

Связь между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью

В. В. АКАТОВ¹, Т. В. АКАТОВА², С. Г. ЧЕФРАНОВ¹

¹ Майкопский государственный технологический университет
385000, Майкоп, ул. Первомайская, 191
E-mail: akatovmgti@mail.ru

² Кавказский государственный природный биосферный заповедник
385000, Майкоп, ул. Советская, 187

Статья поступила 12.12.2017

Принята к печати 19.01.2018

АННОТАЦИЯ

Проверено предположение, что теснота связи между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью различна. В качестве объектов изучения использовали альпийские, субальпийские и нижнегорные луга, субальпийские болота, сообщества долгоснежных и малоснежных местообитаний альпийского пояса, степные сообщества, травяной ярус нижнегорных лесов Западного Кавказа и Предкавказья. Проанализированы данные по фитомассе 419 площадок площадью 0,25 м². Результаты показали, что чем выше средняя продуктивность сообществ, тем более тесной является связь между степенью доминирования и видовым богатством, причем наиболее тесной – в луговых сообществах. Рассмотрены возможные причины такой связи. Обосновано предположение, что это обусловлено особенностями организации сообществ с высокой и низкой продуктивностью, в частности – разной интенсивностью межвидовой конкуренции.

Ключевые слова: травяные сообщества, доминирование, видовое богатство, фитомасса, конкуренция, жизненные стратегии, модели организации.

Прогнозируется, что глобальные изменения среды, в том числе потепление климата, изменение биогеохимических циклов, рост доступности углекислого газа и эвтрофирование местообитаний могут оказаться благоприятными для многих доминантов, и они смогут достигать более высокого участия (степени доминирования) в растительных сообществах, чем в настоящее время. Смена аборигенных доминантов на инородные может иметь для ценозов те же последствия

[Parker et al., 1999; Reinhart et al., 2005; Chase, 2005; Hillebrand et al., 2008; Hejda et al., 2009; Акатов и др., 2012]. Но, чем выше участие доминирующих видов в формировании фитоценозов, тем меньше пространства и ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, тем, можно предположить, меньшее число их особей оказывается на участках, тем выше вероятность их выпадения из сообществ в результате флуктуаций среды или нарушений [Wright, 1983; Wright et al., 1993;

Palmer, van der Maarel, 1995; van der Maarel et al., 1995; Ernest, Brown, 2001; McKane et al., 2002; Kunte, 2008]. Такой механизм в сочетании со средообразующей деятельностью доминантов путем избирательного использования минеральных ресурсов, накопления слоя опада, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы, аллелопатии и т. д. [Grime, 2001; Callaway, Ridenour, 2004; Reinhart et al., 2005; Hulme, Bremner, 2006; Somodi et al., 2008; Csergö et al., 2013; Bartha et al., 2014] должен обуславливать тесную связь между их участием в формировании ценозов и видовым богатством. Соответственно, рост степени доминирования в сообществах растений может представлять для них реальную угрозу [Hillebrand et al., 2008]. Однако как показывают результаты полевых исследований, в одних случаях эта связь действительно оказывается тесной, в других – слабой или отсутствует [Stirling, Wilsey, 2001; Aksenova et al., 2004; Cherednichenko, 2004; Houlihan, Findlay, 2004; Ma, 2005; Wilsey, Stirling, 2007; Lamb, Cahill, 2008; Sasaki, Lauenroth, 2011; Csergö et al., 2013; Bartha et al., 2014; и др.].

Теоретически теснота связи между степенью доминирования (D) и видовым богатством (S) должна зависеть от того, в какой степени число сопутствующих видов в сообществах (\hat{S}) определяется их суммарной биомассой (\hat{W}), а также в какой степени последняя (\hat{W}) зависит от относительного участия доминанта (D). Можно предположить, что по ряду причин характер соотношений $\hat{S}(\hat{W})$ и $\hat{W}(D)$, а, соответственно, и $S(D)$ может зависеть от продуктивности растительных сообществ.

Так, если исходить из представления о жизненных стратегиях видов [Grime, 1977], то на стабильных низкопродуктивных местообитаниях формируются сообщества с доминированием тех из них, которые являются слабыми конкурентами, но более других толерантны к воздействию абиотических (стрессовых) факторов (S -стратегии); на стабильных высокопродуктивных – с доминированием конкурентно мощных видов, способных захватывать и удерживать пространство (C -стратегии). В соответствии с полимодельной концепцией Б. М. Миркина [Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 2012] травяные сообщества первого типа относятся к абиотической

S -модели (сообщества стабильных экстремальных местообитаний), второго – к C - R - S -модели (сообщества лугов).

Считается, что малопродуктивные сообщества S -модели характеризуются низкой интенсивностью межвидовой конкуренции [Grime, 1977; Работнов, 1983; Cornell, Lawton, 1992; Миркин, Наумова, 2012; и др.]. Это предполагает, что продуктивность популяций в них в значительной мере регулируется абиотическими условиями среды, популяционная динамика каждого вида не зависит от других видов, их колонизация новыми видами является случайным процессом [Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993; Миркин, Наумова, 2012]. Решающее значение для формирования таких сообществ имеет размер пула толерантных видов, вероятность попадания тех или иных из них в то или иное конкретное место, а также их дальнейшего выживания вне зависимости от ближайших соседей [Yodanis, 1978; Гиляров, 2010; Онопченко, 2013]. В соответствии с этим сценарием, S -ценозы с определенным видовым богатством могут характеризоваться существенно разным соотношением участия (биомассы, покрытия) видов и наоборот. Поэтому связь $\hat{S}(\hat{W})$ и $S(D)$ в низкопродуктивных ценозах S -модели может оказаться слабой. Но чем выше продуктивность сообществ (W), а, соответственно, плотность и высота травостоя, тем выше интенсивность межвидовой конкуренции, дифференциации видов по их участию в травостое и вероятность конкурентного исключения некоторых из них [Grime, 1977; Huston, 1979; Peet, Christensen, 1988; Bengtsson et al., 1994; Piper, 1995; Drobner et al., 1998; Mulder et al., 2004; Poggio, Ghera, 2011; Миркин, Наумова, 2012]. Поэтому в высокопродуктивных сообществах C - R - S -модели связь $\hat{S}(\hat{W})$, а, соответственно, и $S(D)$, должна быть более тесной.

Кроме того, сообщества с низкой продуктивностью обычно характеризуются и низким видовым богатством. Это связано не только с ограниченным количеством доступных ресурсов, но и с необходимостью формирования в процессе эволюции механизмов устойчивости к экстремальным явлениям, а также с преимущественно небольшим размером и изолированностью низкопродуктивных ценозов [Бигон и др., 1989; Qian, Rick-

lefs, 2004; Longino, Colwell, 2011]. Поэтому даже существенное снижение в таких сообществах участия (биомассы, покрытия) доминантов и, соответственно, высвобождение пространства и ресурсов не обязательно приведет к осязаемому росту числа видов. В результате связь $\hat{S}(\hat{W})$ может оказаться слабой. Напротив, в сообществах, сформированных на стабильных и продуктивных (т. е. благоприятных) местообитаниях, потенциально способно произрастать большое число видов (значительный видовой пул). Поэтому доминанты, ограничивающие количество доступных ресурсов для сопутствующих видов, могут являться наиболее значимым, если не единственным фактором, определяющим их число [Миркин, Наумова, 2012; Vartha et al., 2014].

С другой стороны, поскольку конкурентные преимущества наиболее успешных *S*- и *C*-стратегов должны сильнее проявляться на крайних участках градиента продуктивности, можно ожидать, что рост продуктивности экстремальных местообитаний должен способствовать ослаблению роли доминантных видов, а благоприятных – усилению [Chalcraft et al., 2009; Šimová et al., 2013]. В результате в первом случае (т. е. в *S*-ценозах) снижение объема доступных ресурсов для сопутствующих видов (\hat{W}) из-за роста относительного участия доминантов (*D*) может усиливаться снижением общей продуктивности местообитаний (*W*), а во втором (*C-S-R*-ценозы), напротив, компенсировано ее ростом. Данное обстоятельство может стать причиной ослабления связи $\hat{W}(D)$, а, соответственно, и $S(D)$ в продуктивных *C-S-R*-ценозах и ее усиление в сообществах *S*-модели.

Следует также учитывать, что утверждения о более интенсивной конкуренции в более продуктивных ценозах и о ее роли в формировании тесной связи между *D* и *S* нередко оспариваются [Tilman, 1980; Goldberg, Novoplansky, 1997; Stirling, Wilsey, 2001; Wilsey, Stirling, 2007; Bennett, Cahill, 2012; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013]. В частности, по мнению В. Wilsey и G. Stirling [2007], в сообществах, где конкуренция выражена слабо или отсутствует, как видовое богатство, так и выравненность (доминирование) определяются преимущественно скоростью

иммиграции видов, и в соответствии с предсказаниями нейтральных моделей видовой разнообразия связь между этими характеристиками может оказаться положительной и существенной [Caswell, 1976; Bell, 2000; Stirling, Wilsey, 2001; Wilsey, Stirling, 2007]. Напротив, в конкурентных сообществах эти характеристики определяются разными процессами. Видовое богатство более чувствительно к скорости иммиграции видов, выравненность (доминирование) – к интенсивности биотических взаимодействий. Поэтому изменения в обилии видов в таких сообществах не обязательно должно сопровождаться изменениями их числа, а, соответственно, связь между этими характеристиками может оказаться слабой [Wilsey, Stirling, 2007].

Таким образом, современные представления об организации растительных сообществ допускают разные варианты соотношения между продуктивностью и теснотой связи $S(D)$. Но какой из них преимущественно реализуется в природе, остается неясным. В настоящей работе предпринята попытка ответить на этот вопрос на примере травяных сообществ широкого спектра стабильных местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований явились травяные фитоценозы относительно стабильных местообитаний различных районов и высотных поясов Западного Кавказа и Предкавказья: альпийские ковры, пустоши и луга, субальпийские луга и болота, нижнегорные луга, травяной ярус ольховых, буковых и дубовых лесов, разные варианты степей. В соответствии с существующими представлениями, сообщества лугов могут относиться к *C-S-R*-модели организации [Onipchenko et al., 1998; Миркин, Наумова, 2012]. Сообщества остальных типов сформированы в условиях воздействия стрессовых факторов. Так, ценозы альпийских ковров приурочены к долгоснежным местообитаниям и поэтому имеют короткий период вегетации; альпийских пустошей – к малоснежным местообитаниям (вершинам и гребням хребтов), характеризующимся низкими температурами почвы в

зимний период; сообщества субальпийских болот сформированы в условиях избытка воды; степей – ее недостатка; травяного яруса лесов – недостатка света. Все они могут рассматриваться как *S*-модель [Grime, 1977, 2001; Работнов, 1983; Onipchenko et al., 1998; Миркин, Наумова, 2012]. При этом подчеркнем, что данное разделение в полной мере правомерно только для ценозов, расположенных на крайних участках градиента продуктивности. Остальные сообщества, скорее всего, имеют в той или иной мере переходный характер [Grime, 1977, 2001; Миркин, Наумова, 2012].

В основу работы положены 419 проб наземной биомассы, отобранных на площадках 0,25 м² в течение полевых сезонов 2014–2017 гг. (информация о расположении участков их отбора представлена в табл. 1). Пробы взяты на типичных участках сообществ в период максимального развития травостоя. Часть из них отобрана регулярным способом в виде трансект, включающих 10 площадок

по 0,25 м², другие – сериями по 3–6 шт. на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с максимально высоким, низким и средним проективным покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально. Пробы разбирали по видам и взвешивали. Затем одну – три наиболее типичные пробы из серии высушивали и взвешивали. Сухой вес для остальных проб серии определяли на основе значений коэффициента усушки.

На основе собранного фактического материала определены значения следующих показателей: *W*, *W_d* и \hat{W} – сухой вес общей биомассы (продуктивность) травостоя, биомассы доминирующего и сопутствующих видов на 0,25 м² (исходя из предположения, что значения коэффициента усушки для биомассы разных компонентов пробы примерно одинаковы); *W_m* – средняя продуктивность проб в ценозах с доминированием определенного вида; *D* – отношение биомассы доминирующего вида к общей биомассе (степень домини-

Т а б л и ц а 1
Расположение участков отбора проб

Номер	Район	Координаты	Высота над ур. м., м	РС (число проб)
1	Хр. Лесистый, бассейн р. Белая	44°35,152'–44°36,122' с. ш., 40°01,041'–40°06,399' в. д.	220–300	HF (74)
2	Хр. Скалистый, бассейн р. Белая	44°15,464'–44°21,393' с. ш., 40°09,587'–40°12,587' в. д.	498–744	LMG (64), HF (48)
3	Гора Ахмедов Пост, бассейн р. Большая Лаба	44°13,346' с. ш., 41°02,718' в. д.	662	LMG (14)
4	Гора Оштен, бассейн р. Белая	43°58,498'–44°01,074' с. ш., 38°57,555'–39°58,900' в. д.	1855–2794	AG (50), AH (11), AS (16), SAG (29), SF (16)
5	Гора Абаго, бассейн р. Белая	43°54,428'–43°55,217' с. ш., 40°08,654'–40°09,120' в. д.	2164–2667	AH (7)
6	Гора Юха, бассейн р. Малая Лаба	43°42,189'–43°43,711' с. ш., 40°40,841'–40°42,651' в. д.	2308–2680	AG (3), SF (3)
7	Гора Чугуш, бассейн р. Мзымта	43°46,443'–43°46,776' с. ш., 40°12,389'–40°12,844' в. д.	2382–2648	AG (4), AS (4)
8	Хр. Ацетука, бассейн р. Мзымта	43°32,845'–43°34,278' с. ш., 40°35,247'–40°37,924' в. д.	1858–1897	SAG (7), SF (4)
9	Гора Шизе, бассейн р. Абин	44°44,508' с. ш., 38°09,283' в. д.	540	ST (16)
10	Ставропольская возвышенность	44°51,153' с. ш., 41°56,285' в. д.	585	ST (16)
11	Окрестности оз. Маныч	45°59,833' с. ш., 43°14,405' в. д.	30–75	ST (33)

П р и м е ч а н и е. В табл. 1–3: РС – тип растительного сообщества; AG – альпийские луга; SAG – субальпийские луга; LMG – нижнегорные луга; AH – альпийские пустоши; AS – альпийские ковры; SF – субальпийские болота; ST – степи, HF – травяной ярус лесов.

нирования, индекс Бергера – Паркера [Berger, Parker, 1970; Magurran, 1988]; S и \hat{S} – общее число видов и число сопутствующих видов (за исключением доминанта) на $0,25 \text{ м}^2$; S_{\max} – наиболее высокое значение S , выявленное в пробах сообществ с доминированием определенного вида. Этот показатель рассматривается в качестве индикатора размера видового пула.

Анализ данных включал два этапа. На первом для сообществ с определенным доминантом оценили тесноту связей $S(D)$, $\hat{S}(\hat{W})$, $\hat{W}(D)$ и $D(W)$ (независимая переменная расположена в скобках). С этой целью использовали коэффициент корреляции рангов Спирмена (R). Он малочувствителен к сильно отличающимся значениям характеристик и позволяет измерять степень сопряженности между признаками независимо от закона распределения и формы связи. На втором этапе определяли характер и тесноту связей между R_{SD} , $R_{\hat{S}\hat{W}}$, $R_{\hat{W}D}$ и R_{DW} , S_{\max} и W_m . Тип связи определяли путем построения линейных и квадратичных моделей регрессии. Предполагалось, что статистическая значимость только линейных коэффициентов регрессии свидетельствует о линейном характере связи, линейных и квадратичных или только квадратичных – о криволинейном (проверяли на основе t -критерия Стьюдента). Тесноту связи между характеристиками определяли путем расчета нескорректированного коэффициента детерминации (для оценки его статистической значимости использовали F -критерий Фишера), парного коэффициента корреляции Пирсона и частного коэффициента корреляции. При сравнении регрессионных моделей с разным числом факторов применяли скорректированный коэффициент детерминации (R_{adj}^2). Предварительно мы убедились, что ряды значений анализируемых параметров близки к нормальному распределению. Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 6.0.

Анализ перечисленных соотношений позволяет оценить характер зависимости тесноты связи $S(D)$ от продуктивности травяных сообществ (W_m), а также роль в ее формировании механизмов, описанных выше. Так, отрицательная корреляция между W_m и R_{SD} может свидетельствовать против гипотезы

В. Wilsey и G. Stirling [2007]. При этом она может быть связана либо с особенностями организации низко- и высокопродуктивных сообществ, либо с числом видов потенциально способных в них произрастать, или совместным влиянием этих факторов. Если определяющим является второй механизм, то следует ожидать, что корреляция R_{SD} и $R_{\hat{S}\hat{W}}$ с продуктивностью (W_m) должна оказаться ниже, чем с S_{\max} . Обратная ситуация может свидетельствовать в пользу важности первого механизма. Определенное влияние на связь $S(D)$ может оказать также разный характер изменения относительного участия доминантов на градиенте роста продуктивности ценозов. Отрицательный характер связи $D(W)$ может способствовать усилению связи $\hat{W}(D)$, а, соответственно, и $S(D)$, положительный – их ослаблению.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследований представлены в табл. 2–4 и на рис. 1–4. Из табл. 2 видно, что наиболее продуктивными из изученных сообществ являются субальпийские и низкогорные луга, а также степи с доминированием *Stipa pulcherrima*. Они же характеризуются и наиболее высоким видовым богатством. Более низкими продуктивностью и видовым богатством обладают сообщества сухих степей, субальпийских болот, альпийских пустошей и ковров; самыми низкими значениями этих характеристик – сообщества травяного яруса лесов. Доминирующие виды в сообществах почти всех рассматриваемых типов способны достигать высокого участия (несколько менее или более 90 %). При этом в среднем более высокой степенью доминирования характеризуются продуктивные луговые ценозы и малопродуктивные сообщества травяного яруса лесов, менее высокой – низкопродуктивные нелесные ценозы. В целом связь между этими характеристиками статистически незначима (коэффициент корреляции Пирсона, $r = -0,039$; $n = 22$).

Как следует из рис. 1, а и табл. 4, теснота связи между степенью доминирования (D) и видовым богатством (S) неодинакова в сообществах с доминированием разных видов и

Характеристика изученных растительных сообществ

PC	Доминирующие виды	n	$W_m(W_{\min}-W_{\max})$	$S_m(S_{\min}-S_{\max})$	$D_m(D_{\min}-D_{\max})$
AG	<i>Alchemilla retinervis</i> Buser	14	101,5 (63,7–39,4)	7,4 (4–11)	0,83 (0,59–0,97)
AG	<i>Geranium gymnocaulon</i> DC	22	76,2 (39,7–171,4)	14,7 (9–24)	0,57 (0,25–0,86)
AG	<i>Kobresia macrolepis</i> Meinsh.	21	39,7 (22,4–73,4)	7,5 (4–12)	0,79 (0,61–0,95)
SAG	<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roem. et Schult	20	100,4 (69,7–160,9)	20,5 (6–35)	0,50 (0,26–0,92)
SAG	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	16	107,8 (46,4–163,6)	14,4 (6–27)	0,61 (0,31–0,90)
LMG	<i>Botriochloa ischaetum</i> (L.) Keng	23	88,7 (38,3–149,4)	12,8 (6–19)	0,60 (0,26–0,93)
LMG	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.	20	100,7 (56,8–142,7)	13,2 (8–21)	0,69 (0,24–0,88)
LMG	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	22	120,3 (54,9–186,8)	7,5 (3–15)	0,71 (0,34–0,94)
LMG	<i>Geranium sanguineum</i> L.	13	130,6 (95,4–163,6)	22,9 (18–29)	0,60 (0,50–0,67)
AH	<i>Carex tristis</i> M. Bieb. и др.	18	47,3 (20,8–96,8)	14,8 (9–23)	0,38 (0,22–0,63)
AS	<i>Taraxacum stevenii</i> DC. и др.	20	31,1 (8,2–69,6)	12,9 (6–22)	0,47 (0,24–0,88)
SF	<i>Carex rostrata</i> Stokes	23	34,4 (18,2–62,1)	6,5 (2–16)	0,49 (0,24–0,89)
ST	<i>Stipa pulcherrima</i> C. Koch	16	103,0 (70,4–168,8)	20,5 (14–32)	0,41 (0,16–0,72)
ST	<i>Agropyron pinifolium</i> Nevski	16	77,1 (54,9–105,3)	11,2 (8–14)	0,44 (0,20–0,71)
ST	<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.	10	37,1 (16,0–68,9)	9,1 (7–11)	0,48 (0,26–0,81)
ST	<i>Artemisia lerceana</i> Weber ex Stechm.	23	50,2 (14,3–75,3)	8,0 (6–9)	0,66 (0,28–0,98)
HF	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	18	26,5 (7,9–40,1)	5,2 (3–7)	0,66 (0,44–0,88)
HF	<i>Allium ursinum</i> L.	19	29,0 (11,8–42,6)	6,1 (4–8)	0,68 (0,34–0,89)
HF	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	22	26,8 (8,2–54,3)	4,2 (3–6)	0,73 (0,43–0,98)
HF	<i>Festuca montana</i> M. Bieb.	28	13,8 (3,8–53,5)	4,6 (3–8)	0,77 (0,49–0,98)
HF	<i>Symphytum grandiflorum</i> DC.	20	18,8 (8,1–28,7)	3,6 (2–6)	0,74 (0,42–0,99)
HF	<i>Trifolium medium</i> L.	15	26,3 (15,5–34,6)	13,1 (10–18)	0,46 (0,31–0,67)

П р и м е ч а н и е. n – число проб; W – сухой вес пробы (г/0,25 м²); S – число видов растений на 0,25 м²; D – степень доминирования (индекс Бергера – Паркера); цифры в поле таблицы – средние и предельные значения параметров.

существенно скоррелирована с продуктивностью (W_m). Связь между ними является отрицательной линейной, вариация W_m объясняет 42 % вариации R_{SD} . При этом, как видно из данного рисунка, более продуктивные сообщества характеризуются умеренными и высокими значениями R_{SD} , низкопродуктивные – значительным варьированием этого показателя. С целью проверки наличия в соотношении между W_m и R_{SD} нелинейной составляющей в линейное уравнение регрессии добавлен квадратичный компонент, однако он оказался статистически незначимым. Из табл. 3 видно, что наиболее тесная связь между степенью доминирования и видовым богатством наблюдается в луговых сообществах. Она ниже в относительно продуктивных степных ценозах, сообществах альпийских пустошей, ковров и некоторых типов травяного яруса лесов (с доминированием *Sym-*

phytum grandiflorum и *Allium ursinum*), статистически незначима в низкопродуктивных сообществах степей с доминированием *Stipa lessingiana* и *Artemisia lerceana*, а также в большинстве ценозов травяного яруса лесов.

На рис. 1, б, в показан характер связи R_{SW} и R_{WD} с продуктивностью сообществ (W_m). В обоих случаях она является линейной и существенной: между W_m и $R_{\hat{S}W}$ – положительной, W_m и $R_{\hat{W}D}$ – отрицательной (см. табл. 4). При этом низкопродуктивные сообщества характеризуются существенным варьированием значений как $R_{\hat{S}W}$, так и $R_{\hat{W}D}$. Корреляция между $R_{\hat{S}W}$ и R_{SD} является статистически значимой (коэффициент корреляции Пирсона, $r = -0,659$; $n = 22$; $p < 0,001$), как и между $R_{\hat{W}D}$ и R_{SD} (коэффициент корреляции Пирсона, $r = 0,452$; $n = 22$; $p < 0,05$).

Как видно из рис. 2 и табл. 4, между средней продуктивностью (W_m) и максимальным

Т а б л и ц а 3

Коэффициент корреляции Спирмена для соотношений $S(D)$, $\hat{S}(\hat{W})$, $\hat{W}(D)$ и $D(W)$

PC	Доминирующие виды	n	R_{SD}	$R_{\hat{S}\hat{W}}$	$R_{\hat{W}D}$	R_{DW}
AG	<i>Alchemilla retinervis</i> Buser	14	-0,677	0,818	-0,947	-0,05
AG	<i>Geranium gymnocaulon</i> DC	22	-0,766	0,334	-0,827	0,52
AG	<i>Kobresia macrolepis</i> Meinsh.	21	-0,695	0,536	-0,729	0,313
SAG	<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roem. et Schult	20	-0,687	0,57	-0,892	0,243
SAG	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	16	-0,831	0,654	-0,851	0,353
LMG	<i>Botriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	23	-0,705	0,549	-0,895	0,05
LMG	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.	20	-0,729	0,648	-0,929	-0,298
LMG	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	22	-0,661	0,863	-0,94	-0,644
LMG	<i>Geranium sanguineum</i> L.	13	-0,694	0,405	-0,632	-0,33
AH	<i>Carex tristis</i> M. Bieb. и др.	18	-0,454	0,538	-0,239	0,003
AS	<i>Taraxacum stevenii</i> DC. и др.	20	-0,568	0,374	-0,426	-0,084
SF	<i>Carex rostrata</i> Stokes	23	-0,482	0,67	-0,686	0,03
ST	<i>Stipa pulcherrima</i> C. Koch	16	-0,491	0,622	-0,759	0,106
ST	<i>Agropyron pinifolium</i> Nevski	16	-0,474	0,61	-0,574	0,179
ST	<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.	10	-0,3	0,77	-0,345	0,297
ST	<i>Artemisia lerceana</i> Weber ex Stechm.	23	0	0,063	-0,69	-0,154
HF	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	18	0,289	0,178	-0,436	0,698
HF	<i>Allium ursinum</i> L.	19	-0,444	0,623	-0,83	0,186
HF	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	22	0,123	0,185	-0,763	0,434
HF	<i>Festuca montana</i> M. Bieb.	28	-0,347	0,357	-0,691	0,307
HF	<i>Symphytum grandiflorum</i> DC.	20	-0,423	0,295	-0,844	0,603
HF	<i>Trifolium medium</i> L.	15	-0,042	0,133	-0,575	0,321

П р и м е ч а н и е. Полужирным выделены значения, статистически значимые на уровне $p < 0,05$.

Т а б л и ц а 4

Результаты анализа связи между характеристиками путем построения линейных моделей регрессии

Переменные		n	Модель	R^2	p
y	x				
R_{SD}	W_m	22	$y = -0,005x - 0,125$	0,42	$< 0,01$
$R_{\hat{S}\hat{W}}$	W_m	22	$y = 0,003x + 0,301$	0,25	$< 0,05$
$R_{\hat{W}D}$	W_m	22	$y = -0,003x - 0,539$	0,24	$< 0,05$
S_{\max}	W_m	22	$y = 0,151x + 7,369$	0,43	$< 0,001$
R_{SD}	S_{\max}	22	$y = -0,020x - 0,122$	0,32	$< 0,01$
$R_{\hat{S}\hat{W}}$	S_{\max}	22	$y = 0,006x + 0,393$	0,05	NS
R_{DW}	W_m	22	$y = -0,005x + 0,450$	0,33	$< 0,01$

П р и м е ч а н и е. n – число анализируемых сообществ; R^2 – нескорректированный коэффициент детерминации (p – уровень статистической значимости, NS – значение незначимо); полужирным выделены значения линейного коэффициента регрессии, значимые на уровне $p < 0,05$.

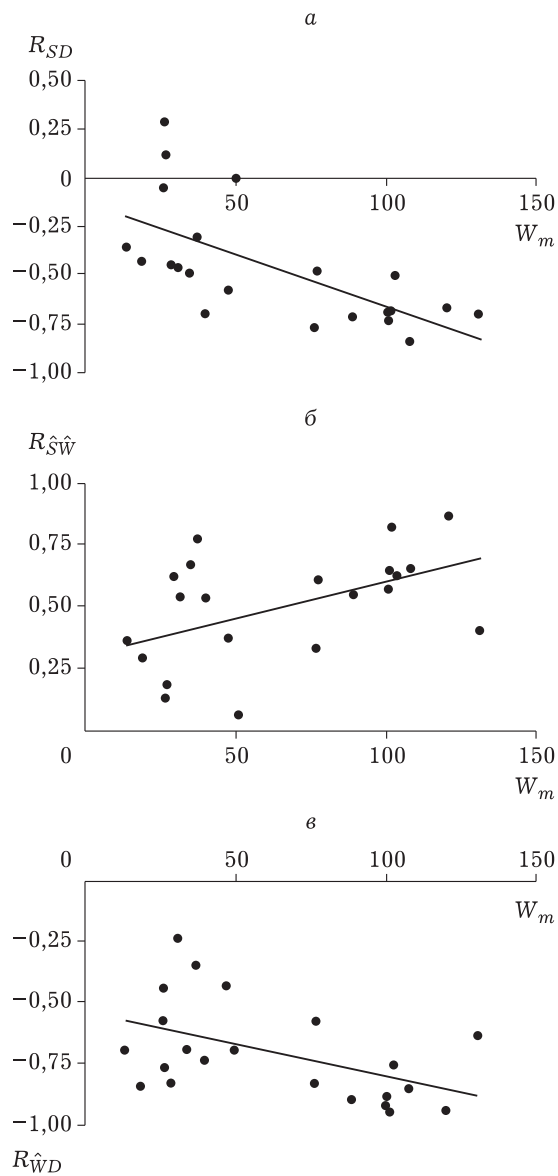


Рис. 1. Соотношения между средней продуктивностью сообществ с доминированием определенного вида (W_m) и теснотой связей в них: а – между степенью доминирования (D) и видовым богатством (S); б – между числом (S) и общей фитомассой (\hat{W}) сопутствующих видов растений; в – между степенью доминирования (D) и общей фитомассой сопутствующих видов (\hat{W}). Здесь и на других рисунках теснота связи оценивалась на основе коэффициента корреляции рангов Спирмена (R)

видовым богатством растительных сообществ (S_{\max}) наблюдается линейная положительная статистически значимая связь. При этом, как следует из рис. 3, а и табл. 4 между S_{\max} и $R_{\hat{S}\hat{W}}$ линейная связь отсутствует. Существенные признаки наличия нелинейной составля-

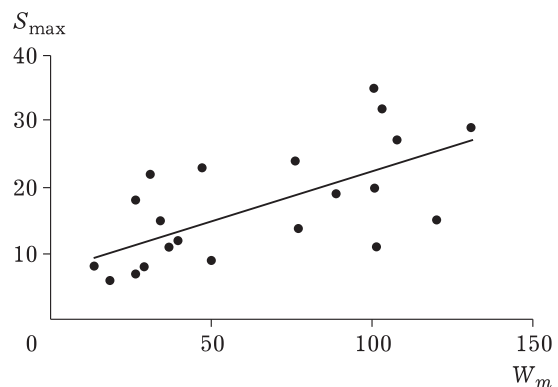


Рис. 2. Соотношение между средней продуктивностью (W_m) и максимальным видовым богатством (S_{\max}) в сообществах с доминированием определенного вида

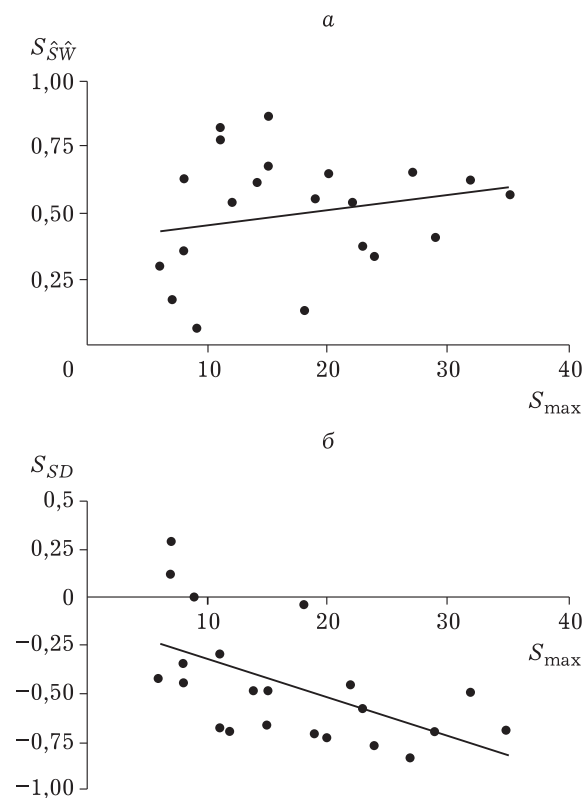


Рис. 3. Соотношения между максимальным видовым богатством в сообществах с доминированием определенного вида (S_{\max}) и теснотой связей в них: а – между числом (S) и общей фитомассой (\hat{W}) сопутствующих видов растений; б – между степенью доминирования (D) и видовым богатством (S)

ющей в соотношении между этими характеристиками также не обнаружены. Однако выявлена линейная отрицательная связь между S_{\max} и R_{SD} (см. рис. 3, б; табл. 4). Она является статистически значимой, но менее

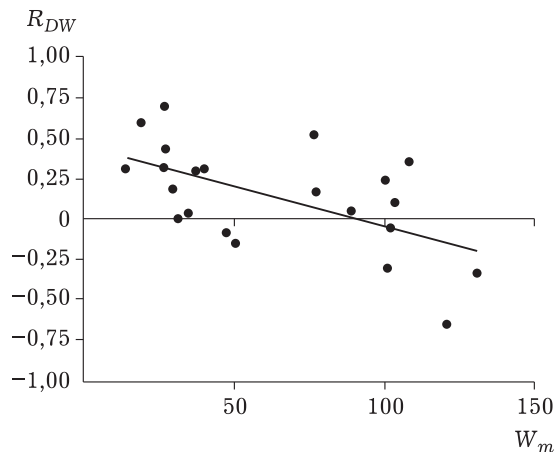


Рис. 4. Соотношения между средней продуктивностью сообществ с доминированием определенного вида (W_m) и теснотой связи $D(W)$

тесной, чем между W_m и R_{SD} . При этом частный коэффициент корреляции между W_m и R_{SD} (т. е. при постоянных значениях S_{max}) является статистически значимым (частный коэффициент корреляции, $r = -0,617$; $n = 22$; $p < 0,01$), а между S_{max} и R_{SD} (при постоянных значениях W_m) – незначимым (частный коэффициент корреляции, $r = -0,192$; $n = 22$). Дополнительно рассчитано значение скорректированного коэффициента детерминации для уравнений регрессии R_{SD} по W_m , а также R_{SD} по W_m и S_{max} . Они оказались практически одинаковыми: в первом случае $R_{adj}^2 = 0,393$, во втором – $0,397$. То есть ввод в уравнение регрессии R_{SD} по W_m новой объясняющей переменной (S_{max}) не привел к снижению необъясненной вариации R_{SD} .

Как следует из табл. 3 и 4 и рис. 4, в рассмотренных сообществах связь между продуктивностью (W_m) и степенью доминирования (D) может являться как отрицательной, так и положительной. В целом отрицательная связь между данными характеристиками несколько чаще встречается в более продуктивных ценозах (C-R-S-модель), положительная – в менее продуктивных (S-модель) (см. табл. 3; рис. 4). При этом только в трех типах сообществ она является статистически значимой: в сообществах травяного яруса лесов с доминированием *Aegopodium podagraria* и *Symphytum grandiflorum* (S-модель) – положительной, нижнегорных лугов с доминированием *Calamagrostis epigeios* (C-R-S-модель) – отрицательной (см. табл. 3). Послед-

ний тип сообщества характеризуется высоким уровнем связи между D и \hat{W} (см. табл. 3), однако в целом корреляция между R_{DW} и $R_{\hat{W}D}$ является статистически незначимой (коэффициент корреляции Пирсона, $r = 0,169$; $n = 22$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, полученные результаты свидетельствуют о том, что чем выше продуктивность сообществ, тем в большей степени их видовое богатство определяется биомассой сопутствующих видов, тем в большей степени доминанты определяют эту биомассу, тем более тесной является связь между их относительным участием в формировании ценозов и видовым богатством. Соответственно, можно ожидать, что рост степени доминирования, вызванный изменением условий среды, сменой аборигенных доминантов иноземными или другими причинами, будет иметь более серьезные последствия для видового богатства более продуктивных растительных сообществ.

Причиной скоррелированности тесноты связей $R_{\hat{S}\hat{W}}$ и R_{SD} со средней продуктивностью сообществ (W_m) могут являться либо особенности организации низко- и высокопродуктивных ценозов (высокая или низкая интенсивность межвидовой конкуренции), либо разное число видов, способных в них произрастать. Результаты свидетельствуют в пользу первого предположения. Во-первых, не обнаружен существенный вклад S_{max} в объяснение вариации $R_{\hat{S}\hat{W}}$ и R_{SD} , независимого от вклада W_m . Во-вторых, низкопродуктивные сообщества характеризуются значительным варьированием уровня связи между всеми анализируемыми параметрами, что можно прогнозировать для ценозов с существенной ролью случайных процессов в их формировании. В третьих, высокий уровень корреляции между D и S наблюдается преимущественно в луговых сообществах, т. е. с C-R-S-моделью организации. В частности, степные сообщества с преобладанием *Stipa pulcherrima* и *Agropyron pinifolium* характеризуются более низким уровнем корреляции между этими характеристиками, чем сходные с ними по продуктивности луговые ценозы с преоб-

ладанием *Alchemilla retinervis*, *Geranium gymnocaulon*, *Brachypodium pinnatum* и др. (см. табл. 3). Таким образом, полученные данные согласуются с предположением В. Wilsey и G. Stirling [2007], что растительные сообщества, организованные разным способом, могут различаться характером и силой связи между выравненностью (доминированием) и видовым богатством. Но они не подтверждают мнение этих авторов, что более тесная связь между данными характеристиками должна наблюдаться в ценозах с низкой интенсивностью межвидовой конкуренции. В связи с этим обратим также внимание на тот факт, что большинство доминантов изученных лугов нижнегорного пояса (*Botriochloa ischaetum*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*) являются видами, известными своей способностью влиять на видовое богатство [Bobbink, Willems, 1987; Grime, 2001; Sedláková, Fiala, 2001; Somodi et al., 2008; Csörgő et al., 2013; Bartha et al., 2014; Василевич, 2014]. Причем, как следует из работы А. М. Csörgő и др. [2013], эти возможности тем значительнее, чем сильнее выражены черты *C*-стратегии у доминирующих видов.

Результаты также показали, что вопреки ранее высказанным предположениям [Chalcraft et al., 2009] отрицательная связь между продуктивностью и степенью доминирования несколько чаще встречается в более продуктивных ценозах (*C-R-S*-модель), положительная – в менее продуктивных (*S*-модель). Однако только в трех из 22 рассмотренных типов сообществ она оказалась статистически значимой: в одном с относительно высокой продуктивностью – отрицательная и в двух с относительно низкой продуктивностью – положительная. В большинстве же сообществ связь между этими характеристиками выражена слабо, а поэтому влияние данного фактора на связь *S(D)* оказалось несущественным.

Вывод об отсутствии тесной связи между степенью доминирования и продуктивностью в растительных сообществах сделан и другими авторами [Vermeer, Verhoeven, 1987; Chalcraft et al., 2009; Poggio, Ghera, 2011; Василевич, 2015; и др.]. Предположительно это связано с одновременным влиянием на данное соотношение нескольких разнонаправ-

ленных факторов. Так, снижение продуктивности местообитаний может вести к росту степени дифференциации видов по уровню толерантности к абиотическим условиям среды, но одновременно и к снижению степени их дифференциации по способности конкурировать друг с другом. С другой стороны, интенсивная конкуренция в высокопродуктивных сообществах не приведет к значительному росту степени доминирования, если они сформированы экологически эквивалентными (конкурентно симметричными) видами, как, например, в древесном ярусе тропических лесов [Hubbell, 1979; Bell, 2000; Zhang et al., 2015] и, возможно, в сообществах некоторых типов лугов [Василевич, 2014].

В завершение остановимся на трех обстоятельствах, ограничивающих значение полученных результатов.

1. В статье рассмотрены фитоценозы только стабильных местообитаний. За пределами анализа оказались сообщества часто нарушаемых местообитаний, структурированные преимущественно процессами расселения видов: *R*-модель [Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 2012]. Они состоят в основном из малолетних видов растений, способных быстро использовать освобождающееся пространство и ресурсы (*R*-стратегов) [Grime, 1977, 2001]. По мнению J. P. Grime, доминирующие виды с рудеральной стратегией оказывают большее влияние на видовое богатство, чем стресс-толерантные доминанты. Ранее мы сопоставили тесноту связи между *D* и *S* на участках древостоев (структурированы преимущественно конкуренцией) и открытых сообществ прирусловых отмелей (структурированы преимущественно расселением видов) [Акатов и др., 2017]. Использовали пробные участки разной площади, но с равной амплитудой варьирования числа особей (побегов): 300 и 3000 м² для древостоев и 0,5 и 5 м² для сообществ отмелей. Результаты показали, что в древостоях такая связь является более тесной, чем в сообществах отмелей. Однако если на крупных площадках это различие оказалось существенным (коэффициент корреляции Пирсона, $r = -0,51$ и $-0,10$ соответственно), то на малых – статистически незначимым ($r = -0,69$ и $-0,58$). В настоящее время большинство инвазивных видов растений яв-

ляются рудералами. Они произрастают преимущественно в *R*-ценозах и нередко становятся доминантами [Rejmánek, 1989; Lonsdale, 1999; Richardson, Pyšek, 2006]. При этом в публикациях приводятся примеры как существенного их влияния на видовое богатство сообществ, так и его отсутствия [Meiners et al., 2001; Houlihan, Findlay, 2004; Sagoff, 2005, Hulme, Bremner, 2006; Ескина и др., 2012]. Считается, что участие инвазивных видов коррелирует с продуктивностью сообществ [Rejmánek, 1989], но как с ней связана теснота связи $S(D)$, остается неясным.

2. Результаты полевых исследований чаще поддерживают представление об одновершинной (унимодальной) форме связи между продуктивностью и видовым богатством [Бигон и др., 1989; Adler et al., 2011; Šimová et al., 2013; Василевич, 2015; и др.]. Она предполагает, что высокое видовое богатство имеют сообщества со средней продуктивностью, а низкое – не только с низкой, но и с высокой. В последнем случае это может являться результатом интенсивной конкуренции за свет, воздействия некоторых других факторов, но также небольшого числа особей растений на площадках из-за их крупного размера [Бигон и др., 1989; Oksanen, 1996; Adler et al., 2011; Šimová et al., 2013; Василевич, 2015; и др.]. Поэтому низкое видовое богатство в высокопродуктивных ценозах некоторыми авторами считается артефактом [Oksanen, 1996]. В связи с этим, в данной работе рассмотрена только та часть градиента продуктивности, в пределах которой наблюдался рост видового богатства сообществ – до 200 г/0,25 м² [Акатов, Акатова, 2016].

3. Небольшой размер площадок для отбора проб (0,25 м²) означает, что сделанные выводы имеют отношение только к малой пространственной шкале. В большинстве исследований, направленных на решение похожих задач, использовался примерно тот же масштаб (0,1–1,0 м²) [Chalcraft et al., 2009; Adler et al., 2011; Лебедева и др., 2011; Poggio, Ghersa, 2011; Csörgö et al., 2013; и др.]. Но как показано выше, характер соотношения между степенью доминирования и видовым богатством может существенно меняться

при изменении размера пробных площадок [Акатов и др., 2017].

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод, что более тесная связь между степенью доминирования и видовым богатством наблюдается в более продуктивных (густых и/или высоких) травостоях и, наиболее вероятно, что это связано с более интенсивной межвидовой конкуренцией. Однако дальнейшие исследования необходимы, чтобы определить, насколько универсальными окажутся выявленные закономерности при изменении пространственного масштаба исследования, увеличении размаха варьирования продуктивности сообществ и расширении спектра моделей их организации.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-00228).

ЛИТЕРАТУРА

- Акатов В. В., Акатова Т. В. Уровень доминирования в травяных сообществах с разными моделями организации // Разнообразие и классификация растительности: сб. науч. тр. / Государственный Никитский ботанический сад; под ред. В. В. Корженевского, Н. Б. Ермакова. Ялта, 2016. Т. 143. С. 16–24.
- Акатов В. В., Акатова Т. В., Чефранов С. Г. Степень доминирования и видовое богатство в растительных сообществах с высокой и низкой интенсивностью межвидовой конкуренции // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78, № 4. С. 52–64.
- Акатов В. В., Акатова Т. В., Шадже А. Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием инородных видов // Экология. 2012. № 4. С. 276–283 [Akotov V. V., Akatova T. V., Shadzhe A. E. Species richness of tree and shrub layers in riparian forests of the Western Caucasus dominated by alien species // Rus. Journ. Ecol. 2012. Vol. 43, N 4. P. 294–301].
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Василевич В. И. Видовое разнообразие суходольных лугов северо-запада Европейской России // Ботан. журн. 2014. Т. 99, № 2. С. 226–236.
- Василевич В. И. Видовое разнообразие влажных лугов Европейской России // Там же. 2015. Т. 100, № 4. С. 372–381.
- Гиляров А. М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 5. С. 386–401.

- Ескина Т. Г., Акатов В. В., Акатова Т. В. Состав и видовое богатство фитоценозов залежей с доминированием чужеродных видов (бассейн реки Белая, Западный Кавказ) // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. № 2. С. 55–66 [Eskina T. G., Akatov V. V., Akatova T. V. Composition and species richness of fallow plant communities with predominance of adventive species (Belaya river basin, Western Caucasus) // Rus. Journ. Biol. Invasions. 2012. Vol. 3, N 3. P. 55–66].
- Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. К вопросу о структуре лугового растительного сообщества // Ботан. журн. 2011. Т. 96, № 1. С. 3–21.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
- Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: син-экология растений. М.: КРАССАНД, 2013. 640 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1983. 296 с.
- Adler P. B., Seabloom E. W., Borer E. T. et al. Productivity is a poor predictor of plant species richness // Science. 2011. Vol. 333. P. 1750–1753.
- Aksenova A. A., Onipchenko V. G., Blinnikov M. S. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Alpine lichen heaths // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / eds. V. G. Onipchenko. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2004. P. 236–244.
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Házi J., Zimmermann Z., Molnár Cs., Dancza I., Margóczy K., Pál R., Purger D., Schmidt D., Óvári M., Komoly C., Sutyinszki Zs., Szabó G., Csathó A. I., Juhász M., Penksza K., Molnár Zs. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Appl. Vegetation Sci. 2014. Vol. 17, N 2. P. 201–213.
- Bell G. The distribution of abundance in neutral communities // Am. Nat. 2000. Vol. 155, N 5. P. 606–617.
- Bengtsson J., Fagerstram T., Rydin H. Competition and coexistence in plant communities // TREE. 1994. Vol. 9, N 7. P. 246–250.
- Bennett J. A., Cahill J. F. Jr. Evaluating the relationship between competition and productivity within a native grassland // PLoS ONE. 2012. Vol. 7, N 8: e43703.
- Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. Vol. 168. P. 1345–1347.
- Bobbink R., Willems J. H. Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. In Chalk Grasslands: A threat to a species-rich ecosystem // Biol. Conserv. 1987. Vol. 40, N 4. P. 301–314.
- Callaway R. M., Ridenour W. M. Novel weapons: A biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers Ecol. Environ. 2004. N 2. P. 433–436.
- Caswell H. Community structure: A neutral model analysis // Ecol. Mon. 1976. Vol. 46. P. 327–354.
- Chalcraft D. R., Wilsey B. J., Bowles C., Willig M. R. The relationship between productivity and multiple aspects of biodiversity in six grassland communities // Biodiversity Conserv. 2009. Vol. 18. P. 91–104.
- Chase J. M. Towards a really unified theory for metacommunities // Functional Ecol. 2005. Vol. 19. P. 182–186.
- Cherednichenko O. V. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Removals in the *Geranium gymnocaulon* – *Hedysarum caucasicum* meadow // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / eds. V. G. Onipchenko. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2004. P. 244–250.
- Cornell H. V. 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. R. E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago: Chicago University Press, 1993. P. 243–253.
- Cornell H. V., Lawton J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective // J. Anim. Ecol. 1992. Vol. 61. P. 1–12.
- Csergő A. M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: Do dominant species matter? // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, N 8: e73533. doi:10.1371.
- Drobnér U., Bibby J., Smith B., Wilson J. B. The relation between community biomass and evenness: What does community theory predict, and can these predictions be tested? // Oikos. 1998. Vol. 82. P. 295–302.
- Ernest S. K. M., Brown J. H. Homeostasis and compensation: The role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. 2001. Vol. 82, N 8. P. 2118–2132.
- Goldberg D., Novoplansky A. On the relative importance of competition in unproductive environments // J. Ecol. 1997. Vol. 85. P. 409–418.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. 1977. Vol. 111, N 982. P. 1169–1194.
- Grime J. P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2nd edition. Chichester: John Wiley and Sons, 2001. 417 p.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 393–403.
- Hillebrand H., Bennett D. M., Cadotte M. W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology. 2008. Vol. 89, N 6. P. 1510–1520.
- Houlahan J. E., Findlay C. S. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // Conservation Biol. 2004. Vol. 18, N 4. P. 1132–1138.
- Hubbell S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest // Science. 1979. Vol. 203. P. 1299–1309.
- Hulme P. E., Bremner E. T. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: Partitioning diversity components following species removal // J. Appl. Ecol. 2006. Vol. 43. P. 43–50.
- Huston M. A. General hypothesis of species diversity // Am. Natur. 1979. Vol. 113, N 1. P. 81–101.
- Kunte K. Competition and species diversity: Removal of dominant species: Increases diversity in Costa Rican butterfly communities // Oikos. 2008. Vol. 117. P. 69–76.

- Lamb E. G., Cahill J. F. When competition does not matter: Grassland diversity and community composition // *Am. Nat.* 2008. Vol. 171. P. 777–787.
- Lonsdale W. M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // *Ecology*. 1999. Vol. 80. P. 1522–1536.
- Longino J. T., Colwell R. K. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient // *Ecosphere*. 2011. Vol. 2, N 3. P. 1–20.
- Ma M. Species richness vs. evenness: Independent relationship and different responses to edaphic factors // *Oikos*. 2005. Vol. 111. P. 192–198.
- Magguran A. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 1988. 181 p.
- 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. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // *Nature*. 2002. Vol. 415. P. 68–71.
- Meiners S. J., Pickett S. T. A., Cadenasso M. L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // *Ecography*. 2001. Vol. 24. P. 633–644.
- Mirkin B. M. Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5, N 2. P. 283–284.
- Mulder C. P. H., Bazeley-White E., Dimitrakopoulos P. G., Hector A., Scherer-Lorenzen M., Schmid B. Species evenness and productivity in experimental plant communities // *Oikos*. 2004. Vol. 107. P. 50–63.
- Oksanen J. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? // *J. Ecol.* 1996. Vol. 84. P. 293–295.
- Onipchenko V. G., Semenova G. V., van der Maarel E. Population strategies in severe environments: Alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veget. Sci.* 1998. Vol. 9. P. 27–40.
- Palmer M. W., van der Maarel E. Variance in species richness, species association and niche limitation // *Oikos*. 1995. Vol. 73. P. 203–213.
- Parker I. M., Simberloff D., Lonsdale W. M., Goodell K., Wonham M., Kareiva P. M., Williamson M. H., Von Holle B., Moyle P. B., Byers J. E., Goldwasser L. Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biol. Invasions*. 1999. Vol. 1. P. 3–19.
- Peet R. K., Christensen N. L. Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina piedmont // *Diversity and pattern in plant communities* / eds. H. I. Doring, M. I. A. Werge, J. H. Willems. Hague, Netherlands: SPB Acad. Publishing, 1988. P. 233–245.
- Piper J. K. Composition of prairie plant communities on productive versus unproductive sites in wet and dry years // *Can. Journ. Bot.* 1995. Vol. 73. P. 1635–1644.
- Poggio S. L., Ghersa C. M. Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities // *Weed Res.* 2011. Vol. 51. P. 241–249.
- Qian H., Ricklefs R. E. Taxon richness and climate in Angiosperms: Is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *Amer. Natur.* 2004. Vol. 163, N 5. P. 773–779.
- Rejmánek M. Invasibility of plant communities // *Biological invasions: A global perspective*. J. Wiley and Sons. Ltd., 1989. P. 369–388.
- 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. Vol. 28. P. 573–582.
- Richardson D. M., Pyšek P. Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility // *Progress in Phys. Geogr.* 2006. Vol. 30, N 3. P. 409–431.
- Sagoff M. Do non-native species threaten the natural environment? // *J. Agricultural and Environ. Ethics*. 2005. Vol. 18. P. 215–236.
- Sasaki T., Lauenroth W. K. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities // *Oecologia*. 2011. Vol. 166, N 3. P. 761–768.
- Sedláková I., Fiala K. Ecological degradation of alluvial meadows due to expanding *Calamagrostis epigejos* // *Ekológia (Bratislava)*. 2001. Vol. 20, N 3. P. 226–333.
- Šimová I., Li Y. M., Storch D. Relationship between species richness and productivity in plants: The role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *J. Ecol.* 2013. Vol. 101. P. 161–170.
- Somodi I., Virágh K., Podani J. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland // *Appl. Veget. Sci.* 2008. Vol. 11. P. 187–194.
- Stirling G., Wilsey B. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *Am. Nat.* 2001. Vol. 158. P. 286–300.
- Tilman D. Resources: A graphical mechanistic approach to competition and predation // *Ibid.* 1980. Vol. 116. P. 362–393.
- Van der Maarel E., Noest V., Palmer M. W. Variation in species richness on small grassland quadrats: Niche structure or small-scale plant mobility? // *J. Veget. Sci.* 1995. Vol. 6. P. 741–752.
- Vermeer J. G., Verhoeven J. T. A. Species composition and biomass production of mesotrophic fens in relation to the nutrient status of the organic soil // *Acta Oecol-Oec Plant.* 1987. Vol. 8. P. 321–330.
- Wilsey B., Stirling G. Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities // *Plant. Ecol.* 2007. Vol. 190. P. 259–273.
- Wright D. H. Species-energy theory – an extension of species-area theory // *Oikos*. 1983. Vol. 41. P. 496–506.
- Wright D. H., Currie D. J., Maurer B. A. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales // *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives* / eds. R. E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago: Chicago University Press, 1993. P. 66–75.

Yodzis P. Competition for space and the structure of ecological communities // Lecture Notes in Biomathematics. 1978. Vol. 25. P. 1–191.

Zhang J., Qiao X., Liu Y., Lu J., Jiang M., Tang Z., Fang J. Species-abundance distributions of tree species varies along climatic gradients in China's forests // J. Plant Ecol. 2015. Vol. 23, N 9. P. 1–7.

Relationship Between Degree of Dominance and Species Richness in Herbaceous Communities with Different Productivity

V. V. AKATOV¹, T. V. AKATOVA², S. G. CHEFRANOV¹

¹ *Maikop State Technological University
385000, Maikop, Pervomaiskaya str. 191
E-mail: akatovmgti@mail.ru*

² *Caucasus State Biosphere Nature Reserve
385000, Maikop, Sovetskaya str. 187*

The aim of study was to test the assumption that the relationship between degree of dominance and local species richness in herbaceous communities with different productivity may be dissimilar. As objects of the study, we used alpine, subalpine and low-mountain meadows, subalpine mires, alpine communities of the habitats with little snow and those with long-term snow cover, steppe communities, layer of low-mountain forest communities of the Western Caucasus and Ciscaucasia. The analytical material included 419 plots of herbaceous communities of 0.25 m² in the area with the data on the phytomass of vascular plant species. The results showed that the higher was the average productivity of communities, the closer was the relationship between the degree of dominance and species richness, and the closest one was in meadow communities. Possible causes of such relationships are considered. It is suggested that this may be due to the peculiarities of the organization of plant communities with high and low productivity (high or low intensity of competition).

Key words: herbaceous communities, dominance, species richness, phytomass, competition, life strategies, organizational models.