

УДК 574.472

СТРУКТУРА ДОМИНИРОВАНИЯ В ДРЕВОСТОЯХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА: ФАКТОРЫ И МЕХАНИЗМЫ

© 2014 г. В. В. Акатов

Майкопский государственный технологический университет

E-mail: akatovmgti@mail.ru

Рассматриваются возможные причины разного уровня доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа: 1) видовое богатство сообществ в целом; 2) число потенциальных доминантов; 3) условия среды; 4) биоэкологические особенности доминирующих видов; 5) случайные процессы, включая отсутствие конкурентного равновесия. Фактический материал был собран в различных высотных поясах западной части Главного Кавказского хребта на однородных участках лесных фитоценозов площадью 3000 м². Результаты показали, что уровень доминирования в изученных древостоях в наибольшей степени определяется условиями среды и случайными процессами. Роль других факторов менее заметна. Кроме того, из результатов следует, что уровень доминирования в сообществах в среднем отражает общую структуру соотношения численности наиболее важных видов, которая хорошо соответствует геометрической модели. Сделано предположение, что структура доминирования в древостоях лесов (поли-, олиго- и монодоминантность) обусловлена степенью проявления конкурентной асимметрии среди видов, которая определяется условиями среды. Чем хуже условия среды и меньше объем одного из лимитирующих ресурсов, тем значительнее видовая асимметрия, тем выше уровень доминирования.

Ключевые слова: уровень доминирования, видовое богатство, структура, конкурентная асимметрия, древостои, Западный Кавказ.

ВВЕДЕНИЕ

Доминирующие виды оказывают значительное влияние на среду обитания, формирование продукции, видового богатства и консортивных связей в сообществах. Глобальные изменения среды, в том числе накопление в атмосфере углекислого газа, эвтрофирование местообитаний, потепление климата могут оказаться благоприятными для некоторых видов, которые достигнут высокого уровня доминирования в ценозах, будут способствовать снижению их видового богатства (Chase, 2005). Смена аборигенных доминантов на иноземные также может иметь для экосистем самые серьезные последствия (Parker et al., 1999; Неронов, Луцкекина, 2001; Vuets et al., 2002; Reinhart et al., 2005; Chase, 2005; Акатов и др., 2012). С другой стороны, снижение числа видов в сообществах в результате их загрязнения, нарушений или фрагментации может привести к широкому распространению компенсационных процессов, в том числе увеличению обилия доминантов, что в свою очередь может сыграть важную роль в стабилизации функциональных параметров экосистем (Букварева, Алещенко, 2005; Морозов, 2009; Gonzalez, Loreau, 2009).

Несмотря на важность проблемы, представления о природе доминантов и причинах разного их участия в формировании конкретных сообществ остаются противоречивыми. Так, часто высказывается мнение, что степень доминирования в сообществах определяется сочетанием многих факторов, в том числе эколого-биологическими особенностями наиболее многочисленного вида, конкурентными способностями сопутствующих видов и случайными обстоятельствами (Долуханов, 1957; Баканов, 1987; Василевич, 1991; Миркин, Наумова, 1998; Koike, 2001; Pitman et al., 2001; Burnham, 2002; Macia, Svenning, 2005; Anbarashan, Parthasarathy, 2013 и др.). По мнению В.И. Василевича (1991), уровень доминирования в растительных сообществах может также определяться общим числом видов, произрастающих в тех или иных условиях. Чем благоприятнее условия среды и выше видовое богатство сообществ, тем большее число видов способно достигать высокого обилия (то есть стать доминантами) и ниже уровень доминирования каждого из них на конкретных участках. Позже, основываясь на анализе структуры сообществ экстремальных местообитаний (преимущественно зооценозов), Ю.И. Чернов (2005) делает аналогичное пред-

положение: малое число видов создает условия для резкого численного преобладания наиболее “сильных” из них. На узкий круг потенциальных доминантов и высокие значения индекса Бергера–Паркера (0.7–0.9) в маловидовых таксоценозах коллембол, сформированных в крайних условиях существования, обращает внимание Н.А. Кузнецова (2009). По мнению этих авторов, высокий уровень доминирования в маловидовых сообществах можно рассматривать как одну из форм компенсационных процессов.

Существует также предположение, что уровень доминирования в сообществах является проявлением их эмергентности в разных условиях среды (Able, Noon, 1976; Brown et al., 2001; Sugihara et al., 2003; Raybaud et al., 2009; Букварева, Алещенко, 2012). Аргументом в его поддержку являются результаты долговременных наблюдений за сообществами разных систематических групп, которые показывают относительную стабильность структуры распределения численности видов во времени, в то время как их видовой состав и ранги конкретных видов могут значительно меняться (Баканов, 1987; Brown et al., 2001; Nally, 2007; Левич, 2007).

Гипотеза видового богатства, с одной стороны, и гипотезы эмергентности сообществ и биоэкологических особенностей доминирующих видов, с другой, в определенной степени являются альтернативными, поскольку в соответствии с первой из них, видовое богатство сообществ определяет относительное обилие доминирующих видов (чем выше видовое богатство, тем ниже уровень доминирования), а со второй и третьей, наоборот – среда или биологические особенности наиболее сильных конкурентов определяют уровень доминирования в сообществах и, опосредованно, их видовое богатство (Акатов, Перезов, 2011).

В последние годы наблюдается рост интереса экологов к механизмам формирования биологических сообществ (Гиляров, 2010). Однако объектом исследований чаще становятся ценозы со значительным видовым богатством (Pitman et al., 2001; Hubbell, 2005; Jabot et al., 2008; Jabot, Chave, 2009; 2011 и др.). По мнению Макгилла с соавт., эта тенденция не является правильной, поскольку знания об организации многовидовых сообществ нельзя автоматически переносить на простые. Последние к тому же занимают значительную часть поверхности суши и имеют важное экономическое значение (McGill et al., 2007). В настоящей публикации предпринята попытка рассмотреть факторы и механизмы, определяющие структуру доминирования в древостоях лес-

ных фитоценозов Западного Кавказа, которые, хотя и характеризуются наиболее значительным в России варьированием видового богатства, но в среднем состоят из относительно небольшого числа видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследований выбраны древостои лесов, расположенные в бассейнах рек Западного Кавказа (Малая и Большая Лаба, Белая, Наужа, Шахе, Сочи, Хоста и Мзымта), на высоте 80–2050 м н. у. м. Сбор фактического материала осуществлялся в период 2000–2012 гг., в значительной мере в пределах особо охраняемых природных территорий различного статуса (Кавказский биосферный заповедник, Сочинский национальный парк, природный парк “Большой Тхач”, Майкопский ботанический заказник). Для описания древостоев лесных фитоценозов были выбраны их однородные участки площадью около одного гектара, расположенные на разных высотах и характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах каждого такого участка были заложены 10 пробных площадок размером 20 × 15 м. На каждой площадке была определена численность и произведена регистрация видов деревьев с диаметром ствола более 6 см. на высоте груди. Описания были выполнены в лесных сообществах, наиболее распространенных в регионе: в субальпийском березовом и буковом криволесье (доминирующие виды – *Betula litwinowii* Doluch. и *Fagus orientalis* Lipsky); в верхнегорных и среднегорных буково-пихтовых лесах (доминирующие и содоминирующие виды – *Abies nordmanniana* (Steven) Spach и *Fagus orientalis*); в нижнегорных лесах с доминированием и содоминированием *Fagus orientalis*, *Quercus robur* L. и *Q. petraea* L. ex Liebl.; во вторичных лесах с доминированием *Carpinus betulus* L.; в прирусловых лесах (поймы и нижние террасы рек) с доминированием *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *A. incana* (L.) Moench, *Acer campestre* L., *Salix alba* L., *Populus alba* L. и *P. nigra* L. Одно описание было выполнено на участке лесного фитоценоза с доминированием *Taxus baccata* L. Состав и структура этих сообществ описаны в работах Грудзинской (1953); Орлова (1951, 1953), Долуханова (1957), Ковалева (1980), Бебии (2002), Французова (2006) и др. Общее число выбранных и описанных лесных фитоценозов составило 106 участков. Чтобы уменьшить влияние варьирования размера деревьев на результаты исследования, в настоящей работе не анализировались данные по сообществам со значительным участием видов, характеризующихся

в среднем существенно меньшими размерами (сообщества широколиственных лесов колхидского типа с *Vixus colchica* Rojark и субсредиземноморских лесов с *Carpinus orientalis* Miller).

На основе собранного фактического материала были определены значения следующих показателей: P – общее число видов деревьев, зафиксированных на лесных участках определенных формаций (в видовом пуле) – ценотический подход к определению размера видового фонда (Zobel et al., 1998); N – общее число деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди на пробных участках (3000 м²); N_1 – число деревьев доминирующего вида; N_2, N_3, \dots, N_n – число деревьев сопутствующих видов; $D_1 = N_1/N$ – уровень доминирования (относительное обилие) наиболее конкурентоспособного вида; $D_2 = N_2/N, D_3, D_i$; S – число видов деревьев на участках 3000 м². Для определения характера и силы связи между анализируемыми параметрами были использованы методы корреляционно-регрессионного анализа (Лакин, 1980). Расчеты проводились с использованием программ Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика сообществ

Сообщества деревьев Западного Кавказа характеризуются существенным варьированием плотности древостоя, уровня доминирования и видового богатства. Так, на площадках 3000 м² среднее для изученных древостоев число стволов с диаметром более 6 см на высоте груди варьирует от 153 (среднегорный буковый лес) до 279 (субальпийское криволесье). Наиболее значительным размером видового пула (P) характеризуются древостои нижнегорных лесов с доминированием *Quercus robur*, *Carpinus betulus* и *Alnus incana* (20–21 вид), средним – нижнегорных лесов с преобладанием *Quercus petraea*, *Fagus orientalis* и *Alnus glutinosa* (17–19 видов), наиболее низким – верхнегорных и субальпийских лесов с доминированием *Fagus orientalis*, *Abies nordmanniana* и *Betula litwinowii* (5–6 видов). Среднее для типов сообществ число видов на 3000 м² варьирует от 3.4 до 9.3, на конкретных участках – от 2 до 15 видов. Средний для типов сообществ уровень доминирования наиболее конкурентоспособного вида на участках (D_1) варьирует от 0.44 до 0.85, на конкретных участках – от 0.19 до 0.97. Относительно высокими значениями этого показателя характеризуются древостои субальпийских и верхнегорных лесов (0.77–0.85), относительно низкими –

нижегорных лесов с доминированием *Quercus robur* и *Carpinus betulus* (0.44). Наиболее низкий уровень доминирования был зафиксирован в прирусловых лесах с преобладанием *Acer campestre* (0.19), *Populus alba* (0.23) и *Taxus baccata* (0.24).

Факторы варьирования уровня доминирования

Рассмотрим по порядку вероятные причины варьирования относительного обилия доминантов на участках сообществ.

Видовое богатство. Из соотношения между видовым богатством (S) и относительным обилием доминирующего вида (D_1) в древостоях лесных фитоценозов Западного Кавказа (рис. 1) следует, что между данными параметрами имеется значительная корреляционная связь ($n = 105$; $r = -0.676$; $p < 0.001$). Однако, как было показано выше, это не может служить доказательством влияния S на D_1 поскольку остается неясным, какой из параметров является независимым.

Для лучшего понимания характера связи между S и D_1 для каждого из 106 участков леса были смоделированы по два варианта структуры обилия видов, предполагающих разную роль параметра S в ее формировании.

В основу первого варианта была положена модель Макаурта:

$$N_i = N/S \sum 1/(S - i + 1), \quad (1)$$

где i – ранг вида в последовательности от наименее значимого к наиболее значимому виду, S – число видов, N – общее число особей, N_i – число особей вида i -го ранга. Знак суммы означает суммирование значений $1/(S - i + 1)$ для всех видов от ранга 1 до ранга i (Уиттекер, 1980). В соответствии с этой моделью, доля особей каждого из видов от общего числа особей, а соответственно, и доля используемых ими ресурсов,

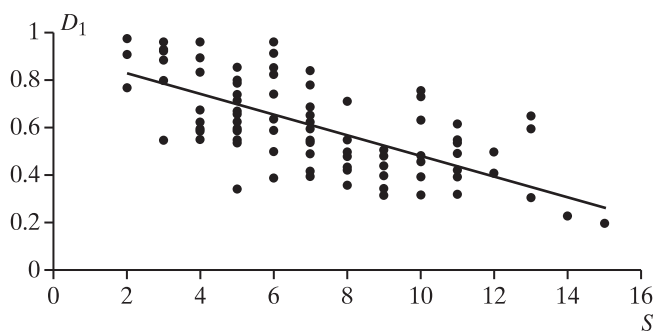


Рис. 1. Соотношение между видовым богатством (S) и уровнем доминирования (D_1) в древостоях лесов Западного Кавказа.

Таблица 1. Характеристика древостоев лесных фитоценозов

Доминирующие виды и сильные конкуренты	Высота н.у.м., м	<i>n</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>D</i> ₁
<i>Betula litwinowii</i>	1850–2200	5	6	278.4 (206–340)	4.0 (3–6)	0.85 (0.63–0.96)
<i>Acer trautvetteri</i>						
<i>Abies nordmanniana</i>	1500–2000	4	5	170.0 (135–203)	3.5 (2–5)	0.79 (0.59–0.92)
<i>Fagus orientalis</i>						
<i>Fagus orientalis</i>	1500–1800	7	5	224.1 (152–380)	3.4 (2–5)	0.77 (0.59–0.92)
<i>Abies nordmanniana</i>						
<i>Abies nordmanniana</i>	700–1500	6	11	177.7 (109–301)	6.3 (5–8)	0.73 (0.60–0.85)
<i>Fagus orientalis</i>						
<i>Fagus orientalis</i>	650–1400	9	13	152.6 (87–222)	5.0 (2–7)	0.64 (0.53–0.97)
<i>Abies nordmanniana,</i> <i>Carpinus betulus</i>						
<i>Fagus orientalis</i>	(80–600)	5	18	165.4 (134–225)	6.2 (5–7)	0.70 (0.62–0.84)
<i>Castanea sativa,</i> <i>Acer campestre,</i> <i>Carpinus betulus,</i> <i>Quercus petraea</i>						
<i>Carpinus betulus</i>	450–1000	11	21	175.4 (80–257)	8.5 (5–13)	0.52 (0.39–0.75)
<i>Quercus petraea,</i> <i>Fagus orientalis,</i> <i>Castanea sativa,</i> <i>Acer campestre</i>						
<i>Quercus petraea</i>	300–750	8	17	210.0 (131–312)	7.8 (4–13)	0.62 (0.30–0.96)
<i>Carpinus betulus,</i> <i>Fagus orientalis</i>						
<i>Carpinus betulus</i>	200–300	14	20	223.8 (154–270)	8.5 (5–13)	0.44 (0.35–0.55)
<i>Quercus robur,</i> <i>Acer campestre,</i> <i>Fraxinus excelsior</i>						
<i>Quercus robur</i>	200–350	11	20	239.2 (165–286)	9.2 (6–13)	0.44 (0.31–0.59)
<i>Carpinus betulus,</i> <i>Fraxinus excelsior</i>						
<i>Taxus baccata</i>	210	1	–	186.0	13.0	0.24
<i>Fagus orientalis,</i> <i>Carpinus betulus,</i> <i>Fraxinus excelsior</i>						
<i>Alnus glutinosa</i>	200–350	6	19	182.2 (144–251)	9.3 (7–11)	0.61 (0.49–0.83)
<i>Carpinus betulus,</i> <i>Acer campestre</i>						
<i>Alnus incana</i>	200–350	9	21	230.1 (163–303)	7.6 (5–11)	0.63 (0.34–0.95)
<i>Alnus glutinosa,</i> <i>Carpinus betulus,</i> <i>Acer campestre,</i> <i>Salix alba,</i> <i>Populus alba,</i> <i>Robinia pseudoacacia</i>						
Прирусловые леса в целом	Поймы и ниж- ние террасы рек	25	31	207.7 (88–360)	8.6 (3–15)	0.55 (0.19–0.95)
<i>Alnus glutinosa,</i> <i>A. incana,</i> <i>Carpinus betulus,</i> <i>Acer campestre,</i> <i>Salix alba,</i> <i>Populus alba P. nigra,</i> <i>Taxus baccata</i> и др.						

Примечание. *n* – число участков; *P* – число видов деревьев в видовом пуле сообществ; *N* – средние (в скобках – предельные) значения стволов деревьев с диаметром более 6 см на высоте груди на участках 3000 м²; *S* – число видов деревьев на участках 3000 м²; *D*₁ – уровень доминирования наиболее конкурентоспособного вида.

может быть представлена отрезками прямой, разделенной случайно расположенными точками. Она предполагает, что структура относительного обилия видов формируется в результате случайных процессов и определяется единственным параметром – S (Мэггаран, 1992; Шитиков и др., 2011). В соответствии с этой моделью, снижение видового богатства сообществ должно вести к перераспределению ресурсов между оставшимися видами случайным образом и росту их численности. Поэтому данный механизм вполне соответствует представлению о компенсационных процессах и существенном влиянии видового богатства на численность видов, в том числе доминирующих. При моделировании ценозов в соответствии с этим вариантом, в качестве исходных мы использовали данные по числу видов (S) и общему числу особей (N) на участках. На их основе, используя формулу (1), были определены ожидаемые значения численности доминирующего и сопутствующих видов деревьев (N_1, N_2, \dots, N_n) и их относительная численность (D_1, D_2, \dots, D_n) на участках.

В основу второго варианта была положена модель геометрического распределения видов Мотомуры:

$$N_i = N_1 (1 - K)^{i-1}, \quad (2)$$

где i – ранг вида (чем ниже численность, тем выше ранг); $K = N_1/N$, а $(1 - K) = N_{i-1}/N_i$; N_1 – число особей 1-го, самого многочисленного вида; N – общее число особей (по: Уиттекер, 1980; Мэггаран, 1992). Она предполагает, что на участках сообществ каждый вид в порядке снижения численности (увеличения ранга) использует постоянную K -ую часть ресурсов сообщества, не использованных более сильными конкурентами. В соответствии с этой моделью, по мере ухудшения условий среды виды всех рангов должны последовательно (от ранга к рангу) использовать большую, чем ранее, долю оставшихся ресурсов (K), следствием чего является сокращение числа видов в ценозах. Поэтому соответствие фактических данных этой модели может свидетельствовать о значительном влиянии уровня доминирования в сообществах на их видовое богатство. При моделировании фитоценозов, в соответствии с этим вариантом, в качестве исходных данных мы использовали фактические значения N и N_1/N . На их основе путем построения геометрической прогрессии были определены ожидаемые значения видового богатства (S), численности сопутствующих видов деревьев (N_2, N_3, \dots, N_n) и их относительное обилие (D_2, D_3, \dots, D_n) на участках. При этом ожидаемые значения S соответствовали

числу видов в модельном сообществе с числом особей ≥ 1 .

Соотношения между видовым богатством, относительным обилием доминирующего вида (D_1) и наиболее обильных сопутствующих видов ($D_2 - D_4$) были получены путем аппроксимации результатов численных экспериментов полиномиальной (2-й и 3-й степени) функцией. Решение ограничить анализ только четырьмя наиболее значимыми видами связано с распространенным мнением о разных механизмах сосуществования в сообществах фоновых и малочисленных видов. Предполагается, что соотношение численности первых определяется конкуренцией за ресурсы и пространство, а вторых – случайными процессами (Logeau, 1992; Булгаков и др., 2003; Шитиков и др. 2011; Миркин, Наумова, 2012). При этом следует отметить, что доля общей численности видов первых четырех рангов от общего числа особей на описанных участках древостоев составила в среднем 93% (от 62 до 100%).

Результаты численных экспериментов показывают, что в модельных сообществах первого типа снижение S сопровождается ростом значений D_1 , стабильностью D_2 и стабильностью с последующим снижением значений D_3 и D_4 . (при $S < 5$ и 7 видов, соответственно) (рис. 2, а). В модельных сообществах второго типа снижение числа видов в ценозах сопровождается ростом относительного

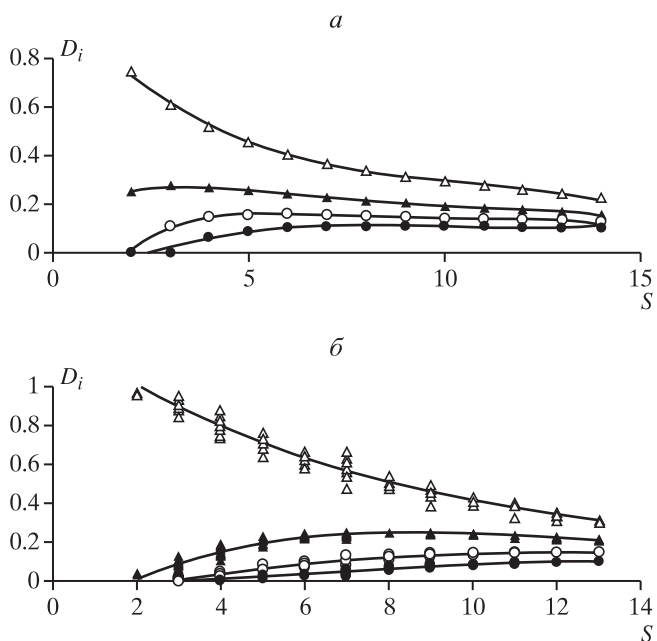


Рис. 2. Ожидаемые соотношения между видовым богатством (S) древостоев и относительной численностью видов первых четырех рангов ($D_1 - D_4$) в соответствии с моделью Макауртура (а) и Мотомуры (б). Здесь и на рис. 3–5: $\Delta - D_1$; $\blacktriangle - D_2$; $\circ - D_3$; $\bullet - D_4$.

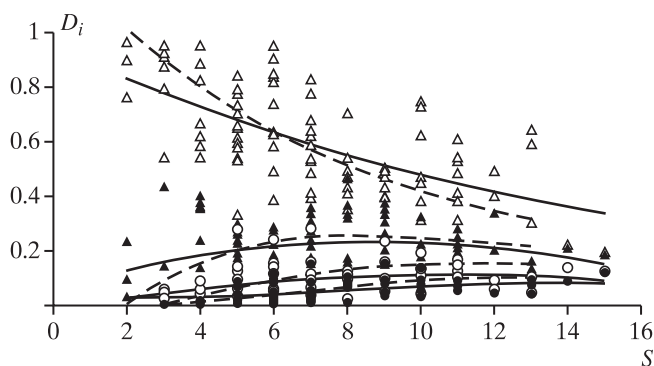


Рис. 3. Фактические и ожидаемые соотношения между видовым богатством (S) древостоев и относительной численностью видов первых четырех рангов (D_1 – D_4). Здесь и на рис. 4–5: сплошные линии регрессии построены на основе фактических данных, пунктирные – ожидаемые в соответствии с моделью Мотомуры.

обилия видов первого ранга; сначала стабильностью (до $S = 8$ видам), а затем снижением относительного обилия видов второго ранга и снижением значений этой характеристики у видов более низких рангов (Рис. 2, б). При этом уровень доминирования в маловидовых сообществах второго типа, по сравнению с сообществами первого, существенно выше.

Визуальное сопоставление фактических соотношений между значениями D_1 – D_4 с модельными показывает, что они лучше соответствуют модели Мотомуры, чем Макартура (Рис. 2, 3). Количественно, это соответствие оценивалось методом наименьших квадратов (Смуров и др., 2002). Результаты расчетов показывают, что сумма квадратов отклонений фактических значе-

ний D_i от, соответствующих модели Мотомуры, существенно меньше, чем Макартура (Табл. 2). Это подтверждает вывод, сделанный на основе визуального анализа.

Таким образом, соотношение между видовым богатством и уровнем доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа лучше описывается моделью, которая предполагает влияние уровня доминирования на видовое богатство, а не наоборот. Соответственно, мы не нашли подтверждения, что видовое богатство оказывает прямое влияние на структуру доминирования описанных сообществ.

Число потенциальных доминантов. Влияние видового богатства на уровень доминирования может быть косвенным – через число видов в видовых пулах сообществ, способных достигать высокой численности (Долуханов, 1957; Василевич, 1991). По мнению В.И. Василевича, данный механизм более характерен для сообществ со значительным видовым богатством, например, для древесного яруса дождевых тропических лесов, но нельзя исключить его проявление и в некоторых умеренных широколиственных лесах (Василевич, 1991).

С целью проверки этого предположения мы оценили уровень связи между размером видового пула сообществ определенных типов (P), числом наиболее конкурентоспособных видов деревьев в них (S_d) и средней относительной численностью доминирующих видов (D_1). К наиболее конкурентоспособным в пределах определенного типа сообществ были отнесены виды, которые хотя бы на одном из участков ценозов данного типа

Таблица 2. Ожидаемое и фактическое соотношение между видовым богатством (x) и относительной численностью видов деревьев первых четырех рангов (y)

y	Тип модели	Уравнение	R^2	$\sum(y_i - y_{im})^2$
D_1	Макартура	$y = -0.0005x^3 + 0.0157x^2 - 0.1809x + 1.0319$	0.997	6.096
	Мотомуры	$y = -0.0002x^3 + 0.0081x^2 - 0.1509x + 1.2850$	0.967	2.454
	Эмпирическая	$y = 0.0013x^2 - 0.0592x + 0.9433$	0.393	–
D_2	Макартура	$y = 0.0002x^3 + 0.004x^2 - 0.0175x + 0.2478$	0.976	1.482
	Мотомуры	$y = 0.0004x^3 + 0.0144x^2 - 0.1485x - 0.2385$	0.938	1.253
	Эмпирическая	$y = -0.0023x^2 + 0.0401x + 0.0579$	0.075	–
D_3	Макартура	$y = 0.0036x^3 + 0.0468x^2 - 0.2564x - 0.3392$	0.966	0.658
	Мотомуры	$y = -0.0018x^2 + 0.0437x - 0.1099$	0.965	0.345
	Эмпирическая	$y = -0.0012x^2 + 0.0253x - 0.0241$	0.153	–
D_4	Макартура	$y = 0.0003x^3 - 0.0083x^2 + 0.0837x - 0.1591$	0.943	0.628
	Мотомуры	$y = -0.0005x^2 - 0.0202x - 0.0676$	0.953	0.104
	Эмпирическая	$y = -0.0001x^3 + 0.0025x^2 - 0.0125x + 0.0456$	0.218	–

Примечание. $\sum(y_i - y_{im})^2$ – сумма квадратов отклонений фактических значений $D_i(y_i)$ от рассчитанных на основе моделей Макартура и Мотомуры (y_{im}).

достигали относительно высокой численности (не менее 10% от общего числа особей на участке) и при этом хотя бы на каком-то участке в пределах Западного Кавказа доминировали (табл. 1). Наибольшее число сильных конкурентов находится в прирусловых лесах с доминированием *Alnus incana* (7); 4-5 таких видов присутствуют в нижнегорных буковых и грабовых лесах; по 3 – в среднегорных букняках, а также в лесах с доминированием дубов и ольхи черной; по 2 – преимущественно в верхнегорных и субальпийских лесах. Расчеты показали, что между значениями P и S_d имеется статистически значимая положительная корреляция ($n = 12$, $r = 0.741$, $R^2 = 0.550$, $P < 0.05$), а между S_d и D_1 – отрицательная, но статистически не значимая ($n = 12$, $r = -0.426$, $R^2 = 0.181$). По крайней мере, объем выборки (число типов сообществ) оказался недостаточным, чтобы во втором случае отбросить нулевую гипотезу даже при $P < 0.1$. Таким образом, мы не можем полностью исключить влияние числа потенциальных доминантов на относительную численность видов первого ранга, но и не обнаружили доказательств в пользу предположения о значительной роли этого фактора.

Условия среды. Как и в любой горной системе, на Западном Кавказе наиболее сильно условия среды меняются с высотой над уровнем моря. Поэтому представляло интерес рассмотреть, как изменяются значения D_1 – D_4 на высотном градиенте (рис. 4; табл. 3). Результаты такого анализа позволили сделать следующие заключения: 1) с увеличением высоты над уровнем моря относительная численность доминирующих видов (D_1) в среднем растет; 2) относительная численность видов более низких рангов (D_2 – D_4), напротив, падает; 3) характер связи между высотой и значениями этих показателей хорошо соответствует рассчитанным на основе геометрической модели. Таким образом, высотные изменения уровня доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа в значительной мере являются отра-

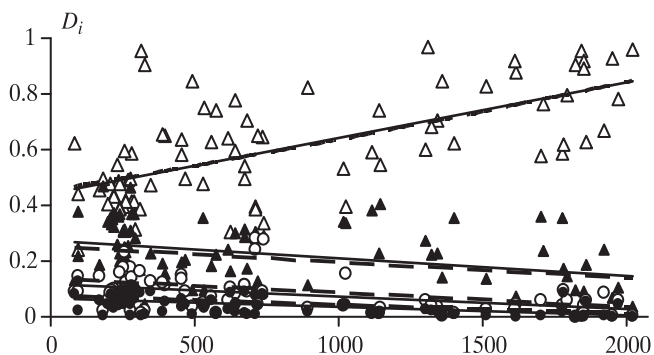


Рис. 4. Фактические и ожидаемые соотношения между высотой над уровнем моря и относительной численностью видов первых четырех рангов (D_1 – D_4).

жением изменения структуры численности видов в целом. В связи с этим следует отметить, что и ранее (Whittaker, 1965; McGill et al., 2007) указывалось на хорошее соответствие структуры доминирования в древостоях умеренных и бореальных лесов геометрическому распределению, как и на рост степени неравномерности в распределении особей между видами организмов на высотном градиенте.

Биологические особенности доминантов. Известно, что виды любых организмов, отличаются друг от друга по конкурентоспособности. Для разных видов деревьев такое различие может существенно влиять на уровень их доминирования в древостоях лесных фитоценозов (Долуханов, 1957; Василевич, 1991; Pitman et al., 2001; Koike, 2001; Svenning et al., 2004; Евстигнеев, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Акатов и др., 2012 и др.). Для оценки роли биологических особенностей господствующих видов в определении уровня их доминирования (D_1) в лесах Западного Кавказа, сопоставляли значения параметра D_1 разных видов в сообществах, расположенных примерно в одном и том же высотном диапазоне и на сходных местообитаниях (табл. 1). Различия в уровне доминирования в сравниваемых сообществах не-

Таблица 3. Ожидаемое и фактическое соотношение между высотой над уровнем моря (x) и относительной численностью видов деревьев первых четырех рангов (y)

y	Тип модели	Уравнение	R^2	r^*
D_1	Эмпирическая	$y = 0.0002x + 0.4409$	0.417	0.646
D_2	Эмпирическая	$y = -0.0000x + 0.2738$	0.124	-0.352
	Мотомуры	$y = -0.0000x + 0.2470$	0.284	-0.533
D_3	Эмпирическая	$y = -0.0000x + 0.1160$	0.179	-0.423
	Мотомуры	$y = -0.0000x + 0.1331$	0.425	-0.652
D_4	Эмпирическая	$y = -0.0000x + 0.0627$	0.180	-0.424
	Мотомуры	$y = -0.0000x + 0.0734$	0.396	-0.629

Примечание. * – все значения коэффициента корреляции (r) статистически значимы ($P < 0.001$), $n = 91$.

высокое. В частности, в верхнегорных лесах уровень доминирования *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* в среднем равен, соответственно, 0.79 и 0.77; в среднегорных лесах с доминированием тех же видов – 0.73 и 0.64; в нижнегорных сообществах с доминированием *Quercus robur* и *Carpinus betulus* – 0.44; в пойменных лесах с доминированием *Alnus incana* и *A. glutinosa* – 0.63 и 0.61. Более существенными являются различия в значениях данного параметра в древостоях, расположенных на верхнем пределе нижнегорного пояса (400–600 м н. р. м.): в лесах с доминированием *Carpinus betulus* – 0.52, *Quercus petraea* – 0.62, *Fagus orientalis* – 0.70. Однако разный уровень доминирования *Fagus orientalis* и *Quercus petraea* может быть связан с различием в условиях среды на местообитаниях, где они доминируют: бук – на слабо освещенных и влажных участках склонов, дуб – на хорошо прогреваемых и сухих (Грудзинская, 1953).

Граб *Carpinus betulus*. обычно преобладает на нарушенных участках леса, где исходно доминировали *Quercus robur* и *Fagus orientalis*. Как следует из наших данных, смена этим видом дуба черешчатого не привела к существенному изменению уровня доминирования, а бука восточного – к его снижению. Это может свидетельствовать о примерно равной конкурентоспособности *Carpinus betulus* и *Quercus robur*, но более высокой – *Fagus orientalis*. И.А. Грудзинская (1953) обратила внимание, что граб и дуб черешчатый имеют ряд преимуществ друг перед другом. Так, граб характеризуется большей теневыносливостью, а также способностью создавать мощную и плотную подстилку. С другой стороны, дуб менее требователен к аэрации почвы, более долговечен и характеризуется более быстрым ростом. Высокую виолентность бука связывают с обильным опадом и с формированием сильного и равномерного затенения кронами деревьев этого вида, что оказывает угнетающее действие на другие виды деревьев (Грудзинская, 1953; Орлов, 1953; Долуханов, 1957).

С целью исключить влияние разного положения ценозов на высотном градиенте при сравнении относительной численности доминантов, были выполнены следующие операции: 1) для участков древостоев, расположенных на склонах, определены параметры уравнения линейной регрессии, описывающей соотношение между значениями D_1 и высотой н.у.м. (табл. 3); 2) рассчитаны значения D_1 , предсказанные данным уравнением; 3) вычислены отклонения фактических значений от предсказанных (остатки); 4) рассчитаны средние значения остатков для участков древостоев

с доминированием определенного вида дерева. В результате преимущественно положительные отклонения уровня доминирования (остатки) были выявлены в сообществах с преобладанием *Quercus petraea* (в среднем 0.047), *Fagus orientalis* (0.018) и *Abies nordmanniana* (0.002); отрицательные – на участках березового криволесья (–0.037), в лесах с преобладанием *Carpinus betulus* (–0.072) и *Quercus robur* (–0.072). Однако в целом разница между средними для типов сообществ значениями остатков во всех случаях небольшая. При этом нельзя исключить предположение, что она может быть связана с различиями условий среды, не обусловленными высотой над уровнем моря. Например, *Quercus robur* (–0.072) доминирует на местообитаниях с достаточным или даже избыточным увлажнением, *Q. petraea* (0.047) – с недостаточным увлажнением (Грудзинская, 1953).

Конкурентное равновесие и другие факторы. Несмотря на хорошее в среднем соответствие фактических значений относительной численности видов различных рангов ($D_1 - D_4$) значениям, рассчитанным на основе геометрической модели, данные по конкретным участкам древостоев характеризуются значительным варьированием относительно как модельных кривых, так и эмпирических линий регрессии (рис. 3, 4). Например, высота н.у.м. определяет только около 40% варьирования значений D_1 . Поскольку существенного влияния на уровень доминирования таких факторов как видовое разнообразие сообществ, число сильных конкурентов и биоэкологические особенности доминантов обнаружить не удалось, можно предположить, что варьирование значений этого параметра в значительной мере связано с другими факторами, которые можно рассматривать как случайные. Кроме того, удовлетворительное соответствие структуры численности видов той или иной модели возможно лишь при достижении ими состояния конкурентного равновесия (Huston, 1979; Пузаченко, 2006; Ulrich, 2008). Однако известно, что в большинстве случаев сообщества находятся в неравновесном состоянии из-за периодических нарушений (Долуханов, 1957; Huston, 1979; Баканов, 1987; Hart, 1990; Булгаков и др., 2003; Hubbell, 2005; Евстигнеев, 2010).

Конкурентная асимметрия и структура доминирования

На основе полученных результатов можно предположить, что уровень доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа не является изолированным событием, а в значительной степени отражает общую структуру численности ви-

дов, по крайней мере, наиболее высоких рангов. Эта структура регулируется условиями абиотической среды, возможно, конкурентоспособностью господствующих видов и в среднем хорошо соответствует геометрической модели. Каков же механизм ее формирования? В качестве ответа на данный вопрос было предложено значительное число объяснений, в том числе гипотезы перехвата ниш (Уиттекер, 1980), иерархического строения сообществ (Kolasa, Biesiadka, 1984; Kolasa, 1989), линейности в потреблении видами единственного ресурса (Пузаченко, 2006; Левич, 2007) и другие (Пузаченко, Пузаченко, 1996; Ferreira, Petreire-Jr., 2008). Однако, несмотря на значительные усилия, биологическая причина геометрического распределения обилия видов, все еще остается мало-понятной (Sugihara et al., 2003; Гиляров, 2010). На основе представленных выше результатов можно сделать попытку объяснить данное явление следующим образом:

1. Виды обладают некоторыми особенностями, которые обуславливают их разную конкурентоспособность за ресурсы и пространство на конкретных участках – видовую (конкурентную) асимметрию (Maurer, McGill, 2004; Chase, 2005; McGill et al., 2007; Carnicer et al., 2008; Comita et al., 2010; Евстигнеев, 2010; Гиляров, 2010 и др.). Например, у деревьев в качестве конкурентно значимых видовых особенностей (признаков) могут выступать продолжительность жизни, скорость роста, форма кроны и корневой системы, способность к вегетативному размножению, теневыносливость, засухоустойчивость и многие другие (Долуханов, 1957; Работнов, 1983; Спурр, Барнес, 1984; Евстигнеев, 2010). Причем в различных типах сообществ и при разных условиях наиболее важными могут оказаться признаки разных типов адаптивных стратегий (life history) (Graim, 1979, 2001, по: Онипченко, 2011; Marquet et al., 2004).

2. Конкурентная асимметрия усиливается с ухудшением условий среды и/или снижением количества одного из лимитирующих ресурсов. В многовидовых ценозах благоприятных местообитаний в результате разнонаправленного отбора шансы на успех у видов с разными жизненными стратегиями и экологическими характеристиками могут уравниваться. Поэтому в них действуют преимущественно нейтральные механизмы формирования структуры численности видов (Hubbell, 2001, 2005; Maurer, McGill, 2004; Gaston, Chown, 2005; Букварева, Алещенко, 2012). Но чем жестче условия среды, тем сильнее проявляются особенности видов и асимметрия в их взаимоотношениях, тем значительнее влия-

ние этих особенностей на исход конкуренции. В настоящее время представление о континууме в соотношении роли “нейтральных” и “нишевых” механизмов (то есть конкурентной симметрии и асимметрии) в формировании разных типов сообществ поддерживается многими экологами (Maurer, McGill, 2004; Гиляров, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Букварева, Алещенко, 2012). На популяционном уровне аналогичные процессы были отмечены Бигонем с соавт. (1989) – обострение внутривидовой конкуренции за ресурсы ведет к усилению индивидуальных различий между особями и к асимметрии в их отношениях в популяциях как растений, так и животных.

3. Чем выше конкурентоспособность вида, тем значительнее его участие (численность, биомасса) в формировании сообщества (Работнов, 1983; Levine, Rees, 2002; Harpole, Tilman, 2006). Причем конкурентные преимущества видов могут дополнительно усиливаться наличием в ценозах положительных обратных связей, то есть, когда высокая численность способствует еще большему увеличению численности (Василевич, 1991).

Таким образом, ухудшение условий среды, способствует усилению конкурентной асимметрии и появлению положительных обратных связей, что приводит к существенному различию в объеме ресурсов и пространства, используемых видами, и, соответственно, к разной численности (N_i) и доли относительного участия в формировании сообществ (D_i). Причем, каждый из видов пытается захватить большую долю ресурсов (K), не использованных более сильными конкурентами. Это обуславливает в среднем равные значения K у видов различных рангов в сообществах одного типа и разные значения этого параметра в сообществах, сформированных в разных условиях среды. Среди сопутствующих видов, аналогичные процессы можно ожидать и в случае внедрения в сообщества новых доминантов, оказывающих более сильное влияние на среду обитания и использующих большую долю ее ресурсов, чем прежние (Акатов и др., 2012).

Полидоминантные, олигодоминантные и монодоминантные сообщества

Полидоминантность, олигодоминантность и монодоминантность означают разное соотношение в сообществах численности нескольких наиболее обильных видов. Их возникновение обычно объясняют на основе тех же гипотез, что и варьирование уровня доминирования (Долуханов, 1957; Василевич, 1991; Pitman et al., 2001;

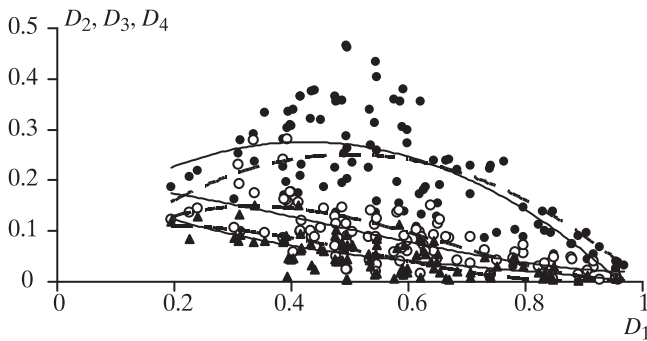


Рис. 5. Фактические и ожидаемые соотношения между относительной численностью видов деревьев первого (D_1) и последующих трех рангов ($D_2 - D_4$).

Чернов, 2005; Anbarashan, Parthasarathy, 2013). Однако, если механизм сосуществования видов, изложенный выше, является верным, то формирование разных структур доминирования можно объяснить еще одним способом – изменением экологической значимости видовых особенностей и, как следствие, степени конкурентной асимметрии, на градиенте “суровости” условий среды или объема лимитирующих ресурсов.

В качестве иллюстрации рассмотрим характер соотношения между относительной численностью видов первого (D_1) и трех последующих рангов ($D_2 - D_4$) в древостоях лесов Западного Кавказа (рис. 5). Последние, предположительно, отражают структуру доминирования в равновесных сообществах.

Из опубликованных данных следует, что в сообществах, сформированных в наиболее благоприятных условиях (отсутствие стрессовых факторов, достаточное количество ресурсов различных типов), конкурентные преимущества доминирующего вида по отношению к остальным и видов других рангов по отношению к видам, как предыдущего, так и последующих рангов выражены слабо (видовая симметрия). В результате относительная численность видов первого ранга в таких сообществах является очень низкой и мало отличается от относительной численности видов более низких рангов (Hubbell, 2001, 2005; Maurer, McGill, 2004; Gaston, Chown, 2005). Это позволяет говорить либо о полидоминантности таких сообществ, либо об отсутствии в них выраженных доминантов. Наиболее ярким примером таких ценозов является древесный ярус многовидовых тропических лесов. На Западном Кавказе и в Закавказье настоящие климатически обусловленные полидоминантные леса отсутствуют (Долуханов, 1957).

В менее благоприятных условиях среды следует ожидать некоторого проявления асиммет-

рии во взаимоотношениях видов. В результате в сообществах с уровнем доминирования около 0.2 непрерывность (выравненность) рангового распределения нарушается и выделяется группа из 3–4 видов, характеризующихся относительно высокой численностью (рис. 5). Их можно рассматривать как содоминанты. Древостои с такой структурой называют олигодоминантными. На Западном Кавказе они встречаются нечасто и преимущественно в теплых и влажных ущельях рек Черноморского бассейна.

По мере дальнейшего ухудшения условий среды и усиления межвидовой асимметрии, число видов с относительно высокой численностью снижается и в древостоях с уровнем доминирования около 0.5 (0.4–0.6) ограничивается двумя – 1-го и 2-го рангов. Такая структура доминирования характерна для большинства древостоев нижнегорного и среднегорного поясов – субдоминантные древостои. При этом сообщества с почти равной численностью видов этих рангов, то есть содоминантные (например, дубово-грабовые, грабово-каштановые, буково-грабовые, буково-пихтовые и др.), которые часто упоминаются геоботаниками при характеристике умеренных и бореальных лесов, не прогнозируются на основе данного сценария. По мнению Макгилла с соавт, их можно считать противоречащими модели Мотомуры (McGill et al., 2007). Однако, учитывая значительную амплитуду варьирования численности видов 2-го ранга относительно как модельной, так и эмпирической линий регрессий (рис. 5), можно предположить, что содоминантность ценозов скорее всего является результатом их неравновесности.

В равновесных сообществах с уровнем доминирования более 0.7 виды второго ранга хотя и занимают особую позицию, но существенно уступают доминирующим, что позволяет рассматривать такие ценозы как абсолютно монодоминантные. При случайном выпадении из участков древостоев малочисленных видов последующих рангов формируются двухвидовые сообщества. На Западном Кавказе они распространены преимущественно в крайних условиях существования. Например, на верхнем пределе лесной растительности, либо на очень сухих южных склонах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, результаты наших исследований позволяют предположить, что уровень доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа определяется преимущественно условиями абиотической среды и, по-видимому, случайными про-

цессами, включая степень близости сообществ к состоянию конкурентного равновесия. Роль биологических особенностей господствующих видов проявляется нечасто. Убедительных аргументов в пользу предположения о существенном влиянии на относительную численность доминантов видового богатства сообществ не обнаружено.

Данные исследования также свидетельствуют, что уровень доминирования в древостоях лесных фитоценозов в значительной мере отражает общую структуру численности видов, по крайней мере, наиболее высоких рангов. Причем, эта структура, в среднем, хорошо соответствует геометрической модели.

Сделано предположение, что формирование такой структуры обусловлено ростом конкурентной асимметрии во взаимоотношениях видов по мере ухудшения условий среды, которая может усиливаться наличием в сообществах положительных обратных связей. Данный механизм сосуществования видов предполагает определенный сценарий изменения структуры доминирования (соотношения численности фоновых видов деревьев) на градиенте относительной численности господствующего вида. Он позволил уточнить условия, при которых формируются полидоминантные, олигодоминантные и монодоминантные древостои.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е.* Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов приуровенных лесов Западного Кавказа с доминированием инородных видов // *Экол.* 2012. № 4. С. 276–283.
- Акатов В.В., Перевозов А.Г.* Связь между уровнем доминирования и локальным видовым богатством: анализ причин на примере сообществ деревьев и птиц Западного Кавказа // *Журн. общ. биол.* 2011. Т. 72. № 2. С. 11–126.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987. № 8593-В87. 1987. 63 с.
- Бегия С.М.* Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во Московского гос. ун-та леса, 2002. 270 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем // *Успехи соврем. биол.* 2005. Т. 125. № 4. С. 337–348.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Разделение ниш – условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ // *Успехи соврем. биол.* 2012. Т. 132. № 4. С. 337–353.
- Булгаков Н.Г., Левич А.П., Максимов В.Н.* Региональный экологический контроль на основе биотических и абиотических данных мониторинга // *Экологический мониторинг / Часть 5. Учебное пособие под ред. проф. Д.Б. Гелашвили.* Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2003. С. 93–259.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Василевич В.И.* Доминанты в растительном покрове // *Ботан. журн.* 1991. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
- Гиляров А.М.* В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // *Журн. общ. биол.* 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.
- Грудзинская И.А.* Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // *Широколиственные леса северо-западного Кавказа.* М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 5–187.
- Долуханов А.Г.* Основные формации горных лесов Закавказья. Автореф. дис. ... докт.: Институт ботаники АН Грузинской ССР, 1957. 38 с.
- Евстигнеев О.И.* Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов: Автореф. дис. ... докт.: Биосф. заповед. “Брянский лес”, 2010. 48 с.
- Коваль И.П., Полежай П.М., Лигачев И.Н., Алентьев Н.П.* Дубовые леса // *Растительные ресурсы. Часть 1. Леса.* Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1980. С. 49–102.
- Кузнецова Н.А.* Сообщества в экстремальных и антропогенных условиях (на примере таксоценозов коллембол) // *Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию акад. Ю.И. Чернова.* / Под ред. А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеевой, О.Л. Макарова, С.И. Головач. Москва-София: Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 412–429.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Левич А.П.* Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ // *Общ. и прикладная ценол.* 2007. № 5. С. 14–19.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // *Успехи соврем. биол.* 2012. Т. 132. № 3. С. 227–238.
- Морозов Н.С.* Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдается ли обеднение видового состава и компенсация плот-

- ностью // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию акад. Ю.И. Чернова / Под. ред. А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеевой, О.Л. Макарова, С.И. Головач. Москва-София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT РЫ, 2009. С. 429–487.
- Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Неронов В.М., Луцкина А.А. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи соврем биол. 2001. Т. 121. № 1. С. 121–128.
- Онипченко В.Г. Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Под. ред. Г.В. Добровольского, И.Ю. Чернова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 86–156.
- Орлов А.Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 254 с.
- Орлов А.Я. Буковые леса северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 244–381.
- Пузаченко Ю.Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. В 2-х т. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 306–377.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. Т. 57. 1996. № 1. С. 1–43.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.
- Смуров А.В., Максимов В.Н., Тикунов В.С. Мониторинг биоразнообразия // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. С. 179–216.
- Спурр С.Г., Барнес Б.В. Лесная экология. М.: Лесная промышленность, 1984. 480 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Французов А.А. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lypsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach в бассейне реки Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. СПб. 2006. № 9. С. 76–85.
- Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Able K.P., Noon B.R. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States // *Oecologia* (Berl.). 1976. V. 26. P. 275–294.
- Anbarashan M., Parthasarathy N. Tree diversity of tropical dry evergreen forests dominated by single or mixed species on the Coromandel coast of India // *Tropical Ecol.* 2013. V. 54. № 2. P. 179–190.
- Brown J.H., Ernest S.K.M., Parody J.M., Haskell J.P. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments // *Oecologia*. 2001. V. 126. P. 321–332.
- Burnham R.J. Dominance, diversity and distribution of lianas in Yasunir, Ecuador: who is on top? // *J. Tropical Ecol.* 2002. V. 18. P. 845–864.
- Byers J.E., Reichard S., Smith C.S. et al. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species // *Conservation Biol.* 2002. V. 16. P. 630–640.
- Carnicer J., Brotons L., Sol D., Cáceres M. Random sampling, abundance–extinction dynamics and niche-filtering immigration constraints explain the generation of species richness gradients // *Global Ecol. Biogeogr.* 2008. V. 17. P. 352–362.
- Chase J.M. Towards a really unified theory for meta-communities // *Functional Ecol.* 2005. V. 19. P. 182–186.
- Comita L.S., Muller-Landau H.C., Aguilar S., Hubbell S.P. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community // www.sciencexpress.org / 24 June 2010 / Page 1 / 10.1126/science. 1190772.
- Ferreira F.C., Petreire-Jr. M. Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models // *Braz. J. Biol.* 2008. V. 68. № 4. P. 1003–1012.
- Gaston K.J., Chown S.L. Neutrality and the niche // *Functional Ecol.* 2005. V. 19. P. 1–6.
- Gonzalez A., Loreau M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2009. V. 40. P. 393–414.
- Harpole W.S., Tilman D. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities // *Ecology Letters*. 2006. V. 9. P. 15–23.
- Hart T.B. Monospecific dominance in tropical rain forests // *Trends in Ecology and Evolution*. 1990. V. 5. P. 6–11.
- Hubbell S.P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 2001. 448 p.
- Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecol.* 2005. V. 19. P. 166–172.
- Huston M. A general hypothesis of species diversity // *Amer. Natur.* 1979. V. 113. № 1. P. 81–101.
- Jabot F., Chave J. Inferring the parameters of the neutral theory of biodiversity using phylogenetic information, and implications for tropical forests // *Ecol. Letters*. 2009. V. 12. P. 239–248.
- Jabot F., Chave J. Analyzing tropical forest tree species abundance distributions using a nonneutral model and through approximate bayesian inference // *The Am. Naturalist*. 2011 V. 178. № 2. P. 37–47.
- Jabot F., Etienne R.S., Chave J. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory

- and an empirical test // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 1308–1320.
- Koike F.* Plant traits as predictors of woody species dominance in climax forest communities // *J. Veget. Sci.* 2001. V. 12. P. 327–336.
- Kolasa J.* Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // *Ecol.* 1989. V. 70. P. 235–241.
- Kolasa J., Biesiadka E.* Diversity concept in ecology // *Acta Biotheoretica*. 1984. V. 33. P. 145–162.
- Levine J.M., Rees M.* Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization // *Am. Naturalist*. 2002. V. 160. P. 452–467.
- Loreau M.* Species abundance patterns and the structure of ground-beetle communities // *Ann. Zool. Fennici*. 1992. P. 28. P. 49–56.
- Macia M.J., Svenning J.C.* Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities // *J. Tropical Ecol.* 2005. V. 21. P. 613–626.
- Marquet P.A., Fernandez M., Navarrete S.A., Valdovinos D.* Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns // *Frontiers of Biogeography: New directions in the Geography of Nature / Eds Lomolino M., Heaney L.* Cambridge University Press, 2004. P. 191–209.
- Maurer B.A., McGill B.J.* Neutral and non-neutral macroecology // *Basic and Applied Ecol.* 2004. V. 5. P. 413–422.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S. et al.* Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecol. Letters*. 2007. V. 10. P. 995–1015.
- Nally R.M.* Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes // *The Am. Naturalist*. 2007. V. 170. № 3. P. 79–91.
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M. et al.* Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biol. Invasions*. 1999. V. 1. P. 3–19.
- Pitman N.C.A., Terborgh J.W., Silman M.R. et al.* Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests // *Ecol.* 2001. V. 82. P. 2101–2117.
- Raybaud V., Tunin-Ley A., Ritchie M.E., Dolan J.R.* Similar patterns of patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea // *Biogeosciences*. 2009. V. 6. P. 431–438.
- Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M.* Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. 2005. V. 28. P. 573–582.
- Sugihara G., Bersier L.-F., Southwood R.E. et al.* Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities // *PNAS*. 2003. V. 100. № 9. P. 5246–5251.
- Svenning J.-C., Kinner D.A., Stallard R.F. et al.* Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape // *Ecol.* 2004. V. 85. № 9. P. 2526–2538.
- Ulrich W.* Species abundance distributions in space and time // *Ecol. Questions*. 2008. № 9. P. 15–20.
- Whittaker R.H.* Dominance and diversity in land plant communities. *Science*. 1965. V. 147. P. 250–260.
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C.* Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science*. 1998. V. 1. P. 55–66.

The Structure of Dominance in Forest Stands of the Western Caucasus: Factors and Mechanisms

V. V. Akatov

Maikop State Technological University, Maikop, Russia

The following possible reasons for different levels of dominance in forest stands of the Western Caucasus are considered: (1) the species richness of communities as a whole; 2) the number of potential dominants in the species pool of communities; 3) the environmental conditions; 4) bioecological features of the most abundant species; 5) stochastic impacts including a nonequilibrium state of communities. The data were collected in different altitudinal belts in the western part of the Main Caucasian Ridge. The number of tree species and individual trees was counted within uniform areas (3000 m²) of the stands. The results show that the dominance level in the studied communities is determined by the environmental conditions and stochastic impacts to a large extent. The role of other factors is not so prominent. In addition, the results obtained demonstrate that the dominance level in the forest stands reflects the general pattern of the individual distribution of the most important species, which matches the geometric model. The structure of dominance (poly-, oligo- and monodominance) is suggested to be specified by the degree of competitive asymmetry among the species. The more severe the environmental conditions, the higher the species asymmetry and the higher the dominance level in the communities.