

УДК 581.524:504.61

## ЕСТЬ ЛИ ЭФФЕКТ КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ АНТРОПОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ?

© 2013 г. В. В. Акатов\*, Т. В. Акатова\*\*, Т. Г. Ескина\*\*, Н. М. Сазонец\*, С. Г. Чефранов\*

\* *Майкопский государственный технологический университет*  
385000 Майкоп, ул. Первомайская, 191  
e-mail: akatovmgti@mail.ru

\*\* *Кавказский государственный природный биосферный заповедник*  
385000 Майкоп, ул. Советская, 187

Поступила в редакцию 22.11.2012 г.

Оценено распространение эффекта компенсации плотностью (ЭКП) на участках синантропных сообществ Западного Кавказа. Плотность доминирующих видов растений оценивали через проективное покрытие, сопутствующих видов – через встречаемость на площадках размером 0.5 м<sup>2</sup> в пределах 15 (16) м<sup>2</sup>. В качестве эталона использовали сообщества природных и полуприродных местообитаний. Анализ фактического материала проведен с использованием метода численных экспериментов. Результаты показали, что преобразование природных местообитаний в антропогенные привело к снижению видового богатства сообществ, однако не вызвало широкого распространения ЭКП. Кроме того, сделано предположение, что относительно высокие значения средней встречаемости видов на некоторых участках маловидовых синантропных сообществ обусловлены, скорее, случайными, чем компенсационными, процессами.

*Ключевые слова:* эффект компенсации плотностью, растительные сообщества, встречаемость видов, проективное покрытие, численные эксперименты, Западный Кавказ.

DOI: 10.7868/S0367059713060024

Под эффектом компенсации плотностью (ЭКП) понимают увеличение плотности (биомассы, встречаемости) одних видов в результате появления свободных ресурсов и ослабления межвидовой конкуренции после выпадения из сообществ или существенного снижения численности других (MacArthur et al., 1972). Первоначально ЭКП связывали преимущественно с островными (изолированными) биотомами (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972). Впоследствии в качестве его причин называли также низкую скорость видообразования, эволюционную молодость сообществ, их нарушения, экстремальность условий среды (Hawkins et al., 2000; Dulvy et al., 2002; Акатов и др., 2005; Чернов, 2005; Longino, Colwell, 2011). Высказывается предположение о том, что антропогенная трансформация природных экосистем, в том числе их загрязнение, фрагментация и изменение чужеродными организмами, а также избирательное изъятие видов и др., может привести к широкому распространению компенсационных процессов, которые в свою очередь могут сыграть важную роль в стабилизации функциональных параметров экосистем (см. обзоры: Морозов, 2009; Gonzalez, Loreau, 2009). При этом

данные о масштабе проявления ЭКП в нарушенных сообществах, и особенно в растительных, очень ограничены, что обусловлено как недостаточностью полевых данных, так и методическими проблемами. Казалось бы, для выявления ЭКП в сообществах можно использовать простой косвенный метод – анализ связи между плотностью (встречаемостью) видов и видовым богатством сообществ (Taylor, 1996; Oberdorff et al., 1998; Longino, Colwell, 2011). Однако по целому ряду причин такую связь необходимо интерпретировать осторожно. В частности, не понятно, 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 обычно характеризуются более высоким уровнем доминирования, чем многовидовые (Василевич, 1991; Чернов, 2005; Akatov, Perevozov, 2011), но не ясно, является ли данный феномен следствием проявления ЭКП или других процессов, например усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения объема ресурсов и стрессовых ситуаций.

Цель настоящей работы — анализ данной проблемы на примере синантропных, а также (в качестве эталонных) природных и полуприродных растительных сообществ Западного Кавказа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*Объекты исследований* — сомкнутые травяные сообщества антропогенных и природных (полуприродных) местообитаний различных высотных поясов Западного Кавказа. Фактический материал по синантропным сообществам был собран в пределах и окрестностях городов Майкоп (200–250 м над ур. м.), Усть-Лабинск (60 м), Краснодар (40 м) и Тамань (17–20 м); в окрестностях поселков, расположенных в бассейне р. Белой в интервале высот 190–720 м; в высокогорной части Лагонакского нагорья (1640–2000 м над ур. м., бассейн р. Белой) и на хр. Абишира-Ахуба (2400–2600 м, бассейн р. Большой Зеленчук). В субальпийском поясе Лагонакского нагорья и хр. Абишира-Ахуба были описаны фитоценозы, испытавшие значительное воздействие домашнего скота, а также сформированные на месте его стоянок и загонов; в городах — участки пустырей, старых газонов и обочин дорог; в окрестностях городов и поселков — участки фитоценозов, сильно нарушенные в результате воздействия скота и выпасывания рекреантами, сообщества пустырей, обочин грунтовых дорог, залежей с доминированием адвентивных видов растений.

Фактический материал по природным и малонарушенным (эталонным) сообществам был собран на хребтах и горных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, а также на Таманском полуострове (от предгорного до субальпийского пояса включительно). В субальпийском поясе были описаны фитоценозы мезофитных и гигрофитных лугов (асс. *Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002, по: Onipchenko, 2002; *Cirsio-Nardetum strictae* Akatov 1989, по: Akatov, 1989), долгоснежных местообитаний (*Hedysaro caucasicae-Geranium gymnocauli* Rabotnova 1987, по: Onipchenko, 2002), болот (*Primulo auriculatae-Caricetum rostratae* Akatov 1989, *Primulo auriculatae-Caricetum dacicae* Akatov 1989, по: Akatov, 1989), рододендрона кавказского (асс. *Lerchenfeldi-Rhododendretum caucasici* Onipchenko et Sennov 2002, по: Onipchenko, 2002). В средне- и нижнегорном поясах бассейнов рек Белая, Большая Лаба и Уруп — сообщества полей и обширных обезлесенных участков (лугов, в том числе остепненных и заболоченных), а также водоемов (воздушно-водных растений; синтаксономия этих сообществ для региона не разработана); на Таманском полуострове — сообщества суккулентных галофитов на солончаках, расположенных по берегам соле-

ных водоемов, а также на их высохших днищах (большинство из них относятся к асс. *Salicornietum prostratae* Соó 1964 ex Vicherek 1973, по: Гречушкина и др., 2010). Описания природных (полуприродных) субальпийских фитоценозов были выполнены в пределах Кавказского природного биосферного заповедника, сообществ ниже расположенных поясов — за его пределами, однако они не имели явных признаков значительного антропогенного воздействия. Общая характеристика исследованных сообществ приведена в табл. 1 и 2.

*Методы сбора фактического материала.* Описания выполняли на площадках размером 15 м<sup>2</sup>, в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0.5 м<sup>2</sup>. На большей и меньших площадках отмечали виды растений, глазомерно оценивали общее проективное покрытие травостоя (в долях, округляя до 0.05, 0.10, 0.15, 0.20 и так далее) и проективное покрытие конкретных видов с использованием балльной шкалы (1 балл — покрытие 1 — 25%, 2 — 26–50%, 3 — 51–75%, 4 — 76–100%). На основе выполненных описаний были определены значения следующих показателей: *N* — число видов растений на площадках 15 м<sup>2</sup>; *F* — средняя встречаемость сопутствующих видов на площадках 0.5 м<sup>2</sup> в пределах площадок 15 м<sup>2</sup> (в долях); *Cov* — проективное покрытие доминирующих видов растений в баллах на площадках 15 м<sup>2</sup>. Для 9 нарушенных и 22 эталонных фитоценозов субальпийских лугов показатели *N*, *F* и *Cov* были рассчитаны как средние для 25 площадок по 16 м<sup>2</sup>, равномерно заложенных в пределах однородных участков этих сообществ площадью до 0.5 га. Значения параметров *N*, *F* и *Cov* для описанных нарушенных и эталонных сообществ различных типов приведены табл. 1 и 2.

*Методы анализа фактического материала.* Для решения поставленной задачи мы сопоставили результаты анализа соотношения между *N*, *F* и *Cov*, полученные для синантропных сообществ, сообществ природных и полуприродных местообитаний и модельных сообществ.

Характер соотношения между *N*, *F* и *Cov* в модельных сообществах определяли методом численных экспериментов, общая схема которых была разработана авторами ранее для решения сходной задачи (Akatov et al., 2005). В соответствии с этим подходом были смоделированы четыре вероятных сценария изменения значений данных параметров в сомкнутых сообществах с разной интенсивностью конкуренции между видами. Три из них (первый — третий) имеют отношение к растительным сообществам с интенсивными конкурентными взаимодействиями, четвертый — со слабыми взаимодействиями. В соответствии с полимодельной концепцией организации растительных сообществ Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998) последние относятся либо к абиотиче-

Таблица 1. Характеристика растительных сообществ антропогенных местообитаний

Сообщества; высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды*	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>Cov</i>
Пустыри в населенных пунктах и их окрестностях; 20–280 м (23)	<i>Botriochloa ischaetum</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Centaurea micrantha</i>	20.5 (7–31)	0.37 (0.16–0.59)	2.6 (1–4)
Старые газоны; 250–260 м (22)	<i>Poa pratensis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Acalypha australis</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Oxalis stricta</i> , <i>Plantago lanceolata</i>	15.0 (9–23)	0.38 (0.23–0.61)	2.2 (1–4)
Залежи с доминированием адвентивных видов; 50–360 м (44)	<i>Phalacrolooma septentrionale</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Asclepias syriaca</i> , <i>Helianthus tuberosus</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Elytrigia repens</i>	26.9 (14–41)	0.39 (0.20–0.59)	2.0 (1–4)
Испытывающие вытаптывание и воздействие автотранспорта; 40–500 м (16)	<i>Polygonum arenastrum</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>P. major</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Chenopodium album</i>	13.6 (5–30)	0.36 (0.16–0.66)	3.3 (1–4)
Луга, подверженные интенсивному выпасу; 200–720 м (9)	<i>Trifolium repens</i> , <i>T. pratense</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Medicago lupulina</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Centaurea micrantha</i> , <i>Potentilla argentea</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Ajuga reptans</i>	27.2 (21–41)	0.46 (0.33–0.57)	2.0 (1–4)
Луга, подверженные интенсивному выпасу; 1670–2600 м (12)	<i>Bromopsis variegata</i> , <i>Agrostis planifolia</i> , <i>F. ovina</i> , <i>Carex pallescens</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Trifolium ambiguum</i> , <i>T. pratense</i> , <i>Alchemilla persica</i> , <i>Ranunculus caucasicus</i>	29.0 (10–41)	0.50 (0.43–0.61)	1.8 (1–3)
Стойбища и места прогона скота; 1700–2000 м (11)	<i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Rumex alpinus</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Agrostis planifolia</i> , <i>Alchemilla persica</i> , <i>Ranunculus caucasicus</i> , <i>Chaerophyllum roseum</i> , <i>Veronica persica</i>	13.7 (6–28)	0.40 (0.27–0.53)	3.5 (2–4)

\* Названия видов приводятся по: Зернов, 2006.

ской *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.

В основу первого и второго сценариев был заложен механизм, предполагающий наличие компенсационных процессов (ЭКП): 1) изменения *N*, *F* и *Cov* вызваны увеличением степени изолированности сообществ или другими факторами, воздействие которых не ведет к снижению объема доступных ресурсов; 2) под влиянием этих факторов виды с низкой встречаемостью имеют более высокую вероятность исчезновения из сообществ, чем обычные виды (в литературе имеется много свидетельств в поддержку этого предположения: Dzwonko, Loster, 1989; Zacharias, Brandes, 1990; Kwiatkowska, 1994; и др.); 3) виды конкурируют друг с другом за ресурсы и пространство, и поэтому исчезновение сначала редких, а затем и обычных видов из сообществ должно сопровождаться увеличением встречаемости оставшихся

(ЭКП), за исключением видов со встречаемостью 100%. При этом мы рассматривали два возможных варианта реакции оставшихся видов. В соответствии с первым из них исчезновение видов из сообществ сопровождается равномерным увеличением встречаемости всех оставшихся (первый сценарий). Согласно второму (второй сценарий), освобождающиеся ресурсы и пространство перехватываются только видами первого ранга (доминантами), встречаемость которых при этом не меняется, поскольку до начала изменений она составляла 100%; при этом встречаемость сопутствующих видов также не изменяется.

В основу третьего сценария был заложен механизм, не предполагающий наличие компенсационных процессов: 1) изменения *N*, *F* и *Cov* вызваны снижением качества среды, например сокращением количества ресурсов, вегетационного периода, увеличением частоты нарушений и т.д.; 2) по мере ухудшения условий среды и сокращения количества ресурсов конкуренция между видами становится более интенсивной, в результате

**Таблица 2.** Характеристика эталонных (естественных и умеренно нарушенных) растительных сообществ

Сообщества, высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды*	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>Cov</i>
Луга на местообитаниях с разным режимом увлажнения; 9–1050 м (31)	<i>Botriochloa ischaemum</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>A. tenuis</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Brachypodium rupestre</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Chrysopogon gryllus</i> , <i>Geranium sanguineum</i> , <i>Carex pallescens</i> , <i>Carex acutiformis</i> , <i>Filipendula vulgaris</i> , <i>Trifolium pratense</i>	32.6 (13–55)	0.41 (0.28–0.52)	2.4 (1–4)
Луга на местообитаниях с разным режимом увлажнения; 1700–2450 м (24)	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca woronowii</i> , <i>Bromopsis variegata</i> , <i>Poa longifolia</i> , <i>Brachypodium rupestre</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Aconitum nautum</i> , <i>Anemone fasciculata</i> , <i>Ranunculus caucasicus</i> , <i>Carex transcaucasica</i>	36.2 (12–51)	0.46 (0.33–0.56)	1.8 (1–3)
Долгоснежные местообитания субальпийского пояса; 1920–2100 м (7)	<i>Geranium gymnocaulon</i> , <i>Phleum alpinum</i> , <i>Chaerophyllum rubellum</i> , <i>Inula grandiflora</i> , <i>Rumex acetosella</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>	19.9 (12–32)	0.41 (0.27–0.49)	2.9 (2–4)
С доминированием <i>Rhododendron caucasicum</i> ; 1940–2340 м (7)	<i>Rhododendron caucasicum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> , <i>Polygonum carneum</i> , <i>Alchemilla retinervis</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	6.4 (3–9)	0.27 (0.17–0.48)	4 (4–4)
Мелководные и прибрежно-водные местообитания; 235–270 м (6)	<i>Typha angustifolia</i> , <i>T. latifolia</i> , <i>Sparganium erectum</i> , <i>Utricularia vulgaris</i> , <i>Mentha aquatica</i> , <i>Potamogeton pusillus</i> , <i>Carex acutiformis</i> , <i>Eleocharis intersita</i>	5.8 (5–9)	0.42 (0.38–0.48)	3.7 (3–4)
Субальпийские болота; 1800–2150 м (8)	<i>Carex rostrata</i> , <i>Carex transcaucasica</i> , <i>Carum caucasicum</i> , <i>Taraxacum stevenii</i> , <i>Trifolium badium</i> , <i>Primula auriculata</i> , <i>Cardamine seidlitziana</i> , <i>Swertia iberica</i>	6.6 (3–12)	0.60 (0.46–0.75)	2.8 (2–4)
Солончаки; 7–15 м (12)	<i>Salicornia perennans</i> , <i>Suaeda acuminata</i> , <i>Aster tripolium</i> subsp. <i>pannonicum</i> , <i>Bassia hirsuta</i> , <i>Salsola soda</i>	4.6 (3–9)	0.58 (0.25–0.90)	3.8 (2–4)

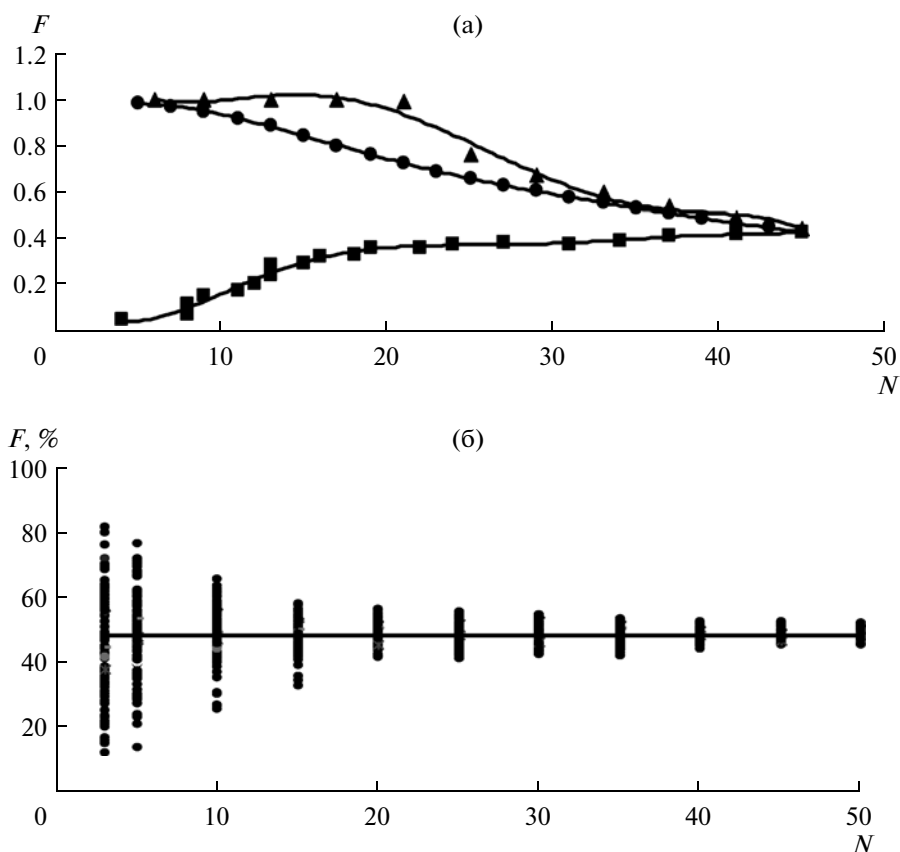
\* Названия видов приводятся по: Зернов, 2006.

усиливаются конкурентные преимущества доминирующих видов, их численность и проективное покрытие увеличиваются, но встречаемость при этом не меняется, поскольку до начала изменений составляла 100%; 3) встречаемость сопутствующих видов под воздействием средовых факторов снижается на равные значения на каждом шаге изменений независимо от размера популяций; в этом случае относительные изменения встречаемости у обычных видов будут меньше, чем у редких, что соответствует представлению о более высокой чувствительности к воздействию факторов среды редких видов, чем широко распространенных (Braun, 1984); 4) когда встречаемость видов достигает нуля, они считаются выпавшими из сообщества, и соответственно видовое богатство ценозов постепенно снижается.

Четвертый сценарий основывается на представлениях о сообществах с низкой интенсивностью биотических взаимодействий: 1) изменение видового богатства сообществ связано не столько с изменением условий среды, сколько с варьиро-

ванием размера их видового пула и временем существования местообитаний; 2) состав сопутствующих видов на участках сообществ является случайной выборкой из видового пула; 3) встречаемость этих видов на участках определяется их биологическими особенностями, а также большим числом преимущественно абиотических факторов и является случайным событием.

При моделировании изменений фитоценозов в соответствии с первым – третьим сценариями в качестве исходного сообщества мы использовали гипотетический ансамбль видов со структурой встречаемости сопутствующих видов растений, соответствующей усредненным данным для трех эталонных сообществ с *N* = 45 видам и *F*, равными 0.36, 0.40 и 0.42 (см. рис. 1). В соответствии с четвертым сценарием встречаемость сопутствующих видов (в %) на участках с разным видовым богатством определяли на основе генератора случайных чисел с равномерным распределением в диапазоне от 0 до 100. Общее число сформированных таким способом ценозов составило 1100



**Рис. 1.** Результаты компьютерного моделирования вероятных сценариев изменений средней встречаемости сопутствующих видов растений ( $F$ ) с изменением видового богатства сообществ ( $N$ ).

а – соотношения между  $F$  и  $N$  в соответствии с первым (черные треугольники), вторым (черные кружки) и третьим (черные квадраты) сценариями; б – в соответствии с четвертым сценарием.

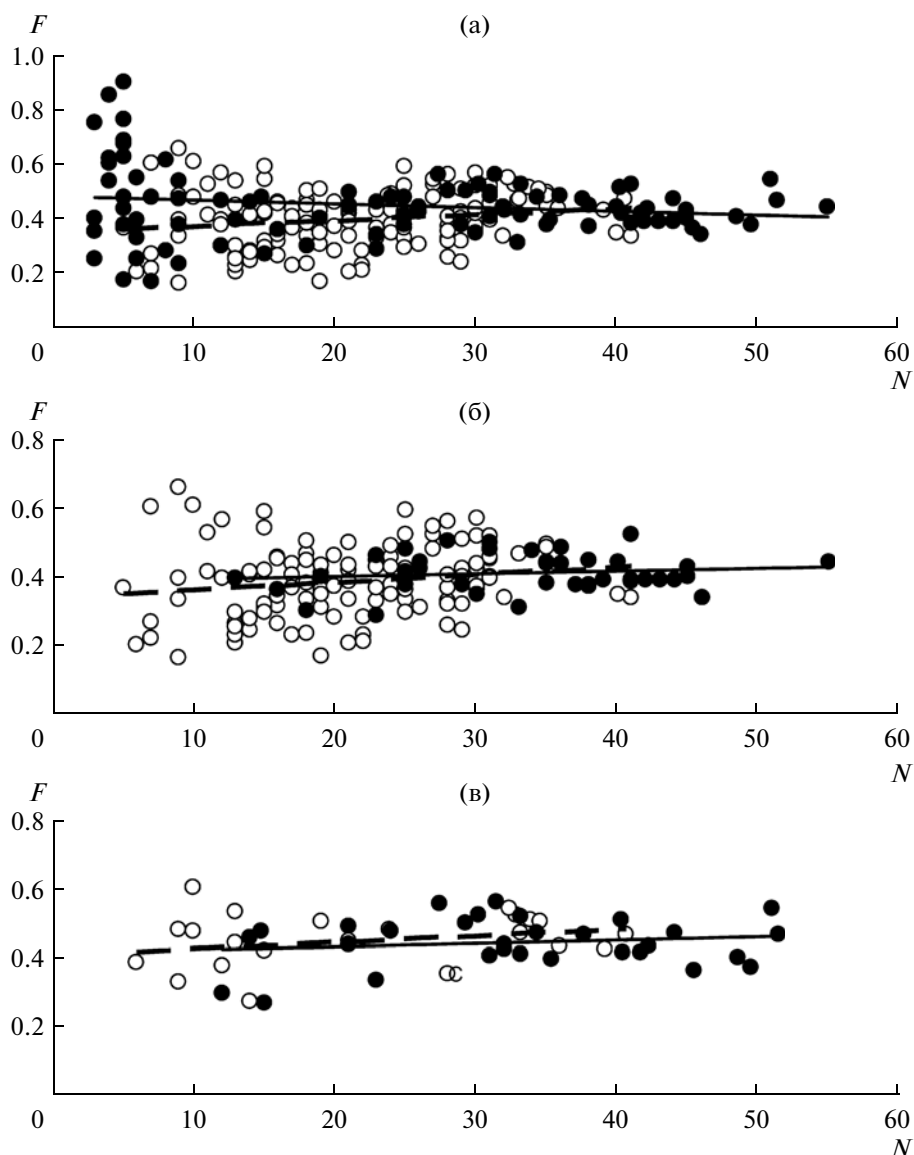
(по 100 для сообществ с числом видов 3, 5, 10, 15, ..., 50). Расчеты проводили с использованием программы Microsoft Excel 2003.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты компьютерного анализа соотношения между видовым богатством сообществ ( $N$ ) и средней встречаемостью сопутствующих видов ( $F$ ) в соответствии с рассматриваемыми сценариями представлены на рис. 1. Кривые были получены путем аппроксимации результатов численных экспериментов полиномиальной (3-й и 6-й степени) (рис. 1а) и линейной (рис. 1б) функциями. Как видно из рисунка, в соответствии с первым и вторым сценариями можно ожидать роста значений  $F$  на градиенте снижения видового богатства сообществ, причем кривая, полученная по первому сценарию, расположена немного выше кривой, соответствующей второму сценарию. В соответствии с третьим сценарием, напротив, следует ожидать существенно более низких значений  $F$  в маловидовых ценозах по сравнению с многовидовыми (рис. 1а). Согласно четвертому сценарию,

по мере снижения  $N$  средние значения  $F$  должны оставаться постоянными, а амплитуда их варьирования расти (рис. 1б). Данный результат подтверждает ранее сделанный вывод о том, что если численность популяций внутри сообществ варьирует независимо, то высокое видовое богатство через статистическое усреднение снижает вариабельность ценологических параметров (Tilman et al., 1998; Stevens et al., 2003).

Рассмотренные сценарии позволяют также предположить рост проективного покрытия доминирующих видов ( $Cov$ ) по мере снижения видового богатства ценозов ( $N$ ). В соответствии с первым сценарием это произойдет в результате захвата доминантами части пространства, ранее занимаемого исчезнувшими видами, со вторым – всего высвобождающегося пространства, с третьим – пространства как исчезнувших, так и снизивших встречаемость оставшихся видов. В соответствии с четвертым сценарием это будет следствием снижения числа видов в видовом пуле сообществ: чем меньше размер видового пула, тем меньше в нем видов, способных достигать высокого обилия, тем выше вероятность, что они



**Рис. 2.** Соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов растений ( $F$ ) и видовым богатством растительных сообществ ( $N$ ) антропогенных и эталонных (природных или полуприродных) местообитаний.

а — на всех участках синантропных и эталонных сообществ; б — на участках синантропных или эталонных сообществ предгорного, низкогорного и среднегорного поясов (эталонные — без учета сообществ водоемов и солончаков); в — на участках синантропных или эталонных сообществ субальпийского пояса (эталонные — без учета сообществ с доминированием *Rhododendron caucasicum* и болот).

Белые кружки, штриховая линия регрессии — синантропные сообщества; черные кружки, пунктирная линия регрессии — эталонные сообщества.

будут иметь высокий уровень доминирования на конкретных участках (Василевич, 1991).

Характер соотношения между фактическими  $F$ ,  $N$  и  $Cov$  приведен на рис. 2 и в табл. 3, средние значения этих показателей для различных типов синантропных и эталонных ценозов — в табл. 1 и 2. На рис. 2а показано соотношение значений этих параметров в целом для синантропных и эталонных сообществ, на рис. 2б и 2в — отдельно для низко-, среднегорного и субальпийского поясов.

Причем в качестве эталонных представлены только типы сообществ, на участках которых наиболее вероятно были сформированы рассматриваемые нами синантропные ценозы (сообщества лугов на местообитаниях с разным режимом увлажнения, в том числе на долгоснежных местообитаниях). Из анализа фактических данных следуют следующие выводы:

1. Среди синантропных сообществ наиболее высокое видовое богатство наблюдается на паст-

**Таблица 3.** Зависимость средней встречаемости сопутствующих видов растений ( $F$ ) и балла проективного покрытия доминирующих видов ( $Cov$ ) от видового богатства сообществ ( $N$ )

Сообщества	Зависимые переменные	$n$	$R^2$	$r$	$P$
Синантропные	$F$	137	0.032	0.178	<0.05
	$F_1$	114	0.029	0.169	<0.1
	$F_2$	23	0.068	0.261	
	$Cov$	137	0.282	-0.531	<0.001
	$Cov_1$	114	0.215	-0.464	<0.001
	$Cov_2$	23	0.652	-0.807	<0.001
Эталонные	$F$	95	0.030	-0.174	<0.1
	$F_1$	31	0.019	0.138	
	$F_2$	31	0.022	0.148	
	$Cov$	95	0.629	-0.793	<0.001
	$Cov_1$	31	0.620	-0.787	<0.001
	$Cov_2$	31	0.450	-0.671	<0.001

Примечание.  $n$  – число площадок;  $R^2$  – коэффициент детерминации,  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона;  $P$  – уровень достоверности;  $F$  и  $Cov$  – средняя встречаемость сопутствующих видов растений и балл проективного покрытия доминантов на всех участках синантропных или эталонных сообществ;  $F_1$  и  $Cov_1$  – на участках синантропных или эталонных сообществ предгорного, нижнегорного и среднегорного поясов (эталонные – без учета сообществ солончаков и водоемов);  $F_2$  и  $Cov_2$  – на участках синантропных или эталонных сообществ субальпийского пояса (эталонные – без учета сообществ с доминированием *Rhododendron caucasicum* и болот).

бищах и залежах, несколько ниже – в сообществах пустырей, далее в порядке снижения – в сообществах старых газонов, на участках, подверженных вытаптыванию, на стойбищах и скотопрогонах (см. табл. 1). Видовое богатство природных и малонарушенных луговых фитоценозов в среднем выше, чем синантропных (см. табл. 2, рис. 2б, в).

2. Между средней встречаемостью сопутствующих видов растений и видовым богатством синантропных сообществ, а также эталонных луговых сообществ наблюдается очень слабая (преимущественно статистически незначимая) положительная, а не отрицательная связь. В целом для сообществ природных и полуприродных местообитаний – очень слабая отрицательная связь (см. рис. 2, табл. 3).

3. В среднем встречаемость сопутствующих видов растений ( $F$ ) на антропогенных местообитаниях не выше, чем на природных и полуприродных местообитаниях (см. рис. 2).

4. Амплитуда варьирования значений  $F$  в мало-видовых синантропных и эталонных сообществах выше, чем во многовидовых (см. рис. 2а).

5. Между баллом проективного покрытия доминирующих видов ( $Cov$ ) и видовым богатством ( $N$ ) как синантропных, так и эталонных сообществ наблюдается значительная и статистически значимая отрицательная зависимость (см. табл. 3).

Таким образом, результаты анализа фактического материала свидетельствуют о том, что пре-

образование природных или полуприродных местообитаний Западно-Кавказского региона в антропогенные привело к снижению видового богатства растительных сообществ, но не вызвало широкого распространения ЭКП, по крайней мере на небольших их участках (на локальном уровне). Однако, как показывает сопоставление фактических и ожидаемых (в соответствии с результатами численных экспериментов: см. рис. 1, 2) значений  $F$ , ответить на вопрос о наличии ЭКП в некоторых синантропных, полуприродных и природных сообществах можно лишь предположительно. Это связано с двумя обстоятельствами: 1) отсутствием ясных представлений о механизмах организации изученных растительных сообществ, в частности о роли межвидовых взаимодействий в определении их видового богатства; 2) численные эксперименты показали, что первый–третий (совместно) и четвертый сценарии предсказывают близкий характер соотношения между значениями параметров  $F$ ,  $N$  и  $Cov$ .

Так, предсказания, сделанные на основе четвертого сценария, в целом хорошо согласуются с закономерностями, выявленными в результате анализа фактического материала (выводы 2, 4 и 5). При этом с данной позиции относительно высокие значения  $F$  у ряда мало-видовых сообществ как антропогенных, так и природных (полуприродных) местообитаний следует рассматривать не как проявление ЭКП, а как результат случайных процессов, определяющих высокую амплитуду

варьирования значений этих показателей на участках ценозов с небольшим числом видов. Однако возможный механизм роста проективного покрытия доминантов по мере снижения видового богатства сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий, а именно сокращение числа видов, способных достигать высокого обилия (Василевич, 1991), можно рассматривать как форму компенсационных процессов.

Выявленные эмпирические закономерности можно объяснить и на основе первых трех сценариев, если кривые первого и третьего из них рассматривать как пределы континуума между ролью процессов, ведущих (первый сценарий) и не ведущих (третий) к проявлению ЭКП. В этом случае положение площадок относительно кривых 1 и 3 должно определяться степенью проявления ЭКП, а отсутствие отрицательной зависимости между  $F$  и  $N$  не является свидетельством отсутствия данного эффекта в маловидовых ценозах. В соответствии с данными сценариями высокое проективное покрытие доминирующих видов в маловидовых ценозах может быть результатом либо компенсационных процессов, либо усиления их конкурентных преимуществ в экстремальных условиях среды. В первом случае высокие значения  $Сов$  должны сочетаться с относительно высокими значениями  $F$ , во втором — с относительно низкими.

В качестве критерия степени соответствия фактических данных одновременно первому—третьему или только четвертому сценариям, по-видимому, может служить характер варьирования  $F$  в маловидовых ценозах определенных типов. В случае правомерности четвертого сценария значения  $F$  должны варьировать случайно и независимо от типа сообщества. Соответственно маловидовые ценозы различных типов должны характеризоваться примерно равными средними значениями этого показателя, а ценозы с высокими и низкими его величинами должны относиться к различным типам. Если же значения  $F$  определяются не случайными процессами, а степенью проявления ЭКП в разных сообществах (первый—третий сценарий), то, вероятно, сообщества как с относительно высокими, так и относительно низкими значениями  $F$  должны обладать некоторыми общими свойствами, а значит, относиться к определенным типам. Соответственно маловидовые ценозы различных типов должны характеризоваться существенно разными средними значениями этого показателя.

Как следует из табл. 2 и рис. 3, фактические данные по сообществам природных и полуприродных местообитаний лучше соответствуют первому—третьему сценариям. Видно, что маловидовые эталонные ценозы различных типов характеризуются высокими значениями  $Сов$  и существенно

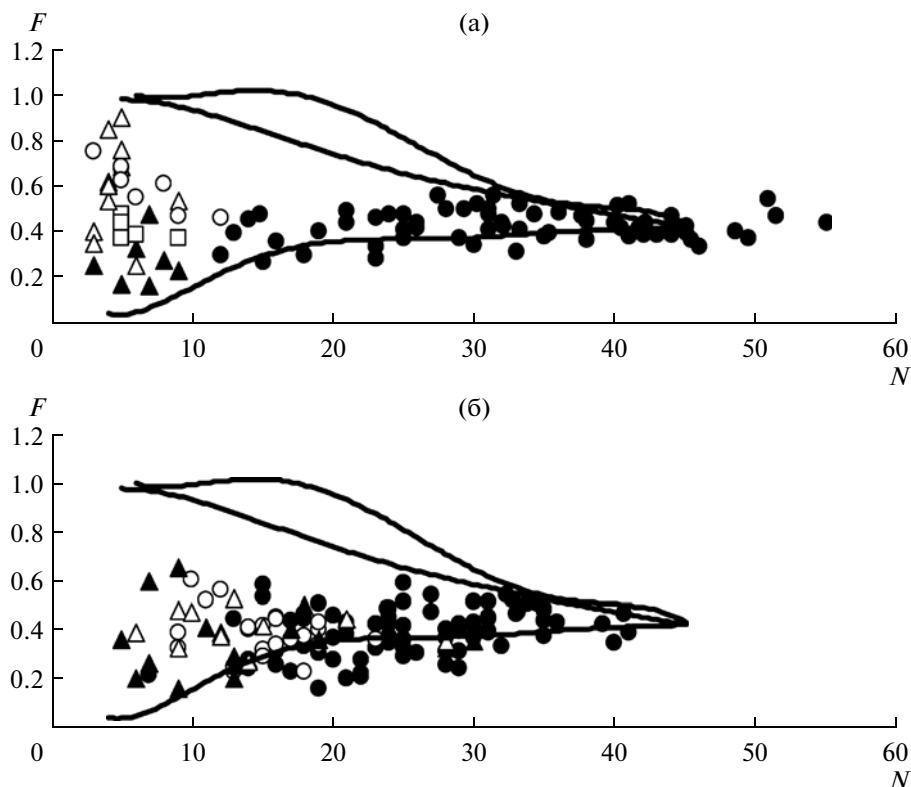
разными средними (0.27–0.60), минимальными (0.17–0.46) и максимальными (0.48–0.90) значениями  $F$ . В частности, наиболее низкие показатели характерны для широко распространенных в высокогорной зоне Западного Кавказа сообществ с доминированием *Rhododendron caucasicum* (см. табл. 2). Из рис. 3 видно, что точки, соответствующие сообществам этого типа, так же как и луговым сообществам, в том числе долгоснежных местообитаний, расположены рядом с кривой третьего сценария. Поэтому можно предположить отсутствие в этих фитоценозах ЭКП или незначительное его проявление. Средним уровнем проявления ЭКП характеризуются, как следует из наших данных, маловидовые сообщества водоемов предгорного пояса, а наиболее высоким — субальпийских болот, а также солончаков (галофитов). Анализ причин проявления ЭКП в природных сообществах Западного Кавказа не являлся целью данной работы, однако можно отметить, что сообщества двух последних типов сформированы на специфических местообитаниях, представлены в районе исследований небольшими по площади изолированными участками и в историческом прошлом были более широко распространены (Тумаджанов, 1962; Golub et al., 2001). При этом следует обратить внимание на значительное варьирование  $F$  на участках галофитных ценозов (0.25–0.90), которое можно объяснить влиянием и случайных процессов. Эти сообщества сформированы в экстремальных условиях среды и, по-видимому, характеризуются низким уровнем конкуренции между видами (абиотическая  $S$ -модель: Миркин, Наумова, 1998).

Как следует из табл. 1, а также рис. 3, большинство сообществ антропогенных местообитаний (кроме пастбищ) характеризуются близкими средними (0.36–0.40), максимальными (0.53–0.66) и минимальными (0.16–0.27) значениями  $F$ . Это может свидетельствовать об определенном соответствии фактических данных четвертому сценарию, что согласуется с представлениями о незначительном вкладе взаимоотношений растений в организацию рудеральных и сегетальных ценозов ( $R$ -модель: Миркин, Наумова, 1998). Поэтому можно предположить, что относительно высокие значения средней встречаемости сопутствующих видов на некоторых небольших участках антропогенных местообитаний обусловлены, скорее, случайными процессами, чем ЭКП, однако высокое проективное покрытие доминантов в маловидовых синантропных ценозах может быть результатом и компенсационных процессов.

Итак, результаты численных экспериментов и анализа фактического материала позволяют сделать некоторые выводы:

1. В качестве индикатора наличия ЭКП в растительных сообществах может служить отрица-





**Рис. 3.** Ожидаемые и фактические соотношения между  $F$  и  $N$  в синантропных и эталонных сообществах разных типов. а – эталонные сообщества: черные кружки – лугов и долгоснежных местообитаний, белые кружки – субальпийских болот, черные треугольники – сообществ с доминированием *Rhododendron caucasicum*, белые треугольники – солончаков, белые квадраты – низкогорных водоемов. б – синантропные сообщества: черные кружки – пастбищ, пустырей и залежей, белые кружки – газонов, черные треугольники – местообитаний, подверженных вытаптыванию и воздействию автотранспорта, белые треугольники – стойбищ и мест прогона скота.

тельная зависимость между видовым богатством ценозов и средней встречаемостью формирующих их видов, однако отсутствие такой связи еще не свидетельствует об отсутствии компенсационных процессов в маловидовых ценозах.

2. Маловидовые ценозы могут характеризоваться как высокой, так и низкой средней встречаемостью сопутствующих видов растений. Высокая средняя встречаемость может быть результатом проявления ЭКП или случайных процессов, низкая – случайных процессов или неблагоприятных условий среды. Высокие численность и проективное покрытие доминантов в маловидовых ценозах могут быть результатом как проявления ЭКП, так и усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения объема ресурсов и ужесточения условий среды. Таким образом, как следует из наших данных, ЭКП не является обязательным следствием низкого видового богатства сообществ.

3. Преобразование природных или полуприродных местообитаний Западно-Кавказского региона в антропогенные привело к снижению ви-

дowego богатства сообществ на небольших участках, но не вызвало широкого распространения ЭКП. Более того, поскольку синантропные ценозы характеризуются преимущественно слабым вкладом межвидовых взаимодействий в их организацию, относительно высокие значения средней встречаемости видов на некоторых небольших участках антропогенных местообитаний обусловлены, скорее, случайными, чем компенсационными, процессами. Однако высокое проективное покрытие доминантов в маловидовых синантропных ценозах предположительно может быть результатом ЭКП.

В заключение отметим, что степень проявления компенсационных процессов в сообществах, скорее всего, зависит от масштаба оценки этого феномена. В связи с этим еще раз подчеркнем, что представленные в данной работе результаты приложимы только к участкам сообществ небольшого размера.

Авторы выражают благодарность В.Б. Голубу за консультации при подготовке публикации. Исследования выполнены при финансовой под-

держке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00204).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В.* К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1989. № 7472-B89. 32 с.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В.* Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 6. С. 479–490.
- Василевич В.И.* Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
- Гречушкина Н.А., Сорокин А.Н., Голуб В.Б.* Растительные сообщества классов *Thero-Salicornietea* и *Salicornietea fruticosae* на территории Азовского побережья России // Черноморск. бот. журн. 2010. Т. 6. № 2. Р. 200–212.
- Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Морозов Н.С.* Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдается ли обеднение видового состава и компенсация плотностью // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сб., посвященный 75-летию академика Ю.И. Чернова / Под. ред. Бабенко А.Б., Матвеевой Н.В., Макарова О.Л., Головач С.И. М.—София: Тов. науч. изд. КМК — PENSOFT РЫ, 2009. С. 429–487.
- Тумаджанов И.И.* Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 66–67.
- Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V.* The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountain of the Greater Caucasus // Plant ecology. 2005. V. 181. P. 9–22.
- Akatov V.V., Perevozov A.G.* 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. 2011. V. 1. №. 5. P. 432–445.
- Braun J.H.* On the relationship between abundance and distribution of species // Am. Nat. 1984. V. 124. P. 255–279.
- Crowell K.L.* Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ecology. 1962. V. 43. P. 75–88.
- Dulvy N.K., Metcalfe J.D., Glanville J. et al.* Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates // Conserv. Biol. 2002. V. 14. P. 283–293.
- Dzwonko Z., Loster S.* Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills // Oikos. 1989. V. 56. P. 77–86.
- Golub V.B., Rukhlenko I.A., Sokoloff D.D.* Survey of communities of the class *Salicornietea fruticosae* // Растительность России. 2001. № 2. P. 87–98.
- Gonzalez A., Loreau M.* The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2009. V. 40. P. 393–414.
- Hawkins C.P., Norris R.H., Hogue J.N., Feminella J.W.* Development and evaluation of predictive models for measuring the biological integrity of streams // Ecol. Appl. 2000. V. 10. P. 1456–1477.
- Kwiatkowska A.J.* Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand // Ann. Bot. Fenn. 1994. V. 31. № 3. P. 169–178.
- Longino J.T., Colwell R.K.* Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient // Ecosphere. 2011. 2(3): art29. doi:10.1890/ES10-00200.1
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R.* Density compensation in island faunas // Ecology. 1972. V. 53. P. 330–342.
- Oberdorff T., Hugueny B., Compin A., Belkessam D.* Non-interactive fish communities in the coastal streams of north-western France // Journal of Animal. Ecology. 1998. V. 67. P. 472–484.
- Onipchenko V.G.* Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Zurich: Stiftung Rubel, 2002. 168 p.
- Stevens M.H.H., Petchey O.L., Smouse P.E.* Stochastic relations between species richness and the variability of species composition // Oikos. 2003. V. 103. P. 479–488.
- Taylor C.M.* Abundance and distribution within a guild of benthic stream fishes: local processes and regional patterns // Freshwater Biology. 1996. V. 36. P. 385–396.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E.* Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // Am. Nat. 1998. V. 151. P. 277–282.
- Zacharias D., Brandes D.* Species-area relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany // Vegetatio. 1990. V. 88. P. 21–29.