое видовое богатство ниже ожидаемого ($S/ES < 1$); 3) большинство таких участков относится к сообществам субальпийских, верхнегорных и некоторых типов низкогорных лесов.

Если предположить, что ожидаемое число видов хорошо соответствует условиям (емкости) среды, то участки сообществ с видовым богатством ниже ожидаемого можно считать недонасыщенными видами (неполночленными, по: Раменский, 1971; Работнов, 1983). По общему мнению, причиной этого феномена являются в основном региональные процессы: изоляция и площадь местообитаний, географическое размещение миграционных барьеров и коридоров, скорость и продолжительность видообразования, уникальные события истории (Раменский, 1971; Preston, 1962; MacArthur, Wilson, 1963; Ricklefs, 1987; Qian, Ricklefs, 2004, и др.). В частности, неполночленность древесного яруса верхнегорных и субальпийских лесов

может быть связана с их небольшой площадью (распространены в относительно узком интервале высот), определенной изолированностью из-за специфичности видового состава и, наконец, эволюционной молодостью (Акатов и др., 2005). Эти сообщества состоят из немногих бореальных и кавказских видов, большинство из которых (*Betula litwinowii* Doluch. близкая к *B. pubescens* Ehrh., *Acer trautvetteri* Medw., *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L.), как считается, появились на Кавказе только в начале плейстоцена, возможно – в конце плиоцена (Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Клеопов, 1990). Исторические процессы, скорее всего, оказали негативное влияние и на низкогорные леса Кавказа. Считается, что в плейстоцене из-за периодического похолодания и иссушения климата они потеряли значительное число видов деревьев (Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980). В отличие, например, от среднегорных буковых и буково-пихтовых лесов, которые, по общему признанию, пострадали в этот период в меньшей степени (Колаковский, 1974; Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Бебия, 2002). Как следует из табл. 1 и 2, последние характеризуются относительно низкими значениями средней плотности и константности сопутствующих видов деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, результаты численных экспериментов и анализа фактического материала позволяют сделать некоторые выводы относительно причин и характера проявления ЭКП в сообществах деревьев.

1. Высокая численность доминантов в мало-видовых ценозах может быть результатом как проявления ЭКП, так и других процессов, например, усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими. При этом в первом случае следует ожидать положительной корреляции между участием доминирующих видов и средним участием остальных (сопутствующих) видов, во втором – ее отсутствия. В описанных нами сообществах деревьев связь между числом видов и численностью доминантов на участках, скорее всего, не связана с компенсационными процессами.

2. В качестве индикатора наличия ЭКП в сообществах может служить отрицательная зависимость между видовым богатством ценозов и средней плотностью (константностью) сопутствующих видов, однако отсутствие такой связи

не обязательно свидетельствует об отсутствии данного эффекта в маловидовых ценозах.

3. Маловидовые сообщества могут характеризоваться как высокой, так и низкой средней плотностью сопутствующих видов растений. Таким образом, наши результаты не подтверждают точку зрения, что компенсационные процессы являются обязательным следствием низкого видового богатства сообществ и что экстремальность среды сама по себе может быть причиной их проявления.

4. В сообществах деревьев Западного Кавказа средняя плотность сопутствующих видов в значительной степени зависит от соотношения между реальным числом видов на участках и ожидаемым, рассчитанным на основе модели Мотомуры (S/ES). В частности, наибольшее число участков, характеризующихся значениями S/ES менее единицы и, как следствие, повышенной плотностью их популяций, было выявлено в верхнегорных и субальпийских сообществах деревьев, сформированных на экстремальных для лесной растительности местообитаниях, а также в ценозах с доминированием или участием *Quercus robur* и *Castanea sativa*, распространенных, напротив, в благоприятных (теплых и влажных) условиях. При этом все эти сообщества считаются обедненными видами в результате исторических процессов.

Таким образом, можно предположить, что для ЭКП важно не столько абсолютное число видов в сообществах, сколько соотношение между их видовой емкостью, которая определяется условиями среды и реальным числом видов, которое может не соответствовать емкости из-за влияния региональных процессов (например, истории формирования ценозов, изоляции и др.). Поэтому ЭКП может проявляться не только в мало-, но и во многовидовых ценозах.

Автор благодарен В.Г. Онипченко за ценные замечания по работе. В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00204).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., 2012а. Число и встречаемость видов растений на участках природных и синантропных фитоценозов субальпийского пояса Западного Кавказа // Живые и биосферные системы. 2012. № 2. URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-1/article-6>.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е., 2012б. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием иноземных видов // Экология. № 4. С. 276–283.

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.

Бибия С.М., 2002. Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во Московского гос. ун-та леса. 270 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 1. М.: Мир. 667 с.

Василевич В.И., 1991. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.

Галушко А.И., 1976. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 5–130.

Гиляров А.М., 2010. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 5. С. 386–401.

Гребенчиков О.С., Белоновская Е.А., Коротков К.О., 1990. Темнохвойные леса Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М.: Наука. С. 40–63.

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., 1980. Колхидский подлесок. Тбилиси: Мецниереба. 262 с.

Елисеева И.И., Юзбашев М.М., 1996. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика. 368 с.

Клеопов Ю.Д., 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 352 с.

Коваль И.П., Полежай П.М., Лигачев И.Н., Алентьев Н.П., 1980. Дубовые леса // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д: Изд-во РГУ. С. 49–102.

Колаковский А.А., 1974. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбил. ин-та леса. Т. 21. Тбилиси: Мецниереба. С. 98–115.

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. Москва; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT Pб1. С. 412–429.

Лакин Г.Ф., 1980. Биометрия. М.: Высш. шк. 293 с.

- Левич А.П., 2007. Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ // Общая и прикладная ценология. № 5. С. 14–19.
- 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.
- 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., Макарова О.Л., Головач С.И. Москва; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT Pbl. С. 429–487.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 1984 с.
- Половикова О.Н., Фокина В.В., 2010. Использование евклидова и манхэттенского расстояний в качестве меры близости для решения задачи классификации // Изв. Алтайского гос. ун-та: управление, выч. техника и информатика. Т. 65. №1. С. 101–102.
- Пузаченко Ю.Г., 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. Учебное пособие для вузов. М.: Изд. центр “Академия”. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г., 2006. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. В 2-х томах. Т. 2. М.: Науч. мир. С. 306–377.
- Работнов Т.А., 1983. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 296 с.
- Раменский Л.Г., 1971. Избранные работы. Л.: Наука. 334 с.
- Ратиани Н.К., 1979. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба. 236 с.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Французов А.А., 2006. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lypsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach в бассейне реки Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. № 9. С. 76–85.
- Чернов Ю.И., 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Able K.P., Noon B.R., 1976. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States // Oecologia (Berl.). V. 26. P. 275–294.
- Akatov V., Chefranov S., Akatova T., 2005. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecology. V. 181. № 1. P. 9–22.
- 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.
- 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.
- Crowell K.L., 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ecology. V. 43. P. 75–88.
- Dulvy N.K., Metcalfe J.D., Glanville J., Pawson M.G., Reynolds J.D., 2002. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates // Conserv. Biol. V. 14. P. 283–293.
- Dzwonko Z., Loster S., 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills // Oikos. V. 56. P. 77–86.
- 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.
- 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.
- Kaspari M., Yuan M., Lecanne A., 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // Am. Nat. V. 161. № 3. P. 459–477.
- Kolasa J., 1989. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // Ecology. V. 70. P. 235–241.
- Kolasa J., Biesiadka E., 1984. Diversity concept in ecology // Acta Biotheoretica. V. 33. P. 145–162.
- Kwiatkowska A.J., 1994. Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand // Ann. Bot. Fenn. V. 31. № 3. P. 169–178.
- 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: Univ. Chicago 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. 2(3):art29. doi:10.1890/ES10-00200.1

- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. V. 17. № 4. P. 373–387.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R.*, 1972. Density compensation in island faunas // *Ecology*. V. 53. P. 330–342.
- Oberdorff T., Hugueny B., Compin A., Belkessam D.*, 1998. Non-interactive fish communities in the coastal streams of north-western France // *J. Animal Ecology*. V. 67. P. 472–484.
- Panchal N.S., Pandey A.N.*, 2004. Analysis of vegetation of Rampara forest in Saurashtra region of Gujarat state of India // *Tropical Ecology*. V. 45. № 2. P. 223–231.
- Preston F.W.*, 1962. The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. V. 13. P. 185–215, 410–432.
- Qian H., Ricklefs R.E.*, 2004. Taxon richness and climate in Angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *Am. Nat.* V. 163. № 5. P. 773–779.
- Ricklefs R.E.*, 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. V. 235. P. 167–171.
- Sara M., Morand S.*, 2002. Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands // *Divers. Distrib.* V. 8. P. 1–9.
- Taylor C.M.*, 1996. Abundance and distribution within a guild of benthic stream fishes: local processes and regional patterns // *Freshwater Biology*. V. 36. P. 385–396.
- Tonn W.M.*, 1985. Density compensation in umbra-perca fish assemblages of Northern Wisconsin lakes // *Ecology*. V. 66. P. 415–429.
- Wright S.J.*, 1980. Density compensation in island avifaunas // *Oecologia*. V. 45. P. 385–389.
- Zacharias D., Brandes D.*, 1990. Species-area relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany // *Vegetatio*. V. 88. P. 21–29.

Density compensation effect in arboreal communities of the West Caucasus

V. V. Akatov, S. G. Chefranov

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

Density compensation effect (DCE) is qualified as increase of some species abundance after dropping of other species out of a community, as a consequence of unutilized resources appearance and interspecies competition abatement. DCE was first noticed about 50 years ago but till now the questions on causes of its origin, its scale and intensity remain open due to the lack of field data as well as methodological problems. In the article, these questions have been tested using arboreous tier of the West Caucasus forest phytocenoses as a case study. An analysis of actual data is conducted by means of numerical experiments. Three scenarios have been modeled: in the first one there has been assumed no manifestations of compensatory processes; in the second, after dropping some species out of community, all the other species rose in abundance; in the third, DCE was manifested through abundance increase of dominant species only. Model predictions on the analyzed parameters relationships have been checked against actual measurements. The results obtained suggest that for the DCE to occur, the absolute number of species in a community is not so much important as the ratio between their specific capacities, which is determined by environmental conditions, and the actual number of species, which may not match the capacity due to interference of regional processes (e.g., the history of cenoses formation, isolation, etc.). Thus, DCE does not appear to be an invariable consequence of environmental extremity and may occur in cenoses consisted of both many and few species.