

Воспроизводство биологических ресурсов

УДК 574.42

О КОМПЕНСАЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ В ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Акатов Валерий Владимирович

доктор биологических наук, профессор, Майкопский государственный технологический университет, 385000, Майкоп, Первомайская, 191, e-mail: akatovmgti@mail.ru

Акатова Татьяна Владиславовна,

кандидат биологических наук, Кавказский государственный природный биосферный заповедник, 385000, Майкоп, Советская, 187, e-mail: hookeria@mail.ru

Оценено распространение эффекта компенсации плотностью (ЭКП) на участках растительных сообществ экстремальных, антропогенных и изолированных местообитаний высокогорной зоны Западного Кавказа. Плотность видов оценивали через встречаемость на участках 15 (16) м². Результаты показали, что 1) экстремальные условия среды сами по себе не могут быть причиной проявления ЭКП; 2) преобразование природных местообитаний в антропогенные на высокогорных пастбищах не вызвало широкого распространения ЭКП; 3) относительно высокие значения средней встречаемости видов наблюдаются преимущественно в изолированных ценозах.

Ключевые слова: компенсация плотностью, растительные сообщества, встречаемость, видовое богатство, субальпийский пояс, альпийский пояс, Западный Кавказ.

Статья поступила в редакцию 7.04.2014

UDC 574.42

ON COMPENSATION PROCESSES IN THE HIGH MOUNTAIN PLANT COMMUNITIES OF WEST CAUCASUS

Akatov Valerii Vladimirovich

Doctor of Biological Sciences, professor, Maikop State Technological University, 385000, Maikop, Pervomayskaya 191, e-mail: akatovmgti@mail.ru

Akatova Tat'yana Vladislavovna

Candidate of Biological Sciences, Caucasian State Biosphere Reserve, 385000, Maikop, str. Sovetskaya, 187, e-mail: akatovmgti@mail.ru

For detecting density compensation effect (DCE) in subalpine and alpine plant communities of West Caucasus the relationship between number and mean frequency of species in plots 15(16) m² were analyzed. The results demonstrated that 1) extreme environmental conditions itself can not be a reason DCE, at least once, on local scale; 2) the anthropogenic transformation of natural subalpine plant communities in grazed-over area has not caused broad spreading the compensation processes; 3) relatively high mean frequency of species exist mainly in isolated plant communities.

Key words: density compensation, plant communities, frequency, species richness, subalpine belt, alpine belt, West Caucasus

Received 7.04.2014

Увеличение численности одних видов в результате появления свободных ресурсов и ослабления межвидовой конкуренции после выпадения из сообществ других известно как «эффект компенсации плотностью» (ЭКП) (MacArthur et al., 1972). Считалось, что это явление характерно преимущественно для островных сообществ (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972; Case, 1975; Wright, 1980; Tonn, 1985; Carrascal et al., 1992; Sara, Morand,

2002; Акатов, 2012). Впоследствии в качестве возможных причин ЭКП называли низкую скорость видообразования, эволюционную молодость сообществ, их нарушения, экстремальность условий среды (Hawkins et al., 2000; Dulvy et al., 2002; Акатов и др., 2003; 2005; Чернов, 2005; Longino, Colwell, 2011). Высказывается предположение, что антропогенная трансформация природных экосистем также может привести к широкому распро-

странению компенсационных процессов (Tomiałojć, 2000, по: Морозов, 2009), которые в свою очередь могут сыграть важную роль в стабилизации функциональных параметров экосистем (Gonzalez, Loreau, 2009). С другой стороны, если такие процессы затрагивают не только аборигенные, но и адвентивные виды растений, их следствием может стать рост инвазивности сообществ (Акатов и др., 2009; 2010; Акатов, Акатова, 2010; 2012).

В результате создается впечатление, что практически любое снижение видового богатства сообществ (независимо от причины) должно сопровождаться проявлением компенсационных процессов и, соответственно, маловидовые ценозы преимущественно должны характеризоваться более высокой численностью (встречаемостью) видов по сравнению с многовидовыми. Следует отметить, однако, что данные о проявлении этого эффекта в современных сообществах и особенно в растительных являются ограниченными. Остаются неясными и некоторые методические аспекты этой проблемы. Так, в качестве индикатора компенсационных процессов иногда указывают на повышенную численность доминантов в маловидовых ценозах (Чернов, 2005; Кузнецова, 2009). Однако этот эффект может быть следствием проявления и других процессов, например, усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения объема ресурсов или стрессовых ситуаций (Акатов и др., 2012; Акатов, Чефранов, 2014).

Высокогорная растительность Западного Кавказа включает широкий спектр сообществ, в том числе сформированных на экстремальных, антропогенных и изолированных местообитаниях (Onipchenko, 2002; Ермолаева, 2007; Акатов, Акатова, 1991; 1999; Акатов и др., 2002). Поэтому она может быть удобным объектом для изучения роли компенсационных процессов в современных растительных сообществах. Цель нашей работы – рассмотреть эту проблему на ее примере.

Материал и методика. Объекты исследований. Объектами исследований явились травяные и кустарниковые сообщества субальпийского и альпийского поясов Западного Кавказа. Фактический материал был собран на хребтах и горных массивах, расположенных в бассейнах рек Шахе, Мзымта, Белая, Малая и Большая Лаба, Уруп, Черек Безенгийский и Алагир, в значительной мере в пределах Кавказского и Кабардино-Балкарского заповедников. В альпийском

поясе были описаны сообщества подвижных осыпей (ассоциации: *Veronico minuta*—*Chaerophylletum humilis* Onipchenko 2002, *Campanulo ciliatae*—*Chamaesciaduium acaulis* Onipchenko et Minaeva 2002, *Helianthemum cani* Ermolaeva 2007), долгоснежных местообитаний – ковров (*Saxifragetum sibiricae* Onipchenko et Lubeznova 1992), низкотравных лугов и пустошей (*Pediculari comosae*—*Eritrichietum caucasici* Minaeva et Onipchenko 2002) (Onipchenko, 2002; Ермолаева, 2007). В субальпийском – фитоценозы лугов (асс. *Betonici macranthae*—*Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002, по: Onipchenko, 2002); *Cirsio*—*Nardetum strictae* Akatov 1989, по: Акатов, 1989), долгоснежных местообитаний (в том числе ассоциаций *Hedysaro caucasicae*—*Geranietum gymnocauli* Rabotnova 1987, по: Onipchenko, 2002); *Lerchenfeldio*—*Rhododendretum caucasici* Onipchenko et Sennov 2002, по: Onipchenko, 2002), болот (*Primulo auriculatae*—*Caricetum rostratae* Akatov 1989, *Primulo auriculatae*—*Caricetum dacicae* Akatov 1989, по: Акатов, 1989).

Луга ассоциации *Betonici macranthae*—*Calamagrostietum arundinaceae* были описаны нами на 15 высокогорных массивах Западного Кавказа. На девяти из них эти сообщества изолированы от луговых фитоценозов других массивов лесными сообществами (субальпийскими березовыми и верхнегорными буково-пихтовыми лесами). Площадь высокогорной нелесной растительности одного из этих массивов (Лагонакское нагорье) достаточно велика (200 км²) и поэтому описанные на нем фитоценозы мы рассматривали как неизолированные. Сообщества на восьми меньших по размеру массивах (0.01 – 36.5 км²) – как изолированные, по крайней мере, в течение последнего тысячелетия (Квавадзе, Рухадзе, 1989). Изолятами можно считать также и сообщества высокогорных болот (асс. *Primulo auriculatae*—*Caricetum rostratae* и *Primulo auriculatae*—*Caricetum dacicae*). На Западном Кавказе они характеризуются небольшой площадью (преимущественно менее 1 га) и весьма специфическим видовым составом.

В качестве экстремальных мы рассматривали местообитания с относительно низким видовым богатством сообществ. Это преимущественно местообитания, расположенные на значительной высоте (2600-2900 м над ур. м.), с малой или, напротив, значительной мощностью снежного покрова в зимний период (первые характеризуются низкими температу-

рами почвы зимой, вторые – коротким периодом вегетации), а также с подвижным субстратом.

Фактический материал по синантропным сообществам был собран в высокогорной части Лагонакского нагорья (1640-2000 м над ур. м, бассейн р. Белая) (биосферный полигон Кавказского заповедника) и на хр. Абишира-Ахуба (2400-2600 м, бассейн р. Большой Зеленчук). Были описаны фитоценозы лугов, испытавшие значительное воздействие домашнего скота, а также сообщества, сформированные на месте его стоянок и загонов (с доминированием *Deschampsia caespitosa*, *Rumex alpinus*, *Urtica dioica* и др.).

Методы сбора фактического материала. В полевых условиях был осуществлен сбор данных для определения числа видов (*N*) и их встречаемости (*F*) в сообществах (встречаемость рассматривалась как показатель плотности видов). Видовое богатство сообществ

подвижных осыпей оценивали на участках размером 25 м². Для определения встречаемости видов в их пределах регулярным способом закладывали 10 площадок по 0.5 м². Видовое богатство сомкнутых травяных и кустарниковых сообществ оценивали на участках размером 15 (16) м², встречаемость видов – на основе 20 площадок по 0.5 м². Дополнительно на участках оценивали проективное покрытие конкретных видов растений с использованием балльной шкалы (1 балл – покрытие 1-25%, 2 – 26-50%, 3 – 51-75%, 4 – 76-100%).

Общее число участков, описанных в сообществах подвижных осыпей, составило 42, в сомкнутых природных и мало нарушенных фитоценозах – 139 и в сообществах антропогенных местообитаний – 23. Общая характеристика исследованных сообществ, а также значения оцененных параметров представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1. Характеристика травяных сообществ с высотой растений менее 15 см

Сообщества; высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>Cd</i>
Низкотравных лугов; 1850-2900 м (36)	<i>Festuca ovina</i> , <i>Carex huetiana</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Alchemilla caucasica</i> , <i>Campanula tridentata</i> , <i>Anthemis marschalliana</i> , <i>Pedicularis sibthorpii</i> , <i>Gentiana pyrenaica</i>	27.63 (16-46)	0.62 (0.31-0.76)	1.64 (1-3)
Пустошей (со значительным участием лишайников); 2200-2900 м (9)	<i>Festuca ovina</i> , <i>Carex huetiana</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Alchemilla caucasica</i> , <i>Campanula tridentata</i> , <i>Anthemis marschalliana</i> , <i>Pedicularis sibthorpii</i> , <i>Gentiana pyrenaica</i>	19.28 (17-23)	0.67 (0.61-0.80)	2.22 (2-3)
Ковров (долгоснежных местообитаний); 2200-2500 м (16)	<i>Taraxacum stevenii</i> , <i>Sibbaldia semiglabra</i> , <i>Pedicularis nordmanniana</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Corydalis conorhiza</i> , <i>Carum caucasicum</i>	19.81 (15-26)	0.57 (0.29-0.77)	1.58 (1-3)
Подвижных осыпей; 2300-2900 м (42)	<i>Dentaria bipinnata</i> , <i>Corydalis alpestris</i> , <i>Saxifraga sibirica</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Chaerophyllum humile</i> , <i>Lamium tomentosum</i>	5.5 (1-9)	0.36 (0.10-0.95)	1 (1-1)

Примечание. Средние и предельные (в скобках) значения: *N* – видового богатства сообществ; *F* – средней встречаемости сопутствующих видов; *Cd* – балла проективного покрытия доминирующих видов. Названия видов приводятся по: Зернов, 2006.

Методы анализа фактического материала. Поскольку высокий уровень доминирования в маловидовых ценозах может быть следствием проявления как ЭКП, так и других процессов, при тестировании этого эффекта в высокогорных сообществах мы ограничились сопоставлением их видового богатства (*N*) и средней встречаемости сопутствующих видов растений (*F*) на участках. При интерпретации характера соотношения между значениями данных параметров мы учитывали результаты численных экспериментов, полученные ранее (Акатов et al., 2005; Акатов и др., 2013; Акатов, Чефранов, 2014).

В соответствии с этим подходом, были смоделированы вероятные сценарии изменения значений *N* и *F* в случае наличия или отсутствия в сообществах компенсационных процессов. Результаты компьютерного анализа позволили сделать следующие предсказания:

1. В случае значительного проявления ЭКП можно ожидать роста средней встречаемости сопутствующих видов растений на градиенте снижения видового богатства сообществ.
2. Если ЭКП отсутствует, то следует ожидать более низких значений средней

встречаемости видов в малопродуктивных сообществах по сравнению с ценозами со средним и высоким видовым богатством.

3. Отсутствие связи между видовым богатством и средней встречаемостью видов может быть результатом как умеренного проявления компенсационных процессов, так и случайных процессов. Во втором случае следует ожидать стабильности средних значений встречаемости в сочетании с ростом амплитуды варьирования значений этого параметра по мере снижения видового богатства (высокое видовое богатство через статистическое ус-

реднение снижает вариабельность ценотических параметров: Tilman, 1998; Stevens et al., 2003).

Поскольку размер особей растений может оказать существенное влияние на их встречаемость на небольших по размеру площадках, сообщества трав и кустарников с высотой растений преимущественно более и менее 15 см мы рассматривали отдельно. Расчеты статистических параметров проводили с использованием программы Microsoft Excel 2003.

Таблица 2. Характеристика травяных и кустарниковых сообществ с высотой растений более 15 см

Сообщества; высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>Cd</i>
Неизолированных лугов; 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>Anemone fasciculata</i>	36.20 (12-51)	0.46 (0.33-0.56)	1.81 (1-3)
Изолированных лугов; 1850-2300 м (12)	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca woronowii</i> , <i>Bromopsis variegata</i> , <i>Poa longifolia</i> , <i>Aconitum nasutum</i> , <i>Anemone fasciculata</i> , <i>Ranunculus caucasicus</i>	29.6 (21-44)	0.51 (0.47-0.60)	1.90 (1-3)
Долгоснежных местобитаний с <i>Geranium gymnocaulon</i> и <i>Alchemilla retinervis</i> ; 1920-2100 м (20)	<i>Geranium gymnocaulon</i> , <i>Alchemilla retinervis</i> , <i>Inula grandiflora</i> , <i>Phleum alpinum</i> , <i>Chaerophyllum rubellum</i> , <i>Rumex alpestris</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>	17.35 (5-32)	0.36 (0.20-0.56)	3.50 (2-4)
Долгоснежных местобитаний с <i>Rhododendron caucasicum</i> ; 1940-2340 м (12)	<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>	7.92 (3-16)	0.27 (0.16-0.48)	4.00 (4-4)
Субальпийских болот; 1800-2150 м (10)	<i>Carex rostrata</i> , <i>Carex transcaucasica</i> , <i>Carum caucasicum</i> , <i>Taraxacum stevenii</i> , <i>Trifolium badii</i> , <i>Primula auriculata</i> , <i>Cardamine seidlitziana</i> , <i>Swertia iberica</i>	8.80 (3-15)	0.51 (0.13-0.75)	3.30 (2-4)
Лугов, подверженных интенсивному выпасу; 1670-2600 м (12)	<i>Bromopsis variegata</i> , <i>Agrostis planifolia</i> , <i>Festuca 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)
Стойбищ и мест 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)

Примечание. Средние и предельные (в скобках) значения: *N* – видового богатства сообществ; *F* – средней встречаемости сопутствующих видов; *Cd* – балла проективного покрытия доминирующих.

Результаты. Результаты анализа фактических данных представлены на рисунках 1 и 2 и в таблицах 1-3. На рисунке 1А и в таблицах 1 и 3 показано соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов, покрытием доминантов и видовым богатством низкотравных травяных фитоценозов (с высотой травостоя преимущественно менее 15 см). Как видно из таблицы 1, наиболее низким видовым богатством характеризуются

открытые сообщества подвижных осыпей, средним – мало- и многоснежных местобитаний (пустоши и ковры), наиболее высоким – альпийских лугов. Из этой же таблицы следует, что наиболее низким проективным покрытием характеризуются доминирующие виды осыпных сообществ, наиболее высоким – пустошей, средним – существенно отличающихся по видовому богатству сообществ лугов и ковров. Как следует из рисунка 1А и

таблицы 3, если рассматривать все данные по этим сообществам, то связь между видовым богатством ($\ln N$) и средней встречаемостью сопутствующих видов (F) положительная; если учитывать только сомкнутые сообщества – отсутствует.

На рисунке 1Б и в таблицах 2 и 3 показано соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов, проективным покрытием доминантов и видовым богатством сообществ трав и кустарников с высотой растений преимущественно более 15 см. Как видно из таблицы 2, более низким видовым богатством из них характеризуются сообщества субальпийских болот и долгоснежных местообитаний, в том числе с доминировани-

ем *Rhododendron caucasicum*; более высоким – субальпийских среднетравных лугов. При этом маловидовые сообщества характеризуются в среднем более высоким покрытием доминирующих видов, чем включающие в свой состав большее число видов.

Из рисунка 1Б и таблицы 3 следует: 1) связь между видовым богатством (N) и средней встречаемостью сопутствующих видов (F) природных неизоллированных сообществ положительная и статистически значимая ($\ln N$ определяет варьирование F примерно на 50%); 2) изолированные сообщества лугов и болот характеризуются в среднем более высокой встречаемостью сопутствующих видов, чем неизоллированные.

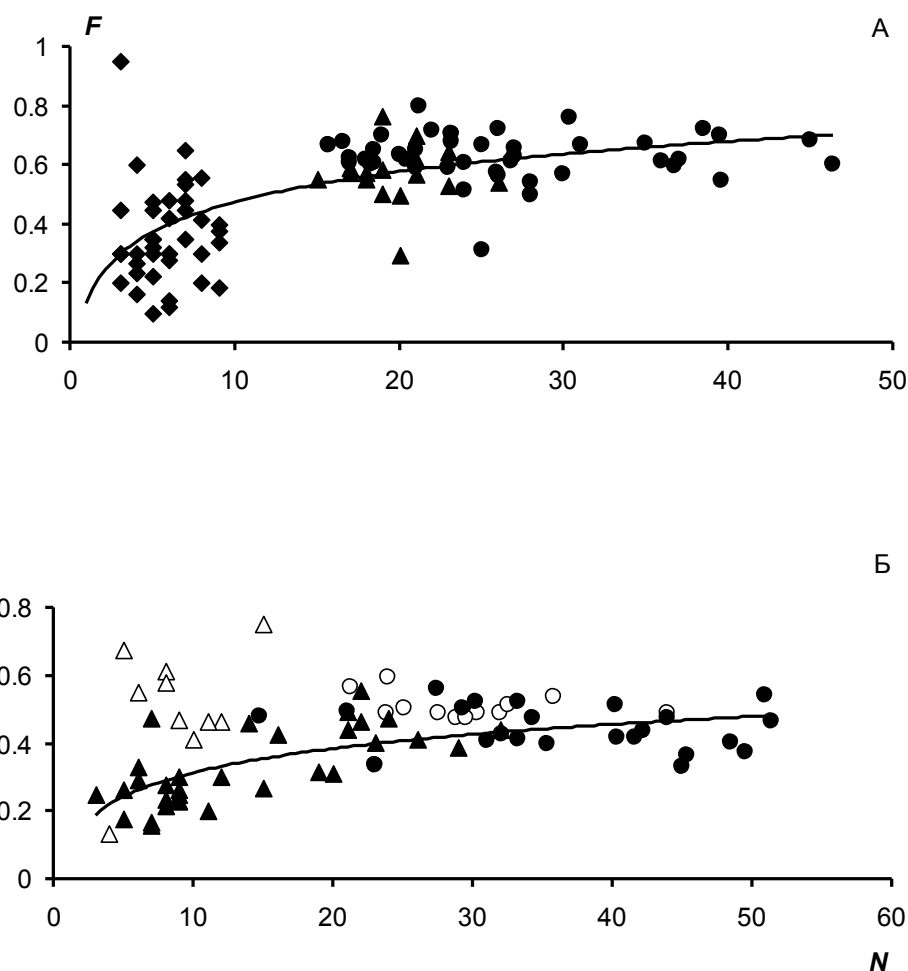


Рис. 1. Соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов растений (F) и видовым богатством (N) растительных сообществ природных местообитаний.
 А. Сообщества альпийского пояса: черные кружки – сообщества низкотравных лугов и пустошей, черные треугольники – долгоснежных местообитаний, черные ромбы – подвижных осыпей.
 Б. Сообщества субальпийского пояса: черные кружки – сообщества среднетравных лугов необособленных высокогорных массивов, белые кружки – сообщества среднетравных лугов обособленных высокогорных массивов, черные треугольники – долгоснежных местообитаний, белые треугольники – болот.

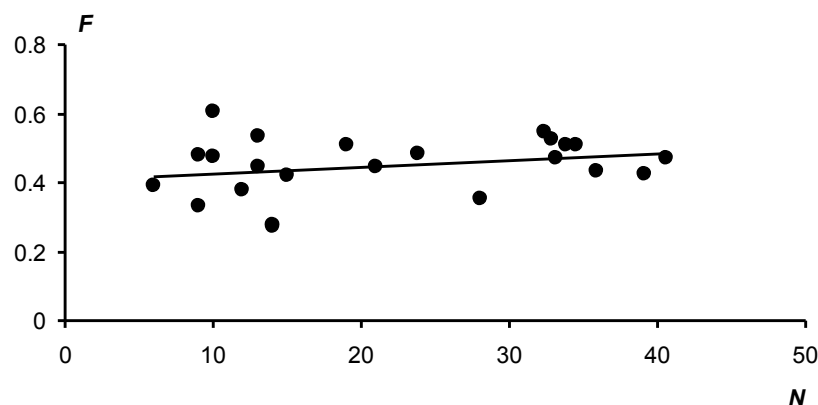


Рис. 2. Соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов растений (F) и видовым богатством (N) растительных сообществ антропогенных местообитаний.

Таблица 3. Зависимость средней встречаемости сопутствующих видов растений (F) от видового богатства сообществ (N)

Сообщества	Фактор	n	R^2	r	P
В высотой менее 15 см: в целом без осыпей	$\ln N$	109	0.428	0.654	<0.001
	N	61	0.008	0.091	-
Неизолированные с высотой более 15 см: природных местообитаний антропогенных местообитаний	$\ln N$	56	0.480	0.693	<0.001
	N	23	0.068	0.261	

Примечание: n – число площадок; R^2 – коэффициент детерминации, r – коэффициент корреляции Пирсона; P – уровень достоверности.

На рисунке 2 и в таблицах 2 и 3 показано соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов и видовым богатством растительных сообществ антропогенных местообитаний. Из них следует, что 1) в них отсутствует значимая корреляция между значениями этих параметров; 2) средняя встречаемость сопутствующих видов в этих сообществах несколько выше, чем в неизолированных ценозах природных местообитаний; 3) маловидовые ценозы характеризуются более значительной амплитудой варьирования значений F , чем те, которые включают большее число видов.

Обсуждение и выводы. Итак, результаты наших исследований позволяют составить некоторое представление о распространении компенсационных процессов в высокогорных растительных сообществах Западного Кавказа. В частности, они показывают, что на экстремальных местообитаниях этого региона формируются растительные сообщества преимущественно с низкой, а не с высокой встречаемостью сопутствующих видов, что свидетельствует об отсутствии в них проявления ЭКП. Можно предположить две возможные причины данного явления.

Во-первых, снижение качества среды (сокращение количества ресурсов, вегетаци-

онного периода, увеличение частоты нарушений и т. д.), может вести к снижению численности (проективного покрытия, встречаемости) всех без исключения видов и формированию открытых сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий, как, например, сообщества растений подвижных осыпей.

Во-вторых, по мере ужесточения условий среды конкуренция между видами может не ослабевать, а, напротив, становиться более интенсивной и ассиметричной. Конкурентные преимущества доминантов при этом усиливаются, их численность и проективное покрытие возрастают, а численность (встречаемость) других видов – снижается. В результате на экстремальных местообитаниях формируются сомкнутые фитоценозы с высоким уровнем доминирования и низкой средней встречаемостью сопутствующих видов. Например, сообщества долгоснежных местообитаний с доминированием *Rhododendron caucasicum*, *Geranium gymnocaulon* или *Alchemilla retinervis*.

Отсутствие значимой корреляция между числом и встречаемостью видов в растительных сообществах антропогенных местообитаний, а также рост амплитуды варьирования средней встречаемости по мере сниже-

ния видового богатства, могут свидетельствовать о существенной роли случайных процессов в их формировании. В соответствии с полимодельной концепцией организации растительных сообществ Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998), ценозы, испытывающие значительное воздействие домашнего скота, скорее всего, относятся к абиотической S-модели. Она предполагает слабую конкуренцию между видами, численность которых варьирует лишь в соответствии с собственными популяционными закономерностями. Поэтому можно предположить, что несколько более высокая средняя встречаемость видов на антропогенных местообитаниях, чем на природных, связана скорее со случайными, чем с компенсационными процессами.

Относительно высокой встречаемостью видов характеризуются также сообщества небольших изолированных ценозов, в частности, субальпийских лугов обособленных высокогорных массивов. Но является ли это результатом проявления эффекта компенсации плотностью? Известно, например, что последствия изоляции для многих фрагментированных человеком ценозов ограничили выпадением только редких видов (Dzwonko, Loster, 1988; Zacharias, Brandes, 1990; Kwiatkowska, 1994 и др.), что не может вызвать компенсационные процессы. Для ответа на этот вопрос требуется специальный анализ.

По-видимому, наибольшее выражение компенсационные процессы получили в сообществах субальпийских болот. Однако обратим внимание на то, что эти редко встре-

чающиеся и небольшие по площади ценозы в историческом прошлом имели более широкое распространение (Тумаджанов, 1962). По мнению И.И. Тумаджанова (1962), это пример редких для Кавказа реликтовых (угасающих) болотных образований ранее широко распространенных на периферии древнего оледенения в более низких поясах Северного Кавказа. С позиции синтаксономии, эти сообщества представляют собой обедненные варианты ассоциаций северных эвтрофных болот класса *Scheuchzerio—Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) Тх. 1937 (Акатов, 1989; Onipchenko, 2002). Поэтому можно предположить, что проявление в них ЭКП связано не только с их изоляцией, но и особенностями истории.

Таким образом, полученные нами результаты не подтверждают предположение, что экстремальные условия среды сами по себе могут быть причиной ЭКП. Преобразование природных местообитаний в антропогенные также не вызвало широкого распространения этого явления. По-видимому, наиболее вероятными причинами возникновения ЭКП в высокогорных ценозах являются их изоляция или воздействие исторических факторов. В завершение хотелось бы обратить внимание на то, что степень проявления компенсационных процессов в сообществах, скорее всего, зависит от масштаба оценки этого феномена. В связи с этим подчеркнем, что представленные нами результаты приложимы только к участкам сообществ небольшого размера.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48360 и 12-04-00204).

ЛИТЕРАТУРА

Акатов В.В. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1989. – № 7472-В89. – 32 с.

Акатов В.В. 60 лет теории динамического равновесия островной биогеографии: проблемы тестирования, результаты полевых исследований, прикладное значение // Журн. общ. биол. – 2012. – Т. 73. – № 3. – С. 163–182.

Акатов В.В., Акатова Т.В. О современном состоянии фитоценофа альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды ВГИ. – Вып. 84. 1991. – С. 114-124.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. – 1999. – Т. 104. – Вып. 3. – С. 32 - 37.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. – 2010. – № 3. – С. 191-198.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазивность растительных сообществ // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2012. – № 3. – С. 2–18.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Глушков В.Д. Влияние выпаса скота на видовой состав и бо-

гатство субальпийских фитоценозов Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Труды кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Вып. 16. Новочеркасск, 2002. – С. 310-317.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г. Факторы варьирования числа адвентивных видов в травяных сообществах Западного Кавказа // Экология. – 2010. – № 5. – С. 344-351.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г. Есть ли эффект компенсации плотностью в растительных сообществах антропогенных местообитаний? // Экология. – 2013. – № 6. – С.403–412.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., Шадже А.Е. Уровень полнотности и потенциал инвазивности растительных сообществ: гипотеза соотношения видовых фондов // Журн. общ. биол. – 2009. – Т. 70. – № 4. – С. 328-340.

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

Акатов В.В., Чефранов С.Г. Эффект компенсации плотностью в сообществах деревьев Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. – 2014. – Т. 75. – № 1. – С. 48–61.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полнотности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биол. – 2003. – Т. 64. – № 4. – С. 308-317.

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.

Ермолаева О.Ю. Петрофитные сообщества высокогорных известняковых массивов Западного Кавказа // Растительность России. СПб. – 2007. – № 10. – С. 23–37.

Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – 664 с.

Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П. Растительность и климат голоцена Абхазии. – Тбилиси: Мецниереба, 1989. – 118 с.

Кузнецова Н.А. Сообщества в экстремальных и антропогенных условиях (на примере таксоценозов коллембол) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Под. ред. Бабенко А.Б., Матвеевой Н.В., Макарова О.Л., Головач С.И. – Моск-

ва-София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT Рb1, 2009. – С. 412-429.

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. 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 Рb1, 2009. – С. 429–487.

Тумаджанов И.И. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука // Проблемы ботаники. Т.6. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 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 Ecol. – 2005. – V. 181. – P. 9–22.

Carrascal L.M., Telleria O.L., Valido A. Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? // J. Biogeography. – 1992. – Vol. 19. – P. 383-390.

Case T.J. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in Gulf of California. Ecology. – 1975. – Vol. 56. – P. 3–18.

Crowell K.L. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ecology. – 1962. – Vol. 43. – P. 75–88.

Dulvy, N. K. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates / N. K. Dulvy, J. D. Metcalfe, J. Glanville, M. G. Pawson, J. D. Reynolds // Conserv. Biol. – 2002. – V. 14. – P. 283–293.

Dzwonko Z., Loster S. Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // Vegetatio. – 1988. – V. 76. – P. 15–27.

Gonzalez A., Loreau M. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. – 2009. – Vol. 40. – P. 393–414.

Hawkins, C. P. Development and evaluation of predictive models for measuring the biological integrity of streams / C. P. Hawkins, R. H. Norris,

J. N. Hogue, J. W. Feminella // *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. – Vol. 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. – Vol. 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.

Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus. – *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich, 2002.* – 168 p.

Sara M., Morand S. Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands // *Divers. Distrib.* – 2002. – Vol. 8. – P. 1–9.

Stevens M.H.H., Petchey O.L., Smouse P.E. Stochastic relations between species richness and the variability of species composition // *Oikos.* – 2003. – Vol. 103. – P. 479–488.

Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E. Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // *Am. Nat.* – 1998. – Vol. 151. – P. 277–282.

Tonn W.M. Density compensation in umbrella-perca fish assemblages of Northern Wisconsin lakes // *Ecology.* – 1985. – Vol. 66. – P. 415–429.

Wright S.J. Density compensation in island avifaunas // *Oecologia.* – 1980. – Vol. 45. – P. 385–389.

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.

LITERATURA

Akatov V.V. K sintaksonomii soobshhestv vysokogornyh bolot i gidrofil'nyh lugov Zapadnogo Kavkaza. Dep. v VINITI AN SSSR. M., 1989. – № 7472-V89. – 32 s.

Akatov V.V. 60 let teorii dinamicheskogo ravnovesija ostrovnogo biogeo-grafii: problemy testirovaniya, rezul'taty polevyh issledovaniy, prikladnoe znachenie // *Zhurn. obshh. biol.* – 2012. – T. 73. – № 3. – S. 163–182.

Akatov V.V., Akatova T.V. O sovremenom sostojanii fitogenofonda al'pijskikh nizkotravnyh lugov i lishajnikovyh pusto-shej na vysokogornyh pastbishchah Zapadnogo Kavkaza // *Vysokogornye jekosistemy pod voz-dejstviem cheloveka. Trudy VGI.* – Vyp. 84. 1991. – S. 114–124.

Akatov V.V., Akatova T.V. Vidovaja nepolnochnennost' subal'pijskikh fitocenzozov izolirovannyh vysokogornyh massivov Zapadnogo Kavkaza // *Bjull. Mosk. o-va ispytatelej prirody, otd. biol.* – 1999. – T. 104. – Vyp. 3. – S. 32–37.

Akatov V.V., Akatova T.V. Polnochnennost' i ustojchivost' k invazivnym vidam rastitel'nyh soobshhestv s nizkoj intensivnost'ju mezhdvidovyh vzaimodejstvij // *Jekologija.* – 2010. – № 3. – S. 191–198.

Akatov V.V., Akatova T.V. Vidovoj pul, vidovoe bogatstvo, jeffekt kompensacii plotnost'ju i invazibel'nost' rastitel'nyh soobshhestv // *Rossijskij Zhurnal Biologicheskikh Invazij.* – 2012. – № 3. – S. 2–18.

Akatov V.V., Akatova T.V. Glushkov V.D. Vlijanie vypasa skota na vidovoj sostav i bogatstvo subal'pijskikh fitocenzozov Lagonakskogo nagor'ja (Zapadnyj Kavkaz) // *Trudy kavkazskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika.* – Vyp. 16. Novocherkask, 2002. – S. 310–317.

Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G. Faktory var'irovaniya chisla adven-tivnyh vidov v travjanyh soobshhestvah Zapadnogo Kavkaza // *Jekologija.* – 2010. – № 5. – S. 344–351.

Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonov N.M., Chefranov S.G. Est' li jeffekt kompensacii plotnost'ju v rastitel'nyh soobshhestvah antropogennyh mestoobitanij? // *Jekologija.* – 2013. – № 6. – S.403–412.

Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G., Shadzhe A.E. Uroven' polnochnennosti i potencial invazibel'nosti rastitel'nyh soobshhestv: gipoteza sootnosheniya vidovyh fondov // *Zhurn. obshh. biol.* – 2009. – T. 70. – № 4. – S. 328–340.

Akatov V.V., Akatova T.V., Shadzhe A.E. Vidovoe bogatstvo drevesnogo i kustarnikovogo jarusov priruslovyh lesov Zapadnogo Kavkaza s dominirovanijem inozemnyh vidov // *Jekologija.* – 2012. – № 4. – S. 276–283.

Akatov V.V., Chefranov S.G. Jeffekt kompensacii plotnost'ju v soobshhestvah derev'ev Zapadnogo Kavkaza // *Zhurn. obshh. biologii.* – 2014. – T. 75. – № 1. – C. 48–61.

Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V. Ob jevoljucionnoj polnochnennosti vidovyh fondov sovremennyh rastitel'nyh soobshhestv vysokogornoj zony Zapadnogo Kavkaza // *Zhurn. obshh. biol.* – 2003. – T. 64. – № 4. – S. 308–317.

Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V. Rol' istoricheskikh processov v opredelenii sovremennogo vidovogo bogatstva drevesnogo jarusa lesov Zapadnogo Kavkaza // *Zhurn. obshh. biol.* – 2005. – T. 66. – № 6. – S. 479–490.

- Ermolaeva O.Ju. Petrofitnye soobshhestva vysokogornyh izvestnjakovyh massivov Zapadno-go Kavkaza // *Rastitel'nost' Rossii*. SPb. – 2007. – № 10. – S. 23–37.
- Zernov A.S. Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza. – M.: T-vo nauch. izd. KMK, 2006. – 664 s.
- Kvavadze Je.V., Ruhadze L.P. *Rastitel'nost' i klimat golocena Abhazii*. – Tbilisi: Mecniereba, 1989. – 118 s.
- Kuznecova N.A. Soobshhestva v jekstremal'nyh i antropogennyh uslovijah (na primere taksoocenozov kollembol) // *Vidy i soobshhestva v jekstremal'nyh uslovijah*. Sbornik, posvjashhennyj 75-letiju akademika Jurija Ivanovicha Chernova. Pod. red. Babenko A.B., Matveevoj N.V., Makarova O.L., Golovach S.I. – Moskva-Sofija: T-vo nauch. izd. KMK – PENSOFT Rb1, 2009. – S. 412–429.
- Mirkin B.M., Naumova L.G. *Nauka o rastitel'nosti (istorija i sovremennoe so-stojanie osnovnyh koncepcij)*. – Ufa: Gilem, 1998. – 413 s.
- Morozov N.S. Pticy gorodskih lesoparkov kak ob#ekt sinjekologicheskikh issledovanij: nabljudajtsja li obednenie vidovogo sostava i kompensacija plotnost'ju // *Vidy i soobshhestva v jekstremal'nyh uslovijah*. Sbornik, posvjashhennyj 75-letiju akademika Jurija Ivanovicha Chernova. Pod. red. Babenko A.B., Matveevoj N.V., Makarova O.L., Golovach S.I. – Moskva-Sofija: T-vo nauch. izd. KMK – PENSOFT RY, 2009. – S. 429–487.
- Tumadzhyanov I.I. Arhyzskij torfjanik v verhov'jah Bol'shogo Zelenchuka // *Proble-my botaniki*. T.6. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1962. – S. 66–67.
- Chernov Ju.I. Vidovoe raznoobrazie i kompensacionnye javlenija v soobshhestvah i bioticheskikh sistemah // *Zool. zhurn.* – 2005. – T. 84. – № 10. – S. 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 Ecol.* – 2005. – V. 181. – P. 9–22.
- Carrascal L.M., Telleria O.L., Valido A. Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? // *J. Bio-geography.* – 1992. – Vol. 19. – P. 383–390.
- Case T.J. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in Gulf of California. *Ecology.* – 1975. – Vol. 56. – P. 3–18.
- Crowell K.L. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // *Ecology.* – 1962. – Vol. 43. – P. 75–88.
- Dulvy, N. K. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates / N. K. Dulvy, J. D. Metcalfe, J. Glanville, M. G. Pawson, J. D. Reynolds // *Con-serv. Biol.* – 2002. – V. 14. – P. 283–293.
- Dzwonko Z., Loster S. Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // *Vegetatio.* – 1988. – V. 76. – P. 15–27.
- Gonzalez A., Loreau M. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2009. – Vol. 40. – P. 393–414.
- Hawkins, C. P. Development and evaluation of predictive models for measuring the biological integrity of streams / C. P. Hawkins, R. H. Norris, J. N. Hogue, J. W. Feminella // *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. – Vol. 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. – Vol. 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.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus. – *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich*, 2002. – 168 p.
- Sara M., Morand S. Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands // *Divers. Distrib.* – 2002. – Vol. 8. – P. 1–9.
- Stevens M.H.H., Petchey O.L., Smouse P.E. Stochastic relations between species richness and the variability of species composition // *Oikos.* – 2003. – Vol. 103. – P. 479–488.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E. Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // *Am. Nat.* – 1998. – Vol. 151. – P. 277–282.
- Tonn W.M. Density compensation in umbrella-perca fish assemblages of Northern Wisconsin lakes // *Ecology.* – 1985. – Vol. 66. – P. 415–429.
- Wright S.J. Density compensation in island avifaunas // *Oecologia.* – 1980. – Vol. 45. – P. 385–389.
- 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.