

СОСТАВ, ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РАЗМЕР ВИДОВОГО ПУЛА МОНО- И ОЛИГОДОМИНАНТНЫХ ДРЕВОСТОЕВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

THE COMPOSITION, SPECIES RICHNESS AND SPECIES POOL SIZE OF MONO- AND OLIGODOMINANT FOREST STANDS
OF THE WESTERN CAUCASUS

© **В. В. АКАТОВ**
V. V. AKATOV

Майкопский государственный технологический университет. 385000, Майкоп, ул. Первомайская, 191.
Maikop State Technological University. E-mail: akatovmgti@mail.ru

Рассмотрено соотношение между относительной плотностью особей доминирующих видов (relative density of individuals of dominant species — RDD), структурой доминирования в целом (моно- или олигодоминантной), видовым богатством и размером видовой пулы в древостоях Западного Кавказа. Результаты показали, что древостои с низкой RDD характеризуются, как правило, более высоким видовым богатством, чем с высокой RDD. Однако это различие менее существенно, если снижение численности доминирующих видов ведет к росту численности субдоминантов и формированию олигодоминантной структуры. Размер видовой пулы в древостоях определенных типов с высокой и низкой RDD, так же как с моно- и олигодоминантной структурой, за некоторым исключением является сходным. Сделан вывод, что видовое богатство древостоев Западного Кавказа на небольших участках более тесно связано со структурой доминирования, чем с размером видовой пулы.

Ключевые слова: *древостои, структура доминирования, видовое богатство, видовой пул, Западный Кавказ.*

Key words: *forest stands, dominance structure, species richness, species pool, Western Caucasus.*

Номенклатура: Зернов, 2006.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важных аспектов организации растительных сообществ является связь их видового богатства с относительной плотностью доминирующих видов (relative density of individuals of dominant species — RDD) (Shaukat et al., 1978; Василевич, 1991; Bengtsson et al., 1994; Миркин, Наумова, 2012). В ее основе могут быть разные механизмы, роль которых в разных ценозах может существенно различаться, поэтому характер и сила этой связи варьируют в сообществах разных типов, что затрудняет прогноз последствий для них изменения позиции доминантов (Reinhart et al., 2005; Kardol et al., 2010).

Так, в растительных сообществах относительно стабильных и продуктивных местообитаний давление конкуренции может вести к росту степени дифференциации участия видов и снижению их видового богатства вплоть до монополизации

участков наиболее успешным конкурентом (Huston, 1979; Bengtsson et al., 1994; Миркин, Наумова, 2012; Šimová et al., 2013; Василевич, 2014). В связи с этим между видовым богатством фитоценозов и RDD может наблюдаться отрицательная зависимость. Однако в соответствии с другой точкой зрения (Stirling, Wilsey, 2001; Wilsey, Stirling, 2007), число видов и соотношение их численности в таких сообществах определяются разными процессами. Первая характеристика — размером видовой пулы, определяющим скорость иммиграции видов; вторая — преимущественно межвидовой конкуренцией. В результате связь между ними нередко оказывается слабой или отсутствует (Elliot, Swank, 1994; Ernest, Brown, 2001; Stirling, Wilsey, 2001; Ma, 2005; Wilsey, Stirling, 2007). В частности, снижение численности доминирующих видов может вести к росту численности субдоминантов (то есть формированию олигодоминантной структуры) без последствий для видового богатства (Wilsey,

Stirling, 2007; Munson, Lauenroth, 2009; Souza et al., 2011; Sasaki, Lauenroth, 2011). Но насколько широко и при каких условиях эти сценарии реализуются в растительном покрове, остается неясным.

Древостои являются важным и относительно независимым компонентом лесных фитоценозов, на примере которого рассматривались многие проблемы организации биологических сообществ (Василевич, 1991; Francis, Currie, 1998; Ricklefs et al., 1999; Pitman et al., 2001; Wright, 2002; Jabot, Chave, 2011; Акатов, Чедранов, 2014; и др.). Это вызвано разными причинами, в том числе простотой учета численности популяций деревьев, а также длительной историей взаимодействий между ними на конкретных участках. Так, известно, что конкуренция между деревьями в древостоях ведет к гибели некоторых из них, преимущественно тех видов, которые оказались более уязвимыми к изменению светового режима или воздействию других факторов. В результате формируются сообщества с преобладанием наиболее конкурентоспособных видов (Долуханов, 1957, 1964; Спурр, Барнес, 1984; Peet, Christensen, 1988).

В лесах Кавказа на участках с оптимальными условиями для развития определенных видов древостои имеют преимущественно монодоминантную структуру (Долуханов, 1957). В условиях, периодически благоприятных для одного из двух или нескольких потенциальных доминантов, формируются олигодоминантные ценозы, которые, однако, могут возникнуть и в других случаях. По мнению А. Г. Долуханова (1957), это происходит: 1) в процессе интенсивно протекающих смен одних видов другими; 2) вслед за нарушениями (ветровалы, снеговалы, лавины, оползни, пожары, рубки, бактериальные или грибные заболевания); 3) при большой пестроте микроусловий среды; 4) при слабой сомкнутости древостоев, связанной с подавлением лесовозобновления травяной растительностью либо с плохими почвенными условиями (маломощные, сухие, каменистые почвы), но в достаточно благоприятном климате. В этот перечень необходимо добавить случайные обстоятельства (Василевич, 1991). Кроме того, во многих случаях формирование олигодоминантных ценозов, как, например, букково-пихтовых, является следствием одновременно нескольких причин (Орлов, 1951; Долуханов, 1957, 1964; Голгофская, 1967).

Цель настоящей статьи — определить характер соотношения между относительной плотностью особей доминирующих видов (RDD), структурой доминирования в целом (моно- или олигодоминантной), видовым богатством и размером видовой пулы в древостоях Западного Кавказа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Район и объекты исследования

Объектом исследований явился древесный ярус лесных сообществ наиболее распространенных формаций Западного Кавказа в границах Краснодарского края и Республики Адыгея. Сбор фактического материала осуществлялся с 2000 по 2016 г. на склонах хребтов и выровненных участках (10–2100 м¹) в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Сукко,

Пшада, Вулан, Небуг, Агой, Шепси, Наужи, Шахе, Сочи, Хоста, Мзымта и др., в том числе в пределах особо охраняемых природных территорий различного статуса (Кавказский биосферный заповедник, заповедник «Большой Утриш», Сочинский национальный парк, природный парк «Большой Тхач», Майкопский ботанический заказник, памятники природы).

В соответствии со схемой ландшафтно-флористического районирования Западного Кавказа (Зернов, 2006), изученные древостои расположены в трех районах: Новороссийском — НР (южный макросклон Главного Кавказского хребта (ГКХ), ограничен реками Маскага, Шапсухо), Сочинском — СР (южный макросклон ГКХ, ограничен реками Шапсухо, Псоу) и Майкопском — МР (северный макросклон ГКХ, ограничен реками Пшиш, Лаба, Кубань) (рис. 1).

Рельеф и климатические условия района исследований характеризуются большим разнообразием. Для Черноморского побережья от Анапы до Геленджика (северо-западная часть НР) характерны небольшие абсолютные высоты (до 800 м), преобладание низкогорных и среднегорных хребтов, сложенных преимущественно карбонатными отложениями. Климат имеет восточно-средиземноморские черты: характерны жаркое и сухое лето и довольно мягкая зима. Среднегодовая температура воздуха, по разным источникам, колеблется от 9.0 до 13.0 °С, средняя температура января — от –1.5° до 3.8°, июля — 20.3–23.9 °С, годовая сумма осадков составляет 417–805 мм, увлажнение недостаточное (коэффициент увлажнения — 0.57–0.82), летом наблюдается засуха. С продвижением на юго-восток высота хребтов, температура и влажность увеличиваются. В районе Туапсе (граница между НР и СР) среднегодовая температура воздуха равна 13.5 °С, годовое количество осадков — 1219 мм. В СР и МР абсолютные высоты превышают 2800–3000 м (верховья рек Белая, Мзымта, Шахе и Малая Лаба). При этом климат береговой полосы (до 200 м) в СР близок влажному субтропическому: средняя температура самого холодного периода — 8.6°, самого теплого — 18.5 °С, годовое количество осадков — 1554 мм, коэффициент увлажнения — 1.10–2.75. В нижнегорье северного макросклона ГКХ (МР) средняя температура января составляет около 1.0 °С, июля — 23.0 °С. Район умеренно увлажнен, годовая сумма осадков — 560–860 мм, коэффициент увлажнения — 0.60–1.20. На высоте 600–650 м на южном макросклоне ГКХ средняя температура января — –0.3°, августа — 19.5 °С, количество осадков — до 2200 мм, коэффициент увлажнения — 1.10–2.60; на северном: средняя температура января — –2.0°, июля — 18.0 °С, годовая сумма осадков — 1130 мм. В полосе верхнего предела леса (1800–2000 м) средняя температура января составляет от –4.0 до –6.8°, августа — 12.9–14.0 °С, среднее годовое количество осадков — 1780–2617 мм, коэффициент увлажнения — 1.80–7.21 (Агроклиматический справочник, 1961; Гребенщиков, 1974; Иванченко и др., 1982; Гребенщиков и др., 1990а, б; Рыбак, 2006).

На южном макросклоне ГКХ в северо-западной части региона (НР) преобладают гемиксерофитные редколесья и шибляк (*Juniperus excelsa*, *J. foetidissima*, *J. oxycedrus*, *Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*, *Pistacia mutica*), встречаются сосновые леса

¹ Здесь и далее приводятся высоты над ур. м.

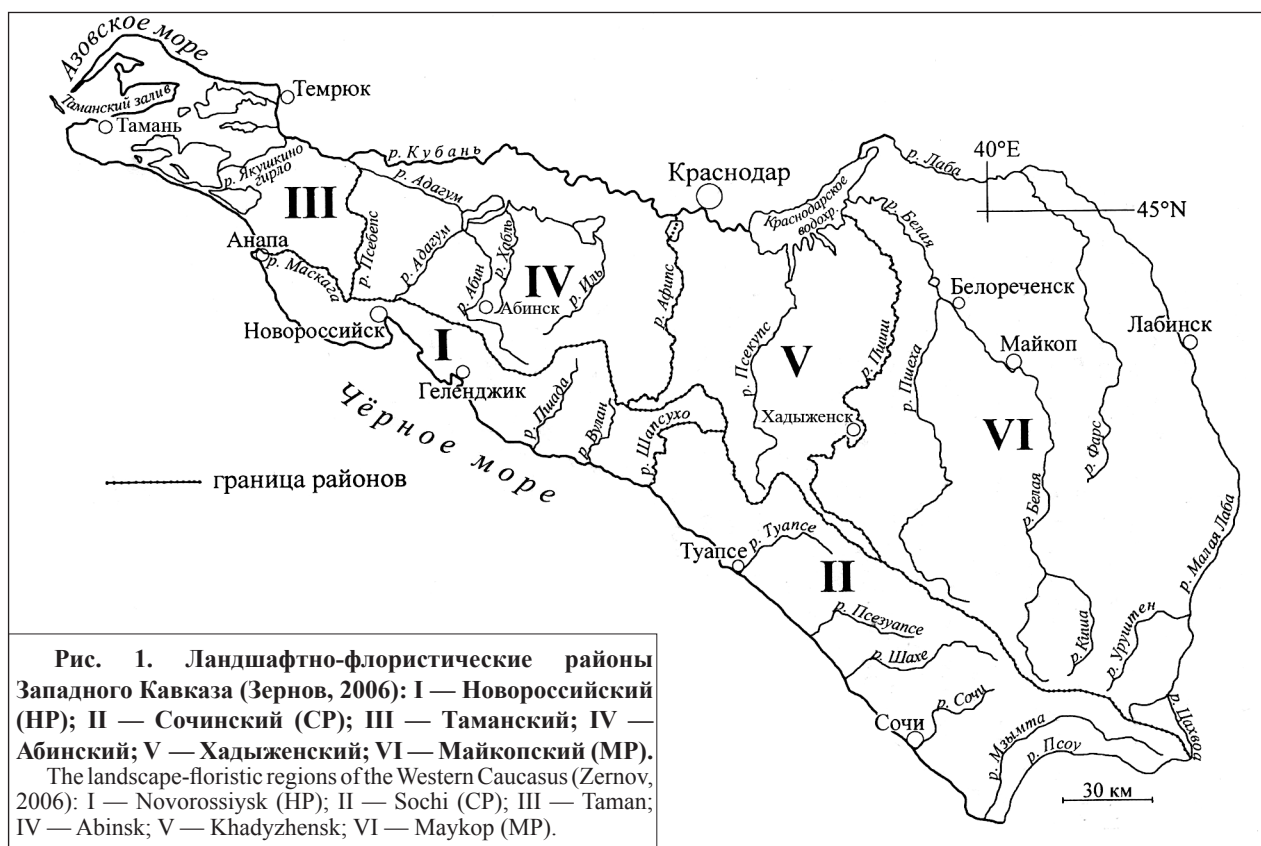


Рис. 1. Ландшафтно-флористические районы Западного Кавказа (Зернов, 2006): I — Новоросси́йский (НР); II — Сочинский (СР); III — Таманский; IV — Абинский; V — Хадыженский; VI — Майкопский (МР).
The landscape-floristic regions of the Western Caucasus (Zernov, 2006): I — Novorossiysk (NR); II — Sochi (SR); III — Taman; IV — Abinsk; V — Khadyzhensk; VI — Maykop (MR).

с *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* и *P. brutia* subsp. *pityusa*. С продвижением на юго-восток они сменяются лесами из дуба скального (*Quercus petraea*) и далее — широколиственными лесами с доминированием или участием *Fagus orientalis*, *Castanea sativa*, *Buxus colchica*, *Taxus baccata*, которые распространены до высоты 400–1000 м (СР). На северном макросклоне ГКХ до высоты 300–600 м простираются широколиственные леса с доминированием и содоминированием *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus* (МР). На высоте более 600 м на северном склоне ГКХ и более 1000 м на южном они сменяются буково-пихтовыми и пихтовыми (доминирующие виды — *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*). На высотах 1800–2200 м располагается субальпийское криволиесье (доминирующие виды — *Betula litwinowii* и *Fagus orientalis*). Пойменные леса района исследований представлены чистыми и смешанными древостоями с доминированием ольхи серой и черной (*Alnus incana*, *A. glutinosa*), тополя белого и черного (*Populus alba*, *P. nigra*), клена полевого (*Acer campestre*) и участием граба обыкновенного (*Carpinus betulus*) и др. В СР в них изредка встречается *Pterocarya pterocarpa*. Состав и структура лесов района исследований характеризуются во многих работах (Орлов, 1951, 1953; Грудзинская, 1953; Долуханов, 1957, 1964; Коваль и др., 1980; Гребенщиков и др., 1990а, б; Бебия, 2002; Французов, 2006; Акатов, 2014; и др.).

Методы исследования

Для описания мы выбирали относительно ровные участки склонов с определенной экспозицией и крутизной или пойм рек площадью 0.5–1.0 га. В их пределах на примерно равном расстоянии

друг от друга были заложены 10 пробных площадок площадью 300 м² каждая. На каждой площадке была произведена регистрация видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди и определена численность особей каждого вида (деревьев указанного размера). Древесные виды, всегда имеющие относительно небольшую высоту (до 5–6 м), хотя диаметр их стволов иногда достигал или превышал 6 см (*Sambucus nigra*, *Corylus avellana*, *Cornus australis*, *Cotinus coggygia*, *Prunus laurocerasus*, виды рода *Crataegus* и некоторые другие) не учитывали. Описания были выполнены в древостоях большинства лесных формаций района исследований, не нарушенных рубками (в том числе коренных, условно-коренных, производных, первых стадий первичных сукцессий), а также, возможно, испытавших в прошлом воздействие рубок, но в настоящее время визуально не имеющих их следов и характеризующихся доминированием или содоминированием коренной породы. Из-за недостаточного количества данных в работе не рассматриваются некоторые типы древостоев, имеющие ограниченное распространение, в том числе с доминированием *Taxus baccata*, *Pterocarya pterocarpa*, *Pinus brutia* subsp. *pityusa*, *Picea orientalis* и некоторых других видов. Из-за значительной нарушенности в статье не рассматриваются пойменные леса предгорных участков рек и древостои с доминированием *Quercus pubescens*. Всего было проанализировано 685 площадок.

Для каждой площадки были рассчитаны значения следующих показателей: 1) общее число особей на 300 м² (плотность древостоя — W); 2) плотность особей каждого вида (число особей на 300 м² — W_j); 3) относительная плотность особей доминирующего вида (RDD) — доля его особей от

общего числа особей на площадке (W_i/W , где W_i — число особей доминанта); 4) видовое богатство — число видов деревьев указанного выше размера на 300 м^2 (S).

Анализ фактического материала включал следующие этапы.

Была составлена таблица типов древостоев, выделенных на основе доминирования (содоминирования) определенных видов и присутствия (отсутствия) групп видов со сходным распределением по описаниям.

Описания каждого из выделенных типов древостоев были разделены на 2 примерно равные группы с высокой и низкой RDD. Затем на основе общей таблицы были сформированы 2 другие (табл. 1 и 2). В первой представлены данные по средней плотности особей видов деревьев на площадке с высокой и низкой RDD, во второй — по их постоянству (доля описаний древостоев определенного типа с присутствием вида от общего числа описаний древостоев данного типа). Для каждого типа ценозов с высокой и низкой RDD были рассчитаны средние значения RDD, W , W_p , S , а также определено общее число видов (N), зарегистрированных в древостоях определенного типа, которое отражает размер регионального видового пула ценозов (ценотический подход к его определению: Zobel et al., 1998) (табл. 3).

Дополнительно, используя корреляционный анализ, мы сопоставили RDD и видовое богатство древостоев, относящихся к определенному типу (табл. 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Доминирующие и константные виды, типы древостоев

Из таблиц 1 и 2 следует, что в наиболее распространенных лесных сообществах Западного Кавказа в древесном ярусе зарегистрировано 34 вида крупных деревьев. Они были объединены в 3 группы: 1) виды, устойчиво доминирующие или содоминирующие в одном или нескольких из рассмотренных типов древостоев, — группа доминирующих видов; 2) виды, не являющиеся доминантами, но имеющие относительно высокое постоянство в одном или нескольких из рассмотренных типов древостоев или присутствующие в нескольких типах древостоев, — группа константных видов; 3) виды, имеющие низкое постоянство в древостоях небольшого числа типов, — группа редких видов. Группа доминантов включает 12 видов (35.3 %), константных видов — 15 (44.0 %), редких — 7 (20.7 %).

Среди доминирующих (содоминирующих) видов наибольшее распространение в рассмотренных древостоях имеют *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* и *Abies nordmanniana*. Остальные 8 видов из этой группы вне древостоев, где они преобладают, встречаются редко (*Betula litwinowii*, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, *Quercus robur* и др.). В соответствии с исследованием О. И. Евстигнеева (2010), в рассматриваемых нами сообществах доминанты являются преимущественно конкурентными (С-стратегии: дубы), толерантно-конкурентными (С-С-стратегии: бук и, по-видимому, пихта), реактивно-конкурентными (С-Р-стратегии:

сосны) и реактивными (Р-стратегии: ольха, ивы) видами. Граб обыкновенный и, возможно, грабинник (*Carpinus orientalis*) характеризуются смешанной С-С-Р-стратегией. У константных видов деревьев, по-видимому, преобладают черты С-стратегии (ясень, клены, рябины, липа, вяз шершавый); тополя являются Р-стратегиями. Редкие виды имеют черты разных стратегий. Менее понятна стратегия *Betula litwinowii*. Березы считаются типичными эксплорентами, участвующими в формировании фитоценозов первых стадий восстановления лесной растительности после уничтожения ее пожарами или в результате других воздействий (Работнов, 1983; Евстигнеев, 2010). Однако на Западном Кавказе леса с доминированием этого вида, сформированные на верхнем пределе распространения лесной растительности (березовое криволесье), надо отнести скорее к коренным, поскольку отсутствуют породы, способные вытеснить его с соответствующих местообитаний (Долуханов, 1957).

Константные виды можно объединить в 4 группы. Наиболее многочисленная группа включает 8 преимущественно неморальных видов деревьев (*Acer laetum*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia begoniifolia* и др.). Они распространены в лесах почти всех типов от предгорий до верхнегорного лесного пояса (1500–1600 м), но каждый из них имеет некоторые предпочтения. Так, *Fraxinus excelsior* произрастает преимущественно в лесах нижнегорного пояса. *Acer campestre*, *Ulmus glabra* и *Prunus avium* имеют наибольшее постоянство в лесах с доминированием ольхи черной и дубов; *Tilia begoniifolia*, *Acer laetum* и *Pyrus caucasica* — в дубовых лесах; *Sorbus torminalis* — в относительно сухих дубовых и сосновых лесах. Распространение 2 других неморальных видов — *Acer platanoides* и *A. pseudoplatanus* — ограничено относительно влажными местообитаниями нижне- и среднегорного поясов. Выше 1500–1600 м неморальные виды сменяются преимущественно бореальными (*Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*), а также кленом высокогорным (*Acer trautvetteri*). В пойменных лесах высокое постоянство имеют *Populus nigra* и *P. alba*.

На основе доминирования или содоминирования видов первой группы и присутствия/отсутствия видов второй группы древостои были объединены в 12 типов (рис. 2–8; табл. 1 и 2). Часть из них соответствует формациям с однородным видовым составом: древостои с доминированием *Betula litwinowii* (BL, 1850–2200 м), *Quercus robur* (QR, 200–350 м), *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (PN, 30–200 м), *Alnus glutinosa* (AG, поймы, 100–800 м) и *A. incana* (AI, поймы, 200–500 м). Ценозы с доминированием широко распространенных видов — дуба скального, бука и пихты — разделены на 2 или 3 типа. Древостои с доминированием дуба скального — на 2: с присутствием *Carpinus orientalis* (QPS, HP, 50–500 м) и без участия этого вида (QPN, MP и CP, 350–1000 м). Буковые древостои — также на 2: с присутствием *Castanea sativa* (FOS, CP, 80–1000 м) и без участия этого вида (FON, MP, 400–600 м). Пихтовые — на 3: верхнегорные с высоким постоянством *Sorbus aucuparia* и *Acer trautvetteri* (ANU, 1500–2000 м); среднегорные с участием как неморальных, так и бореальных видов (ANM, 1000–1500 м); среднегорные с участием только неморальных видов (ANL, 600–1000 м).

Таблица 1

Средняя плотность особей видов (на 300 м²) в древостоях различных типов
The average density of species (ind/300 m²) in the forest stands of various types

Древостой	С высокой RDD (0.68-0.92)										С низкой RDD (0.34-0.54)														
	BL	ANU	ANM	ANL	FON	FOS	AG	QR	QPN	QPS	PN	AI	BL	ANU	ANM	ANL	FON	FOS	AG	QR	QPN	QPS	PN	AI	
Доминирующие виды																									
<i>Betula litvinowii</i>	28.10	0.14											17.57	0.59											
<i>Abies nordmanniana</i>	16.00	16.30	16.50			0.06							0.43	11.82	6.09	6.77		0.11							
<i>Fagus orientalis</i>	0.25	0.86	3.42	3.60	13.10	13.20	0.06	0.68					1.29	13.64	6.43	8.63	7.49	7.16	0.23	0.05	1.42				
<i>Carpinus betulus</i>		0.21	1.33	0.76	1.67	1.54	1.10	0.42	0.15		0.03			0.09	2.57	5.57	5.84	3.63	9.91	1.74	0.23				
<i>Castanea sativa</i>			0.10		2.56										0.03	3.21	0.06								
<i>Alnus glutinosa</i>			0.27			14.74									0.07	0.11	7.06								0.15
<i>Quercus robur</i>																		8.18	0.32						
<i>Q. petraea</i>					0.03	1.22									0.07	0.06	4.35								
<i>Carpinus orientalis</i>																									
<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i>						17.90	18.50	0.25													8.87	14.80	3.80		
<i>Alnus incana</i>								2.71	0.30												19.40	2.60			
<i>Salix alba</i>								17.30													11.70				11.90
						0.09												0.06							7.31
						0.11												0.23							
Константные виды																									
<i>Acer trautvetteri</i>	0.19	0.36	0.04																						
<i>Sorbus aucuparia</i>	1.75	0.09																							
<i>Salix caprea</i>	0.69																								
<i>Acer platanoides</i>			0.21	0.23			0.06																		
<i>A. pseudoplatanus</i>			0.04	0.03		0.17	0.23																		
<i>Fraxinus excelsior</i>				0.17	0.03		0.06	0.85		0.02	0.10	0.05													
<i>Acer campestre</i>				0.10	0.05		0.31	0.15																	0.08
<i>Ulmus glabra</i>			0.04		0.03		0.49	0.55	0.26		0.15	0.03												0.05	
<i>Pyrus caucasica</i>					0.03		1.30	0.29																	
<i>Tilia begoniifolia</i>				0.07	0.03		0.03	0.15			0.15														
<i>Acer laetum</i>			0.08		0.16	0.33		2.00	0.26	0.17															
<i>Prunus avium</i>				0.03	0.03	0.17	0.03	0.10		0.02	0.10														
<i>Sorbus torminalis</i>					0.03	0.17		0.40	0.77	0.80	0.45														
<i>Populus alba</i>												0.44													0.46
<i>P. nigra</i>												0.55													1.56
Редкие виды																									
<i>Pinus brutia</i> subsp. <i>pityusa</i>																									
<i>Quercus pubescens</i>										0.05	0.85														0.27
<i>Robinia pseudoacacia</i>										0.05															0.36
<i>Acer negundo</i>																									2.50
<i>Ulmus minor</i>																									0.15
<i>Juglans regia</i>																									
<i>Populus tremula</i>								0.03																	0.10

Примечание. Тип древостоя (в табл. 1-4 и рис. 2-8) (с доминированием или содоминированием указанного вида): **AG** — *Alnus glutinosa* (100-800 м), **AI** — *Alnus incana* (200-500 м), **ANL** — *Abies nordmanniana* (600-1000 м), **ANM** — *Abies nordmanniana* (1000-1500 м), **ANU** — *Abies nordmanniana* (1500-2000 м), **BL** — *Betula litvinowii* (1850-2200 м), **FON** — *Fagus orientalis* MP (400-600 м), **FOS** — *Fagus orientalis* CP (80-1000 м), **PN** — *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (30-200 м), **QPN** — *Quercus petraea* MP и CP (350-1000 м), **QPS** — *Quercus petraea* HP (50-500 м), **QR** — *Quercus robur* (200-350 м).

Цифры в поле таблицы — число особей на 300 м². Обведены значения плотности доминирующих и содоминирующих видов, а также групп дифференцирующих видов. Полу жирным шрифтом выделены значения плотности, в среднем более чем на одну особь более высокие в древостоях либо с высокой, либо с низкой относительной плотностью особой доминирующих видов (RDD).

Постоянство видов в древостоях различных типов
The species constancy in forest stands of various types

Древостой	С высокой RDD (0.68–0.92)										С низкой RDD (0.34–0.54)													
	BL	ANU	ANM	ANL	FON	FOS	AG	QR	QPN	QPS	PN	AI	BL	ANU	ANM	ANL	FON	FOS	AG	QR	QPN	QPS	PN	AI
Доминирующие виды																								
<i>Betula litwinowii</i>	100	14											100	27										
<i>Abies nordmanniana</i>	100	100	100										29	100	100	100	11							
<i>Fagus orientalis</i>	25	41	100	90	100	100		29				21	100	100	100	100	20				35			
<i>Carpinus betulus</i>			17	60	43	83		69	45	19	10	3		4	57	86	95	83	100		55	11		
<i>Castanea sativa</i>					3	78									3		84	6						
<i>Alnus glutinosa</i>					7		100					15			7	6	100							13
<i>Quercus robur</i>																								
<i>Q. petraea</i>					3	44					15				3	6	89							
<i>Carpinus orientalis</i>											20													
<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i>											100													
<i>Alnus incana</i>							6					100						3						100
<i>Salix alba</i>						6						72						17						92
Константные виды																								
<i>Acer trautvetteri</i>	13	14	4										57	36	9									
<i>Sorbus aucuparia</i>	75	9											79	36										
<i>Salix caprea</i>	44												71											
<i>Acer platanoides</i>			17	17		6									17	13	6	5	6					
<i>A. pseudoplatanus</i>			4	3		17	11								9	3	5	6						
<i>Fraxinus excelsior</i>					13	3	3	35		2	10	5				9	29	32		32	9	30		5
<i>Acer campestre</i>					7	5	23	15								13	23	71	50	35	16			5
<i>Ulmus glabra</i>			4		3	3	34	25	10		5	3			9	3	3	40	14	45	7			
<i>Pyrus caucasica</i>						3		30	29							6	6	3	9	58				
<i>Tilia begoniifolia</i>					7	3	3	10		2					9	3	6		27	6	32			
<i>Acer laetum</i>			8		14	17	3	45	16	12						11	11		27	39	14	20		
<i>Prunus avium</i>					3	3	17	3	10	2	10					3	5	11	9	19	7	5		
<i>Sorbus torminalis</i>					3	17		25	52	49	30					3	5		18	45	30	85		
<i>Populus alba</i>											26												26	
<i>P. nigra</i>											31												55	
Редкие виды																								
<i>Pinus brutia</i> subsp. <i>pituyusa</i>										2	40										9			
<i>Quercus pubescens</i>										5		5									27	35		
<i>Robinia pseudoacacia</i>											8												21	
<i>Acer negundo</i>								10															13	
<i>Ulmus minor</i>							3											9						
<i>Juglans regia</i>																								
<i>Populus tremula</i>															4									

Примечание. Цифры в поле таблицы — постоянство, %. Обведены значения доминирующих и содоминирующих видов, а также групп дифференцирующих видов. Полуширинным шрифтом выделены значения постоянства, которые более чем на 10 % выше в древостоях либо с высокой, либо с низкой относительной плотностью доминирующих видов (RDD).



Рис. 2. Древостой с доминированием *Betula litwinowii* (BL): а — общий вид, б — крупный план.
Stand is dominated by *Betula litwinowii* (BL): а — general view, б — close-up view.



Рис. 3. Древоостой с доминированием *Abies nordmanniana* (ANU). Stand is dominated by *Abies nordmanniana* (ANU).



а



б

Древоостой с высокой RDD

Как видно из табл. 3 и рис. 9А, в таких древоостоях средняя для типов RDD варьирует от 0.68 до 0.92. Среди них в среднем наиболее высокими значениями этого показателя характеризуются верхнегорные березовые и пихтовые, а также буковые древоостой МР (0.91–0.92). Несколько ниже RDD в сообществах с преобладанием дуба скального, ольхи черной и сосны черной, еще ниже — в древоостоях с доминированием дуба черешчатого и в буковых СР (0.68–0.70). Относительное участие видов второго ранга на 55–87 % ниже, чем доминантов, поэтому все типы древоостоев являются монодоминантными.

Среднее для типов видовое богатство варьирует от 1.8 до 3.7 вида на 300 м² (табл. 3; рис. 9Б). Наиболее низкое видовое богатство выявлено в верхнегорных пихтарниках и букняках МР (в среднем 1.8 вида), которые одновременно характеризуются и высокой RDD. В первом случае это может быть связано с суровыми условиями произрастания, во втором — с эдификаторными свойствами бука (обильным опадом и формированием кронами деревьев этого вида сильного и равномерного затенения), оказывающими угнетающее действие на другие виды деревьев (Грудзинская, 1953; Орлов, 1953; Долуханов, 1957). Наиболее высокое видовое богатство выявлено в ценозах с доминированием дуба черешчатого, букняках СР и пихтарниках, расположенных на нижнем пределе их распространения (3.1–3.7 вида). Эти сообщества сформированы в относительно благоприятных условиях произрастания и характеризуются наиболее низкой RDD. Таким образом, чем выше RDD, тем в среднем ниже видовое богатство древоостоев, причем связь между средними значениями этих параметров очень тесная ($r = -0.912$, $n = 12$, $P < 0.001$). Однако обратим внимание на то, что березняки верхней границы леса с RDD = 0.91, вопреки ожиданию, характеризуются относительно высоким видовым богатством. Возможно, это связано с высокой общей плотностью древоостоя: в среднем 31.0 дерево на 300 м² (в остальных древоостоях —

Рис. 4. Древоостой с доминированием *Abies nordmanniana* (ANM): а — общий вид, б — крупный план.

Stand is dominated by *Abies nordmanniana* (ANM): а — general view, б — close-up view.

Таблица 3

Характеристика древостоев Западного Кавказа с высокой и низкой относительной плотностью особей доминирующих видов (RDD)

Values of variables in forest stands of the Western Caucasus with high and low relative density of individuals of dominant species (RDD)

Тип древостоя	BL	ANU	ANM	ANL	FON	FOS	AG	QR	QPN	QPS	PN	AI
h	1850–2200	1500–2000	1000–1500	600–1000	400–600	80–1000	100–800	200–350	350–1000	50–500	30–200	200–500
Древостои с высокой RDD												
n	16	22	24	30	37	18	34	20	31	41	20	39
RDD	0.91	0.92	0.77	0.73	0.92	0.68	0.82	0.70	0.85	0.85	0.88	0.78
W	31.0	17.5	20.3	22.5	14.3	19.4	17.8	22.2	20.6	22.6	19.9	24.7
S	2.6	1.8	2.5	3.1	1.8	3.7	2.7	3.5	2.6	2.4	2.3	2.8
N	5	5	8	11	11	8	14	11	8	9	8	10
Древостои с низкой RDD												
n	14	22	23	30	35	19	35	22	31	44	20	39
RDD	0.54	0.50	0.48	0.44	0.51	0.34	0.47	0.44	0.48	0.51	0.48	0.49
W	32.6	27.4	13.3	19.6	14.7	21.1	15.1	22.3	18.6	38.2	24.4	24.6
S	3.6	3.0	2.6	3.1	2.7	4.1	3.9	4.0	4.8	3.6	4.2	3.5
N	6	5	9	11	13	10	13	11	12	12	9	9

Примечание. h — интервал высот над уровнем моря, м; n — число описаний; RDD — относительная плотность особей доминирующего вида; W — плотность древостоя на 300 м²; S — видовое богатство (число видов на 300 м²); N — общее число видов в описаниях.

14.3–24.7 особей) (табл. 3). Известно, что одним из наиболее важных механизмов воздействия доминантов на видовое богатство сообществ является сокращение ими количества ресурсов, доступных для других видов. Чем выше плотность особей доминирующего вида, тем меньше ресурсов остается сопутствующим, тем меньшим числом особей они представлены, тем ниже видовое богатство (MacArthur, Wilson, 1963; Ernest, Brown, 2001; McKane et al., 2002; Kunte, 2008). С другой стороны, чем выше общая плотность древостоя, тем, при равной RDD, большим числом особей будут представлены сопутствующие виды, тем большим может быть число таких видов. О важности этого механизма свидетельствует высокий уровень корреляции между средними значениями этих параметров: $r = 0.930$, $n = 12$, $P < 0.001$.

Общее число видов, попавших в описания монодоминантных древостоев различных типов, варьирует от 5 до 14 (размер видового пула — N) (табл. 3; рис. 9В). Наименьшее число видов (5) зафиксировано в верхнегорных березняках и пихтарниках; среднее (8–9) — в пихтовых лесах верхней части среднегорного пояса (1000–1500 м), а также в древостоях сухих склонов Черноморского побережья (НР); наибольшее (10–14) — в древостоях умеренно теплых и влажных местообитаний (в пихтарниках, расположенных на нижнем пределе их распространения, букняках МР, сообществах с доминированием дуба черешчатого). Считается, что размер видового пула определяется в основном региональными факторами, включая степень изолированности сообществ, скорость и продолжительность видообразования, а также уникальные события истории (Ricklefs, 1987; Cornell, 1993; Zobel et al., 1998; Ricklefs et al., 1999). Это представление не противоречит нашим данным, поскольку в районе исследований наиболее низкими значениями N характеризуются исторически молодые древостои верхнегорных лесов (табл. 3; рис. 9В). Считается, что значительная часть их видов (*Betula litwinowii*, близкая к *B. pubescens* Ehrh., *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*) появилась на Запад-

ном Кавказе только в начале плейстоцена, возможно, — в конце плиоцена (Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980). Однако наличие тесной связи между размером пула и видовым богатством не подтверждается. Например, букняки МР характеризуются относительно высоким значением N, но низким видовым богатством (см. выше); букняки СР и березняки верхней границы леса — наоборот.

Древостои с низкой RDD

RDD в таких древостоях варьирует в пределах от 0.34 до 0.54, преимущественно от 0.44 до 0.50 (табл. 3; рис. 9А). Как видно из табл. 1, большинство сопутствующих видов деревьев в них характеризуется более высокой плотностью особей, чем в древостоях с высокой RDD. В наибольшей степени это различие выражено у видов второго ранга: *Fagus orientalis* (главным образом в пихтовых лесах), *Carpinus betulus* (в лесах с доминированием бука, дуба черешчатого, ольхи черной), *C. orientalis* (в сообществах с доминированием дуба скального), *Salix alba* (в пойменных лесах). У других видов оно, как правило, невелико (в среднем менее одной особи на 300 м²). При этом в одних древостоях при снижении RDD растет плотность особей преимущественно только одного вида: в верхнегорных и среднегорных пихтарниках, древостоях с доминированием дубов скального (НР) и черешчатого; в других — с доминированием бука (СР) и сосны черной — нескольких, но в разной степени. В древостоях с доминированием березы и дуба скального (МР и СР) наблюдается небольшой рост плотности особей большинства сопутствующих видов деревьев. В результате древостои с низкой RDD 7 из 12 типов характеризуются средним участием видов второго ранга всего на 3–12 % ниже, чем доминантов (древостои с доминированием пихты, бука, дубов скального (НР) и черешчатого); 2 типов — на 20 и 23 % (с доминированием ольхи черной и серой); 3 — на 32–38 % (с доминированием березы, дуба скального (МР и СР) и сосны черной).



Рис. 5. Древостой с доминированием *Fagus orientalis* (FON).
Stand is dominated by *Fagus orientalis* (FON).



Рис. 6. Древостой с доминированием *Alnus glutinosa* (AG).
Stand is dominated by *Alnus glutinosa* (AG).

В древостоях с доминированием бука (СР) среднее участие третьего по рангу вида всего на 13 % ниже, чем первого, четвертого — на 19 %. В древостоях остальных типов среднее участие третьего по рангу вида на 32–48 % ниже, чем первого. Строгих границ для разделения монодоминантных и олигодоминантных сообществ не существует. Однако условно древостой с низкой RDD 9 из 12 типов можно рассматривать как преимущественно олигодоминантные (с содоминированием 2, реже — 3–4 видов), 3 (с доминированием березы, дуба скального (МР и СР) и сосны черной) — как преимущественно монодоминантные. Полидоминантность предполагает примерно равное участие всех видов в ценозе. Среди древостоев Западного Кавказа такая структура доминирования практически не встречается.

Разную реакцию сопутствующих видов на снижение RDD в древостоях разных типов, по-видимому, можно объяснить их жизненной стратегией (Grime, 1977; Евстигнеев, 2010), а также степенью пригодности условий среды для произрастания С-стратегов. Так, древостой верхнегорных и среднегорных пихтарников, нижнегорных лесов МР с доминированием *Fagus orientalis* и *Quercus robur*, а также лесов НР с доминированием *Quercus petraea* включают всего 2 вида (доминирующий и один сопутствующий) с признаками С-стратегии и несколько видов с признаками S-стратегии. Соответственно, снижение RDD в таких сообществах сопровождается ростом численности преимущественно всего одного сопутствующего вида. Древостой с доминированием бука (СР), сформированные в наиболее мягких климатических условиях, включают большее число сопутствующих видов с признаками С-стратегии (граб, каштан, дуб скальный), способных суще-

ственно увеличить участие в ценозах при снижении RDD. В лесах с доминированием *Betula litwinowii*, *Quercus petraea* (MP и CP) и *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* среди сопутствующих имеется ряд видов с признаками С- и R-стратегий, однако участки древостоев этих формаций с высокой численностью данных видов встречаются нечасто, скорее всего из-за пессимальных условий для их произрастания (слишком холодно или сухо). В целом же мы видим, что на Западном Кавказе в условиях более благоприятных для произрастания С-стратегов (теплых и влажных) формируются как монодоминантные, так и олигодоминантные древостои; в менее благоприятных — преимущественно монодоминантные.

В сообществах с низкой RDD большинство сопутствующих видов деревьев характеризуется также и более высоким постоянством (табл. 2). В наибольшей степени (более чем на 40 %) постоянство увеличивают: *Carpinus orientalis* в древостоях НР с доминированием дуба скального и сосны черной, *C. betulus* в лесах МР с доминированием бука и дуба черешчатого, *Quercus petraea* в древостоях с доминированием бука (CP) и сосны черной, *Acer trautvetteri* в верхнегорных березняках, *A. campestre* в древостоях с доминированием ольхи черной, *Sorbus torminalis* в лесах с доминированием сосны черной. В древостоях верхнегорных березняков и пихтарников, а также с доминированием сосны черной и дуба скального (MP и CP) в ответ на снижение RDD растет постоянство большинства сопутствующих видов; в древостоях с доминированием ольхи черной и дуба скального (НР) — многих; с доминированием бука (MP) и ольхи серой — 2–3 видов; в древостоях среднегорных пихтарников — ни одного. При этом обратим внимание на то, что в древостоях с доминированием бука (CP) и дуба черешчатого при снижении RDD рост постоянства одних сопутствующих видов сопровождается снижением постоянства других.

Следствием увеличения постоянства видов деревьев является рост локального видового богатства ценозов (табл. 3; рис. 9Б). В среднем для всех древостоев — на 39 % (от

Рис. 8. Древостой с доминированием *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (PN).

Stand is dominated by *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (PN).



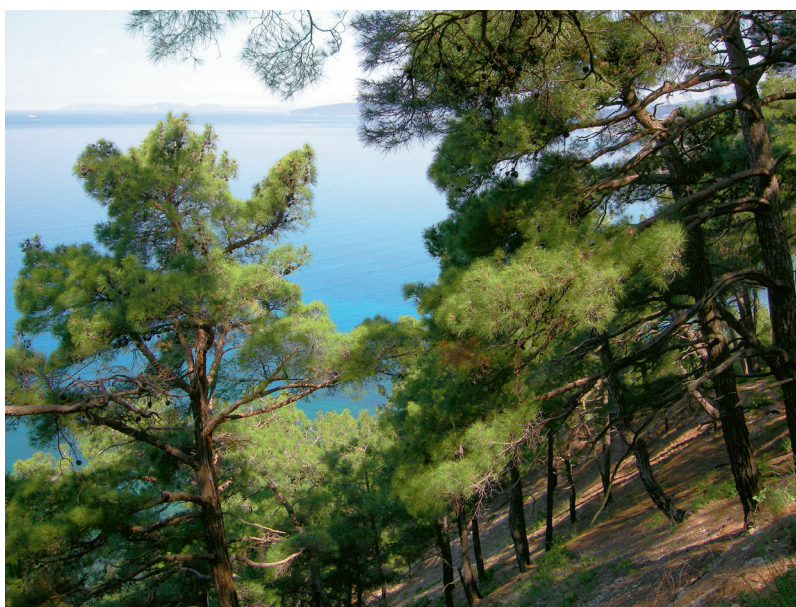
а



б

Рис. 7. Древостой с доминированием *Quercus petraea* (QPN):
а — общий вид, б — крупный план.

Stand is dominated by *Quercus petraea* (QPN): а — general view,
б — close-up view.



Соотношение между относительной плотностью особей доминирующих видов (RDD) и видовым богатством древостоев (S)
Relationships between relative density of individuals of dominant species (RDD) and species richness (S) in forest stands

Тип древостоя	n	r	P	Тип древостоя	n	r	P
BL	30	-0.785	< 0.001	AG	69	-0.671	< 0.001
ANU	44	-0.712	< 0.001	QR	42	-0.659	< 0.001
ANM	47	-0.239	NS	QPN	62	-0.821	< 0.001
ANL	60	-0.307	< 0.05	QPS	85	-0.735	< 0.001
FON	72	-0.697	< 0.001	PN	40	-0.841	< 0.001
FOS	37	-0.388	< 0.05	AI	78	-0.542	< 0.001

Примечание. n — число пробных площадок, r — коэффициент корреляции Пирсона, P — уровень значимости, NS — значение коэффициента корреляции статистически незначимо.

0 до 88 %), в среднем для древостоев, которые остаются монодоминантными, — на 70 %, становятся олигодоминантными — на 29 %. В наибольшей степени видовое богатство увеличивается в верхнегорных пихтарниках, сообществах с доминированием дуба скального (MP и CP) и сосны черной — на 60–90 %. В других типах древостоев рост меньше; в ценозах с доминированием бука (CP) и дуба черешчатого — всего на 10–13 %; видовое

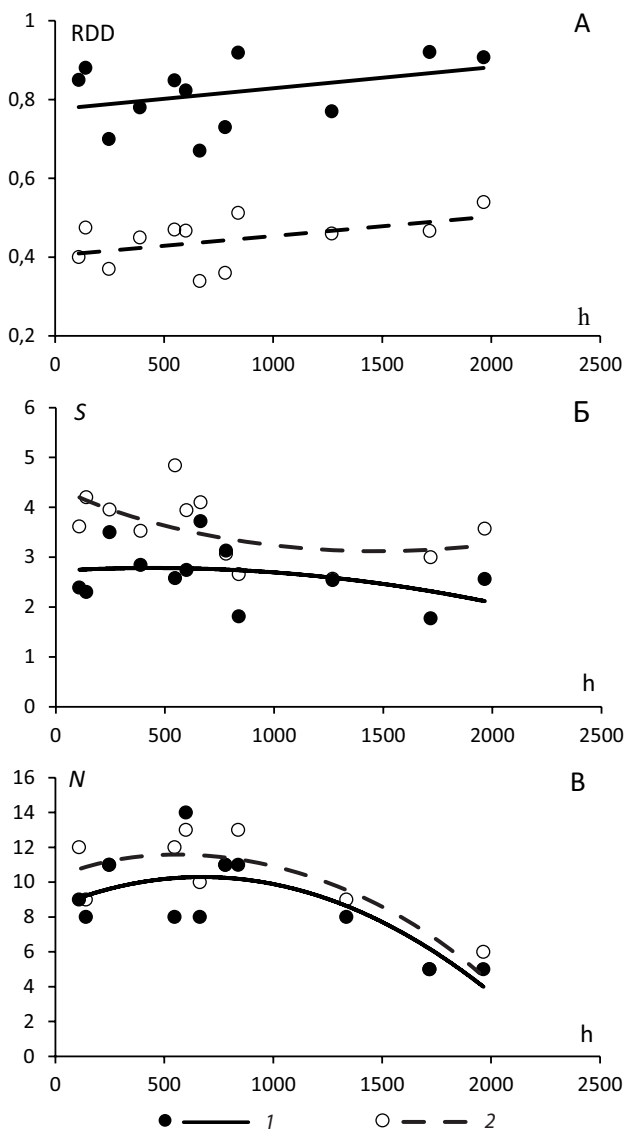


Рис. 9. Изменение относительной плотности особей доминирующих видов — RDD (А), видового богатства — S (Б) и видового пула — N (В) в древостоях вдоль высотного градиента.

h — средняя высота над ур. м. (м) расположения описанных участков. Древостой (на рис. 9 и 10): 1 — с высокой RDD, 2 — с низкой RDD.

Changing the relative density of individuals of dominant species — RDD (A), species richness — S (Б), and species pool size — N (В) in forest stands along the altitudinal gradient.

h — the average see level elevation (m) of the described areas. The forest stands (Fig. 9 and 10): 1 — with high RDD; 2 — with low RDD.

богатство среднегорных пихтарников с высокой и низкой RDD примерно одинаково.

В табл. 4 представлены значения коэффициента корреляции между RDD и видовым богатством (S) древостоев для каждого из рассмотренных нами типов. Из нее следует, что наиболее тесная связь между значениями этих параметров наблюдается в древостоях тех типов, в которых в ответ на ослабление позиции доминанта редко формируется олигодоминантная структура (с доминированием *Betula litwinowii*, *Quercus petraea* (MP и CP) и *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*). Отметим, что эти сообщества приурочены преимущественно к относительно неблагоприятным местообитаниям (холодным или сухим). В типах сообществ более благоприятных местообитаний, где олигодоминантная структура формируется относительно часто, значения коэффициента корреляции ниже и варьируют в широких пределах. В наименьшей степени связь между RDD и S выражена в среднегорных пихтарниках и букняках CP.

Из таблиц 1 и 2 также следует, что снижение RDD практически не способствует проникновению в древостой видов других типов сообществ (кроме *Acer campestre*, который на участках с высокой RDD встречается в 4 типах древостоев, с низкой — в 7). В результате общее число видов, зарегистрированных в древостоях определенных типов с высокой и низкой RDD, оказывается близким (табл. 3; рис. 9В) — как в случае, когда при снижении RDD остается монодоминантная структура ценозов, так и когда формируется олигодоминантная. Исключение составляют древостой с доминированием *Quercus petraea* MP и CP: общее число видов, выявленных в сообществах данного типа с низкой RDD, в полтора раза выше, чем с высокой (12 и 8 видов). Ситуация, когда в результате снижения RDD размер пула древостоев изменяется незначительно, а локальное богатство увеличивается, может свидетельствовать об относительной независимости последних 2 параметров.

Это видно, в частности, из рис. 10. Добавим также, что корреляция между N и средними значениями S в рассмотренных сообществах статистически незначима: $r = 0.318$, $n = 24$.

Возможны 4 причины, почему при снижении RDD виды деревьев практически не проникают в новые типы сообществ: 1) непригодность для их произрастания новых условий сре-

ды (например, условий верхнегорного пояса) — абиотический барьер; 2) значительный рост плотности в древостоях одного или нескольких субдоминантов — биотический барьер; 3) состав сопутствующих видов древостоев многих формаций является очень сходным (табл. 1 и 2); 4) ограниченное число видов, способных произрастать только в нарушенных (осветленных) лесах, как например: *Pyrus caucasica*, *Prunus cerasus*, *Populus tremula*. Последние 2 причины могут быть результатом обедненности видовых пулов древостоев Западного Кавказа. В верхнегорном поясе — из-за их эволюционной молодости; в нижерасположенных поясах — из-за вымирания видов древесных растений в плиоцене и плейстоцене (Жолаковский, 1974; Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980). Причем, поскольку вымирали главным образом стенобионтные и стенохорные виды, оставшиеся характеризуются преимущественно широкими экологическими и пространственными ареалами (Толмачев, 1954; Агаханянц, 1981; Qian et al., 2003). Известно, что умеренные леса Северной Америки и Восточной Азии пострадали в этот период в меньшей степени (Latham, Ricklefs, 1993; Qian et al., 2003). В результате общее число видов деревьев, произрастающих в таких лесах Европы, в 2 раза меньше, чем на восточном побережье Северной Америки, и в 6 раз — чем в Восточной Азии (Latham, Ricklefs, 1993). В частности, например, в древостоях горных широколиственных лесов центральной и северной Японии произрастает 18–34 вида на гектар (учитывались деревья с диаметром на высоте груди более 10 см) (Masaki et al., 1999), что значительно больше, чем в лесах Западного Кавказа.

Выводы

В рассмотренных древостоях Западного Кавказа группа доминантов включает 12 видов (35.3 %), константных видов — 15 (44.0 %), редких — 7 (20.7 %). Среди доминирующих видов широкое распространение имеют 4 (*Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* и *Abies nordmanniana*), остальные (*Betula litwinowii*, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, *Quercus robur* и др.) вне древостоев, где они преобладают, встречаются относительно редко.

Подавляющее большинство сопутствующих видов деревьев в древостоях с низкой RDD имеет более высокую плотность особей, чем с высокой RDD. При этом из 12 рассмотренных нами типов древостоев в 9 при снижении RDD растет плотность преимущественно 1–3 видов, и древостои становятся олигодоминантными. В остальных незначительно увеличивается плотность большинства видов, и они остаются монодоминантными (с доминированием *Betula litwinowii*, *Quercus petraea* (MP и CP) и *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*). Олигодоминантная структура характерна для древостоев, сформированных главным образом в относительно благоприятных условиях среды (теплых и влажных) и включающих в свой состав 2 или большее число видов с признаками С-стратегии.

Древостои с низкой RDD характеризуются более высоким видовым богатством, чем с высокой RDD. В среднем для типов древостоев, в которых

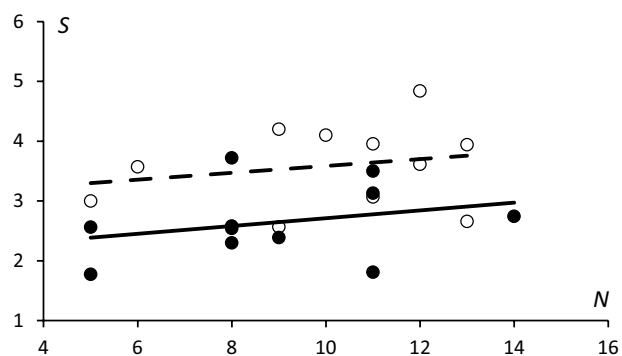


Рис. 10. Соотношение между видовым богатством (S) и размером видового пула (N) в древостоях с высокой и низкой относительной плотностью особей доминирующих видов (RDD).

The relationship between species richness (S) and species pool size (N) in forest stands with high and low relative density of individuals of dominant species (RDD).

редко формируется олигодоминантная структура, оно выше на 70 %. В типах сообществ, где такая структура формируется относительно часто, в среднем — на 29 %. Соответственно, формирование олигодоминантной структуры в древостоях является причиной ослабления связи между RDD и видовым богатством, хотя в разных типах сообществ это выражено в разной степени.

Общее число видов, зарегистрированных в древостоях определенных типов с высокой и низкой RDD, а также с моно- и олигодоминантной структурой, за некоторым исключением оказалось сходным. Ситуация, когда в результате снижения RDD размер пула изменяется незначительно, а локальное богатство увеличивается, может свидетельствовать об относительной независимости последних 2 параметров. Таким образом, видовое богатство древостоев Западного Кавказа на небольших участках более тесно связано со структурой доминирования, чем с размером видового пула.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен В. И. Василевичу (БИН РАН), а также анонимному рецензенту за ознакомление с рукописью и полезные замечания. В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 12-04-00204, 16-04-00228).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О. Е. 1981. Аридные горы СССР. М. 270 с.
 Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. 1961. Краснодар. 467 с.
 Акатов В. В. 2014. Структура доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа: факторы и механизмы // Успехи современной биологии. Т. 134. № 3. С. 257–269.
 Акатов В. В., Чефранов С. Г. 2014. Эффект компенсации плотности в сообществах деревьев Западного Кавказа // Журнал общей биологии. Т. 75. № 1. С. 48–61.
 Бебия С. М. 2002. Пихтовые леса Кавказа. М. 270 с.

- Василевич В. И. 1991. Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
- Василевич В. И. 2014. Видовое разнообразие суходольных лугов Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. Т. 99. № 2. С. 226–236.
- Галушко А. И. 1976. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь. С. 5–130.
- Голгофская К. Ю. 1967. Типы буковых и пихтовых лесов бассейна реки Белой и их классификация // Тр. Кавказ. гос. заповедника. Вып. 9. М. С. 157–285.
- Гребенщиков О. С. 1974. Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа // Бот. журн. Т. 59. № 2. С. 161–172.
- Гребенщиков О. С., Белоновская Е. А., Коротков К. О. 1990а. Темнохвойные леса Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М. С. 63–84.
- Гребенщиков О. С., Шанина А. А., Белоновская Е. А. 1990б. Леса крайней западной части Большого Кавказа // Там же. С. 40–63.
- Грудзинская И. А. 1953. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М. С. 5–187.
- Долуханов А. Г. 1957. Основные формации горных лесов Закавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси. 38 с.
- Долуханов А. Г. 1964. Темнохвойные леса Грузии. Тбилиси. 127 с.
- Долуханов А. Г. 1980. Колхидский подлесок. Тбилиси. 262 с.
- Евстигнеев О. И. 2010. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород. 48 с.
- Зернов А. С. 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М. 664 с.
- Иванченко Т. Е., Царева Д. П., Юрченко В. П., Панов В. Д. 1982. Климат туристских маршрутов Западного Кавказа в бассейнах рек Белая и Шахе. Л. 34 с.
- Коваль И. П., Полежаи П. М., Лидачев И. Н., Алентьев Н. П. 1980. Дубовые леса // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов-на-Дону. С. 49–102.
- Колаковский А. А. 1974. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбил. ин-та леса. Т. 21. Тбилиси. С. 98–115.
- Малеев В. П. 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М. С. 61–144.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.
- Орлов А. Я. 1951. Темнохвойные леса Северного Кавказа. М. 254 с.
- Орлов А. Я. 1953. Буковые леса северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М. С. 244–381.
- Работнов Т. А. 1983. Фитоценология. М. 296 с.
- Ратиани Н. К. 1979. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси. 236 с.
- Рыбак Е. А. 2006. Климатические особенности территории Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэологические исследования Сочинского национального парка — первые итоги первого в России национального парка / Под ред. Б. С. Туниева. М. С. 8–18.
- Стурр С. Г., Барнес Б. В. 1984. Лесная экология. М. 480 с.
- Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л. 156 с.
- Французов А. А. 2006. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lypsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach в бассейне реки Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. № 9. С. 76–85.
- Bengtssons J., Fagerstram T., Rydin H. 1994. Competition and coexistence in plant communities // TREE. Vol. 9. N 7. P. 246–250. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90289-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90289-5)
- Cornell H. V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds Ricklefs R. E., Schluter D. Chicago. P. 243–253.
- Elliot K. J., Swank W. T. 1994. Changes in tree species diversity after successive clearcuts in the southern Appalachians // Vegetatio. Vol. 115. P. 11–18.
- Ernest S. K. M., Brown J. H. 2001. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. Vol. 82. N 8. P. 2118–2132. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2118:НАСТРО\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2118:НАСТРО]2.0.CO;2)
- Francis A., Currie D. J. 1998. Global patterns of tree species richness in moist forests: another look // Oikos. Vol. 81. N 3. P. 598–602.
- Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // The American Naturalist. Vol. 111. N 982. P. 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Huston M. A. 1979. General hypothesis of species diversity // The American Naturalist. Vol. 113. N 1. P. 81–101. <https://doi.org/10.1086/283366>
- Jabot F., Chave J. 2011. Analyzing tropical forest tree species abundance distributions using a nonneutral model and through approximate Bayesian inference // The American Naturalist. Vol. 178. N 2. P. E37–E47. <https://doi.org/10.1086/660829>
- Kardol P., Company C. E., Souza L., Norby R. J., Weltzin J. F., Eitel A. I. 2010. Climate change effects on plant biomass alter dominance patterns and community evenness in an experimental old-field ecosystem // Global Change Biology. Vol. 16. P. 2676–2687. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02162.x>
- Kunte K. 2008. Competition and species diversity: removal of dominant species increases diversity in Costa Rican butterfly communities // Oikos. Vol. 117. N 1. P. 69–76. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16125.x>
- 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. P. 294–315.
- Ma M. 2005. Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors // Oikos. Vol. 111. N 1. P. 192–198. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13049.x>
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. Vol. 17. P. 373–387. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1963.tb03295.x>
- Masaki T., Tanaka H., Tanouchi H., Sakai T., Nakashizuka T. 1999. Structure, dynamics and disturbance regime of temperate broad-leaved forests in Japan // J. Veg. Sci. Vol. 10. P. 805–814.
- McKane R. B., Johnson L. C., Shaver G. R., Nadelhoffer K. J., Rastetter E. B., Fry B., Giblin A. E., Kielland K., Kwiatkowski B. L., Laundre J. A., Murray G. 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // Nature. Vol. 415. P. 68–71. <https://doi.org/10.1038/415068a>
- Munson S. M., Lauenroth W. K. 2009. Plant population and community responses to removal of dominant species in the shortgrass steppe // J. Veg. Sci. Vol. 20. P. 224–232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05556.x>
- Peet R. K., Christensen N. L. 1988. Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina piedmont // Diversity and pattern in plant communities / Eds During H. J., Werger M. J. A., Willems J. H. The Hague. P. 233–245.

- Pitman N. C. A., Terborgh J. W., Silman M. R., Núñez P., Neill D. A., Cerón C. E., Palacios W. A., Aulestia M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests // *Ecology*. Vol. 82. P. 2101–2117. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2101:DADOTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2)
- Qian H., Song J.-S., Krestov P., Guo Q., Wu Z., Shen X., Guo X. 2003. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // *J. of Biogeography*. Vol. 30. P. 129–141. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00807.x>
- Reinhart K. O., Greene E., Callaway R. M. 2005. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. Vol. 28. P. 573–582. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04166.x>
- Ricklefs R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. Vol. 235. P. 167–171. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Ricklefs R. E., Latham R. E., Qian H. 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency // *Oikos*. Vol. 86. N 2. P. 369–373.
- Sasaki T., Lauenroth W. K. 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities // *Oecologia*. Vol. 166. Iss. 3. P. 761–768. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1916-1>
- Shaukat S. S., Khairi M. A., Khan M. A. 1978. The relationships amongst dominance, diversity and community maturity in a desert vegetation // *Pak. J. Bot.* Vol. 10. N 2. P. 183–196.
- Šimová I., Li Y. M., Storch D. 2013. Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *J. of Ecology*. Vol. 101. P. 161–170. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12011>
- Souza L., Weltzin J. F., Sanders N. J. 2011. Differential effects of two dominant plant species on community structure and invasibility in an old-field ecosystem // *J. Plant Ecol.* Vol. 4. P. 123–131. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq027>
- Stirling G., Wilsey B. 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *The American Naturalist*. Vol. 158. N 3. P. 286–299. <https://doi.org/10.1086/321317>
- Wilsey B., Stirling G. 2007. Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities // *Plant Ecol.* Vol. 190. P. 259–273. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9206-4>
- Wright S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence // *Oecologia*. Vol. 130. P. 1–14. <https://doi.org/10.1007/s004420100809>
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C. 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Appl. Veget. Sci.* Vol. 1. P. 55–66.

Получено 2 декабря 2016 г.

SUMMARY

There is an opinion that the pressure of competition in the plant communities of stable and productive habitats leads to the decrease in evenness of structure of species abundance and species richness up to the monopolization of plots by the most successful competitor (Huston, 1979; Bengtsson et al., 1994). Hence, between the species richness of phytocoenoses

and relative density of individuals of dominant species (RDD), negative dependence should be observed. However, according to another view, the number of species and structure of their abundance are determined by the different processes. The number of species is determined by the species pool size and the rate of species immigration, while the abundance structure — by the competition (Stirling, Wilsey, 2001; Ma, 2005; Wilsey, Stirling, 2007). In particular, in some communities a decrease of RDD leads to an increase in abundance of subdominant species and to oligodominant structure. These changes in relative abundance could occur without changes in species richness. Therefore these variables could be weakly related (Ma, 2005; Wilsey, Stirling, 2007; Munson, Lauenroth, 2009). However, it is unclear how widely these scenarios are realized in the plant cover. The aim of our study was to examine the relationship between RDD, the dominance structure as a whole (mono- or oligodominant), the species richness and the size of the species pool in the forest stands of the Western Caucasus.

The data of forest stands were collected in the river basins of the Malaya Laba, Belaya, Sukko, Pshada, Vulan, Nebug, Agoy, Shepsi, Nauzhi, Shakhe, Sochi, Khosta, Mzymta, and some others (altitude: 10–2100 m a. s. l.). In accordance with the scheme of landscape-floristic zoning of the Western Caucasus (Zernov, 2006), the studied stands are located in Novorossiysk, Sochi and Maykop regions (Fig. 1). A significant amount of data was collected in protected areas (Caucasus Biosphere Reserve, Sochi National Park, Bolshoy Tkhach Nature Park, Maykop Botanical Reserve, and others).

The sample plots (300 m²) were set in all the most widespread forest communities (altogether 685). All trees > 6.0 cm dbh were counted in each sample plot. The data were analyzed as follows: 1. types of stands were allocated according to dominant, subdominant and constant species; 2. for each plot the total number of individuals per 300 m² (W), dominance level ($RDD = W_1/W$ where W_1 — individual number of species of first rank), and number of species per plot (S) were calculated; the total number of species (N), that is the size of regional species pool (Zobel et al., 1998) was determined for each type of stands; 3. average density and constancy of species, as well as N and average S , in stands of each type with high and low RDD as well as these in the mono- and oligodominant stands were compared. Also, the relationship between species richness (S) and RDD for each community type were considered.

Based on the dominant and constant species the forest stands were merged into 12 types: BL — stands dominated by *Betula litwinowii* (1850–2200 m a. s. l.); ANU, ANM and ANL — *Abies nordmanniana* (1500–2000, 1000–1500 and 600–1000 m, respectively); FON and FOS — *Fagus orientalis* (on the northern (with absence of *Castanea sativa*, Maykop region, 400–600 m) and southern (with presence of *Castanea sativa*, Sochi region, 80–1000 m) macroslopes of Big Caucasian Ridge); AG and AI — *Alnus glutinosa* and *A. incana* (floodplains, 100–800 m); QR — *Quercus robur* (200–350 m); PN — *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (30–200 m); QPS and QPN — stands with dominated by *Quercus petraea* and the presence (Novorossiysk region, 50–500 m) or absence (Maykop and Sochi regions, 350–1000 m) of *Carpinus orientalis* (Tabl. 1 and 2; Fig. 2–8).

All stands with high RDD (0.68–0.92) are monodominant (Table 1, Fig. 9A). The mean species diversity of stands of specific types (S) varies from 1.8 to 3.7 species per 300 m² (Table 3; Fig. 9Б). The lowest species richness (1.8 species) was found in the upper-mountain fir stands (ANU) and in the low-mountain beech stands (FON); the highest — in ANL, FOS and QR (3.1–3.7 species). The stands with low RDD (0.34–0.54) in relatively severe environments are monodominant (BL, QPN and PN); in relatively favorable ones — mainly oligodominant (Table 1). In forest stands with a low RDD most of species have a higher constancy than in stands with a high RDD (Table 2). Therefore, the first ones are characterized mainly by higher species richness (2.6–4.8 species per 300 m²) (Table 3; Fig. 9Б). On average, for types of stands where the oligodominant structure is not common, it is 70 % higher. In types of communities, where such a structure is formed relatively often, on average by 29 %. Hence, there is a negative correlation between RDD and S in stands of all types (Table 4). However, the Pearson's correlation coefficient in the monodominant stands in harsh habitats (BL, QPN and PN) is higher than in mono- and oligodominant stands in more favorable habitats.

The total number of species recorded in stands with high and low RDD, as well as with mono- and oligominant structure is (with some exceptions) similar: 5–14 species (Table 3; Fig. 9Б). The smallest number of species (5–6) is in the upper-mountain birch (BL) and fir (ANU) stands; average (8–9) — in the fir stands of the upper part of the middle-mountain belt (ANM), as well as in stands on the dry slopes of the Black Sea coast (PN); the largest (10–14) — in stands of moderately warm and humid habitats (ANL, FON, FOS, QR, and others). The situation when the species community richness with high and low RDD

is different, while the size of the species pool is similar, may indicate a relative independence of these parameters (Fig. 10). Thus, the species richness of forest stands of the Western Caucasus on small plots closer linked with structures of dominance, than with species pool size.

REFERENCES

- Bengtsson J., Fagerstram T., Rydin H. 1994. Competition and coexistence in plant communities // *TREE*. Vol. 9. N 7. P. 246–250. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90289-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90289-5)
- Huston M. A. 1979. General hypothesis of species diversity // *The American Naturalist*. Vol. 113. N 1. P. 81–101. <https://doi.org/10.1086/283366>
- Ma M. 2005. Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors // *Oikos*. Vol. 111. N 1. P. 192–198. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13049.x>
- Munson S. M., Lauenroth W. K. 2009. Plant population and community responses to removal of dominant species in the shortgrass steppe // *J. Veg. Sci.* Vol. 20. P. 224–232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05556.x>
- Stirling G., Wilsey B. 2001. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *The American Naturalist*. Vol. 158. N 3. P. 286–299. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq027>
- Wilsey B., Stirling G. 2007. Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities // *Plant Ecol.* Vol. 190. P. 259–273. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9206-4>
- Zernov A. S. 2006. Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza [Flora of the North-Western Caucasus]. Moscow. 664 p. (*In Russian*).
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C. 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Appl. Veget. Sci.* Vol. 1. P. 55–66.