

УДК 574.472

## СВЯЗЬ МЕЖДУ УРОВНЕМ ДОМИНИРОВАНИЯ И ЛОКАЛЬНЫМ ВИДОВЫМ БОГАТСТВОМ: АНАЛИЗ ПРИЧИН НА ПРИМЕРЕ СООБЩЕСТВ ДЕРЕВЬЕВ И ПТИЦ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2011 г. В.В. Акатов<sup>1</sup>, А.Г. Перевозов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Майкопский государственный технологический университет  
385000 Майкоп, Первомайская, 191  
e-mail: akatovmgti@mail.ru

<sup>2</sup> Кавказский государственный природный биосферный заповедник  
385000 Майкоп, Советская, 187  
e-mail: perevozov-kgz@mail.ru

Поступила в редакцию 26.10.2010 г.

Известно, что локальное видовое богатство биологических сообществ с высоким уровнем доминирования обычно ниже, чем с низким. Причины этой связи, учитывая сложную природу явления доминирования, могут быть различными, однако обычно не анализируются. Цель работы – рассмотреть этот вопрос на примере сообществ деревьев и насекомоядных птиц Западного Кавказа. Результаты показали, что связь между уровнем доминирования и локальным видовым богатством в значительной степени (на 50–60%) является следствием перехвата доминантом большего или меньшего количества ресурсов. Однако определенную роль в этом играют также экологические процессы, определяющие общий характер распределения ресурсов между видами, а также размер видовой пулы, влияющий одновременно как на локальное видовое богатство сообществ, так и на число потенциальных доминантов. Относительный вклад различных механизмов в формирование рассматриваемой связи зависит от степени соответствия ранговой структуры обилия видов в сообществах геометрической модели.

Под уровнем доминирования понимается доля особей наиболее многочисленного вида от общего числа особей в биологическом сообществе (индекс Бергера – Паркера: Баканов, 1987; Лебедева, Кривоуцкий, 2002). Связь этого параметра с видовым богатством ценозов является одной из общепризнанных экологических закономерностей. Известно, что чем выше уровень доминирования, тем преимущественно ниже видовое богатство (Able, Noon, 1976; Бигон и др., 1989; Василевич, 1991, 2009; Panchal, Pandey, 2004; Devlal, Sharma, 2008). Следует отметить, однако, что в большинстве публикаций авторы ограничиваются констатацией этой связи. Между тем ее причины, учитывая сложную природу самого явления доминирования, могут быть различными.

Так, например, уровень доминирования может определяться эколого-биологическими особенностями наиболее многочисленного вида (включая его жизненную стратегию, степень эврибионтности, особенности реакций на изменения условий среды и продуктивности местообитаний), конку-

рентными способностями сопутствующих видов, а также случайными обстоятельствами, возникающими на каждом конкретном участке сообществ (Баканов, 1987; Василевич, 1991, 2009; Миркин, Наумова, 1998; Ильяш и др., 2003). Во всех этих случаях основным механизмом влияния доминантов на видовое богатство сообществ является сокращение ими количества ресурсов, доступных для других видов. Высокий уровень связи между количеством ресурсов (продуктивностью местообитаний), суммарной численностью особей и видовым богатством в ценозах отмечается во многих работах (Wright et al., 1993; Brown et al., 2001; McKane et al., 2002; Kaspari et al., 2003; Пузаченко, 2006; Mönkkönen et al., 2006; Yee, Juliano, 2007). Поэтому можно предположить, что чем выше по каким-либо причинам обилие доминирующего вида в сообществе, тем меньше ресурсов остается сопутствующим, тем ниже их возможная численность и соответственно выше вероятность вымирания в результате флуктуаций среды, тем ниже видовое богатство (Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989; Миркин, Наумова,

1998; McKane et al., 2002; Kunte, 2008; Миркин и др., 2009). О значимости данного механизма как причины связи между уровнем доминирования и видовым богатством ценозов свидетельствуют примеры повышения разнообразия сообществ различных типов в результате удаления доминантов или снижения их численности (Paine, 1980; Баканов, 1987; Бигон и др., 1989; Kunte, 2008; Василевич, 2009), а также снижения разнообразия при увеличении обилия доминанта или внедрении в сообщества новых конкурентно сильных видов (Bobbink, Willems, 1987; Human, Gordon, 1997; Silliman, Bertness, 2004; Василевич, 2009).

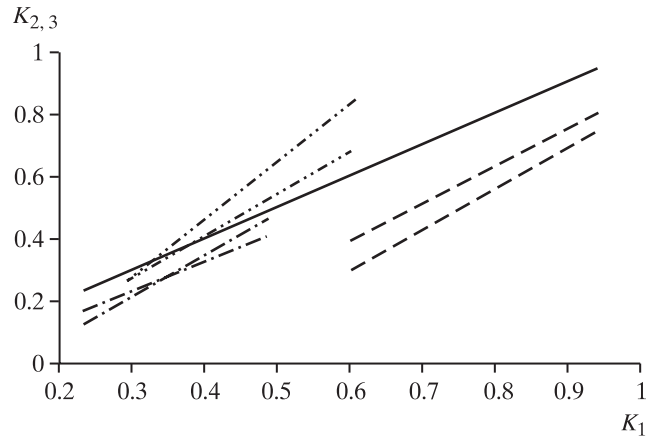
Широкое распространение получила также точка зрения, что уровень доминирования, как и видовое богатство, являются проявлением эмергентности сообществ (Able, Noon, 1976; Brown et al., 2001; Sugihara et al., 2003; Raybaud et al., 2009, и др.). В качестве одного из аргументов в ее поддержку приводят результаты долговременных наблюдений за сообществами разных систематических групп, которые показывают относительную стабильность структуры распределения обилия видов и видового богатства ценозов во времени, в то время как их видовой состав и ранги конкретных видов могут значительно меняться (Brown et al., 2001; Nally, 2007). При этом под рангом вида понимается его порядковый номер в общем ряду видов сообщества, ранжированном по убыванию или возрастанию значимости. В частности считается, что на небольших участках ценозов или отдельных их компонентов (например, ярусов) последовательность оценок обилия видов (ранговая структура) нередко, несмотря на случайные расхождения, приближается к геометрическому ряду (модель Мотомуры):  $N_i = N_1(1 - K)^{i-1}$ , где  $i$  – ранг вида (чем ниже обилие, тем выше ранг),  $N_i$  – число особей вида  $i$ -го ранга;  $N_1$  – число особей первого самого обильного вида;  $N_t$  – общее число особей на участке сообщества;  $K = N_1/N_t$  – уровень доминирования. Геометрическая модель (ГМ) распределения обилия видов соответствует гипотезе перехвата ниш Р. Уиттекера (1980). Она предполагает, что на участках сообществ каждый вид в порядке снижения обилия (увеличения ранга) использует постоянную ( $K$ -ю) часть оставшихся ресурсов сообщества. Например, если наиболее сильный конкурент (доминант) занимает 70% пространства ниши, используя соответствующую долю ресурсов сообщества, то второй по значимости вид в состоянии занять аналогичную долю оставшегося от первого пространства ниши, третий вид – такую же часть от пространства, оставшегося от первого и второго вида, и т.д.

В соответствии с этой моделью доля ресурсов сообщества, используемая наиболее обильным видом (доминантом), не является частным случаем (результатом их биоэкологических особенностей или случайных обстоятельств), а отражает общий характер распределения пространства ниши между видами в тех или иных условиях. Отсюда сообщества с более высоким уровнем доминирования наиболее конкурентоспособного вида должны характеризоваться не только меньшим количеством ресурсов, доступных для сопутствующих видов, но и более “жестким” способом распределения этих ресурсов между ними (т.е. более высокими значениями  $K$ ), что при прочих равных условиях может сказаться на их видовом богатстве.

Известны и другие типы (модели) структуры обилия видов, обзор которых имеется во многих публикациях (Уиттекер, 1980; Левич, 1980; Мэгарран, 1992; Лебедева, Кривоуцкой, 2002; Смуров и др., 2002; Ferreira, Petere Júnior, 2008, и др.). Они предполагают как более, так и менее равномерное, чем в геометрической модели, распределение ресурсов и соответственно более или менее выраженное доминирование одного из видов. К первым относятся, например, логнормальная модель и модель “разломанного стержня” Макартура; ко вторым – гиперболическая модель. Так, гиперболическая модель, предложенная А.П. Левичем (1980), близка геометрической, но в соответствии с ней величина  $K$  убывает с увеличением ранга видов. Поэтому обилие первых видов убывает более резко, а обилие редких – более плавно, чем в соответствии с ГМ (Смуров и др., 2002). В этом случае, если рассматривать всю совокупность видов в сообществе, гиперболическая модель предполагает более неравномерное распределение их обилия, чем геометрическая, но среди только сопутствующих видов – ситуация обратная. В соответствии с логнормальной моделью (для анализа биологических сообществ впервые была использована Престоном (Preston, 1948, 1962)), значения  $K$  у видов первого ранга выше, чем у видов нескольких последующих рангов, а в соответствии с гипотезой случайных границ между нишами Макартура наоборот. При этом как логнормальная модель, так и модель Макартура характерны для сообществ с относительно низким уровнем доминирования. Поэтому характер распределения ресурсов между сопутствующими видами в этих трех моделях (гиперболической, логнормальной и Макартура) менее связан с уровнем доминирования первого по рангу вида, чем в геометрической. Однако несложные расчеты показывают, что для всех перечисленных моделей характерна положительная зависимость

между значениями  $K$  для первого по рангу вида и нескольких видов последующих рангов (например, второго и третьего), распределяющих значительную часть ресурсов сообщества (рис. 1).

Наконец, в 80–90-е годы прошлого века ряд биологов обосновали точку зрения о значительном влиянии на локальное богатство видового фонда (пула) сообществ – группы видов, обитающих в пределах определенной области и потенциально способных существовать в этих сообществах (гипотеза видового фонда: Cornell, 1985; Ricklefs, 1987; Eriksson, 1993; Zobel et al., 1998, и др.). Известно, что его размер может определяться значительным числом факторов, включая региональные условия среды, скорость и продолжительность видообразования, а также уникальные события истории (Ricklefs, 1987; Qian, Ricklefs, 2004). В частности, по мнению Риклефса, относительно низкое разнообразие видов деревьев на территориях с холодным климатом может быть связано со сложностью их колонизации из-за необходимости формирования в процессе эволюции механизмов устойчивости к низким температурам и морозам (Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999; Qian et al., 2003; Qian, Ricklefs, 2004). Физиологический стресс и экстремальные климатические явления, в том числе морозы, могут оказывать прямое влияние на распространение и других групп организмов, как растений, так и животных (Able, Noon, 1976; Sanders et al., 2003; Hawkins et al., 2003; Морозова, 2008). С другой стороны, высказывается предположение, что теплый климат и интенсивное солнечное излучение определяют высокую скорость эволюционного процесса, способствующую формированию значительного видового богатства (Rhode, 1992; Kaspari et al., 2003; Brown et al., 2004; Gillooly, Allen, 2007; Wang et al., 2009). Кроме того, определенное влияние на размер видового фонда сообществ могут оказывать исторические факторы, непосредственно не связанные с современными условиями среды, но нередко действующие в одном с ними направлении (Ricklefs, 1987; Qian, Ricklefs, 2004). Так, существует предположение, что биомы более близких к полюсам регионов, испытавшие плейстоценовое оледенение, относительно беднее видами по сравнению с расположенными южнее, в том числе и из-за своей молодости (Latham, Ricklefs, 1993; Qian, Ricklefs, 2004; Пузаченко, 2006). Многочисленные примеры проявления в такоценозах тундр и полярных пустынь эффекта конкурентного высвобождения (competitive release) (Чернов, 2005), обычно характерного для островных сообществ, можно рассматривать как аргумент в пользу этой гипотезы. В определен-



**Рис. 1.** Ожидаемые (расчетные) соотношения между значениями  $K$  для первого по рангу вида и двух видов последующих рангов (второго и третьего) в сообществах с ранговой структурой обилия видов, соответствующей разным моделям. Сплошная линия – геометрическая модель (значения  $K$  для видов всех рангов одинаковы); пунктирные линии – гиперболическая модель; пунктирные с точками – логнормальная; пунктирные с двумя точками – модель Макартура. Для расчетов использовали уравнения, представленные в работах: Preston, 1962; Уиттекер, 1980; Смуров и др., 2002. Значения параметров моделей задавали произвольно.

ной степени она справедлива и для биоценозов, расположенных на значительных высотах в горах (Able, Noon, 1976; Акатов и др., 2003, 2005).

По мнению В.И. Василевича (1991), число потенциальных доминантов в растительных сообществах в значительной мере определяется условиями среды и общим числом видов, произрастающих в тех или иных условиях. Так, в зоне крайних условий существования растительности произрастает лишь небольшой набор видов, что автоматически ограничивает число тех из них, которые способны достигать в данных условиях высокого обилия и доминировать. Поэтому доля ресурсов, используемых наиболее обильным видом в таких сообществах, обычно весьма значительна. Однако там, где условия среды более благоприятны, возрастает как общее число видов, так и число потенциальных доминантов. Соответственно в отдельных местообитаниях уровень доминирования одного из них оказывается ниже, чем если бы он был единственным претендентом на это место. При этом чем благоприятнее условия среды и выше видовое богатство сообществ, тем большее число видов способно достигать высокого обилия и ниже уровень доминирования каждого из них на конкретных участках. Позже сходную точку зрения высказал Ю.И. Чернов (2005). Основываясь на анализе структуры сообществ экстремальных местообитаний (преимущественно зооценозов), он делает вывод, что 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).

Синтез гипотезы видового фонда и концепции доминирования В.И. Василевича позволяет предположить, что наличие корреляции между уровнем доминирования и числом видов на участках ценозов может быть обусловлено зависимостью обеих характеристик от третьей переменной – размера видового фонда, который в свою очередь является отражением как современных условий существования, так и истории формирования сообществ.

Цель настоящей работы – определить причины связи между относительным обилием доминанта и локальным видовым богатством в двух типах биологических сообществ – деревьях и насекомоядных птиц Западного Кавказа.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследований явились древесный ярус равнинных и горных лесов и сообщества насекомоядных птиц Западного Кавказа. Сбор фактического материала по древесному ярусу лесных фитоценозов осуществлялся с 2000 по 2009 г. в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Вулан, Небуг, Агой, Шепси, Шахе, Сочи, Хоста, Мзымта, 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 древесного яруса лесных фитоценозов выбирались однородные лесные участки площадью около одного гектара, характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах каждого такого участка были заложены 10 пробных площадок размером 20 × 15 м. На каждой площадке было выполнено краткое описание лесного фитоценоза, включающее регистрацию всех видов древесных растений с диаметром ствола более 6 см на высоте груди. Описания были выполнены в наиболее распространенных в регионе лесных формациях: в субальпийском березовом и буковом криволесье (доминирующие виды – *Betula litwinowii* Doluch. и *Fagus orientalis* Lipsky); в среднегорных и верхнегорных буково-пихтовых лесах (доминирующие виды – *Abies nordmanniana* (Steven) Spach и *Fagus orientalis*); в нижнегорных лесах с доминированием *Quercus petraea* L. ex

Liebl., *Taxus baccata* L. и *Pinus pallasiana* D. Don. (южный макросклон), *Quercus robur* L. и *Carpinus betulus* L. (северный макросклон); в приуроченных лесах с доминированием *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *A. incana* (L.) Moench, *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*. Состав и структура этих сообществ описаны во многих работах: Грудзинская, 1953; Коваль и др., 1980; Гребенщиков и др., 1990; Бебия, 2002, Французов, 2006, и др. Общее число выбранных и описанных таким образом участков древесного яруса составило 58 и соответственно 580 площадок площадью 300 м<sup>2</sup> каждая.

Сбор фактического материала по населению насекомоядных птиц проводился в гнездовые периоды 2007–2009 гг. Маршрутные учеты были выполнены по общепринятой методике (Равкин, Челинцев, 1990) в бассейнах рек Белая, Шахе и Малая Лаба одним и тем же учетчиком. Учеты начинали, как правило, через 1 ч после восхода солнца и вели в течение 2–3 ч. За это время удавалось пройти от 4 до 7 км со средней скоростью 2–3 км/ч. Учетные маршруты проходили по тропам или лесным дорогам, которые не нарушали естественной сомкнутости растительности. На крутых склонах учеты проводили, как правило, при движении сверху вниз. Для нивелирования фенофаз, связанных с высотной поясностью, сначала учеты проводили в нижнегорном поясе (конец мая/начало июня), затем в среднегорном (начало/середина июня) и высокогорном (середина/конец июня). Всего было обследовано 9 биотопов, в каждом из которых проведено от 4 до 11 учетов. Общее число маршрутных учетов составило 61, а их общая протяженность – около 300 км. Результаты учетов опубликованы (Перевозов, 2008, 2009а,б).

На основе собранного фактического материала определены значения следующих показателей:  $P$  – видовой фонд (пул) сообществ (общее число видов деревьев, зафиксированных на лесных участках определенных формаций, или насекомоядных птиц на маршрутных участках в пределах определенных биотопов – ценотический подход к определению размера видового фонда: Zobel et al., 1998);  $N_i$  – средняя плотность древостоя в целом, т.е. среднее число стволов на 300 м<sup>2</sup>, а также количество птиц на 1 км<sup>2</sup>;  $N_s$  – среднее число стволов сопутствующих видов (т.е. кроме доминирующего вида) на 300 м<sup>2</sup>, а также плотность населения сопутствующих видов птиц;  $N_i$  – средняя плотность видов деревьев и птиц  $i$ -го ранга на участках леса или маршрутах учетов;  $K_1 = N_1/N_i$  – уровень доминирования конкурентоспособного вида, а также  $K_2 = N_2/(N_i - N_1)$ ,

$K_3$ ,  $K_i$ ;  $S_i$  и  $S_s$  – среднее число видов и среднее число сопутствующих видов деревьев на площадках 300 м<sup>2</sup> и птиц на 1 км<sup>2</sup>.

Для определения правомерности изложенных выше гипотез использовали метод множественного корреляционно-регрессионного анализа. Он позволяет оценить относительное влияние каждого из факторов ( $N_s$ ,  $K_1$  и  $P$ ) на зависимую величину ( $S_s$ ), абстрагируясь от связи вариации каждого из факторов с вариацией остальных факторов (Елисеева, Юзбашев, 1996; Пузаченко, 2004). Мы предполагаем, что в случае правомерности первой гипотезы о механизме связи между уровнем доминирования и видовым богатством, изложенной в начале статьи, использование метода позволит обнаружить зависимость между параметрами  $N_s$  и  $S_s$ , второй гипотезы – между  $K_1$ ,  $N_s$  и  $S_s$  и третьей – между  $P$  и  $S_s$ .

Относительный вклад  $K_1$ ,  $N_s$  и  $P$  в предсказание локального видового богатства ( $S_s$ ) оценивали на основе стандартизованного коэффициента регрессии ( $Beta$ ) и коэффициента раздельной детерминации ( $d^2$  – произведение парного коэффициента корреляции определенного фактора и его  $Beta$ -коэффициента). Поскольку используемый статистический метод предназначен для анализа многофакторных связей линейного типа, то в случае, когда связь факторов ( $K_1$ ,  $N_s$  или  $P$ ) с  $S_s$  не являлась линейной, производили ее линеаризацию путем логарифмирования значений параметров  $N_s$  и/или  $S_s$ ,  $P$  (Пузаченко, 2004). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Общая характеристика изученных сообществ*

Характеристика древесного яруса лесных фитоценозов представлена в табл. 1. Из нее следует, что описанные сообщества характеризуются значительным варьированием числа особей (числа стволов с диаметром более 6 см на высоте груди) на площадках 300 м<sup>2</sup>. Минимальное среднее для пробного участка значение данного параметра было зафиксировано в сухих дубравах береговой полосы Черного моря (8 особей на 300 м<sup>2</sup>), максимальное – в субальпийском буковом криволесье (67.5 особей). При этом варьирование средних значений данной характеристики для определенных типов сообществ относительно невелико и в основном укладывается в интервал 15–20 стволов. Влияние данного фактора на видовое богатство сообществ незначительно – парный коэффициент корреляции между значениями  $N_i$  и  $S_i$  равен 0.162.

При исключении максимального значения  $N_i$  (67.5 особей) он повышается до статистически значимой величины – 0.358 ( $n = 57$ ,  $p < 0.01$ ). Однако даже в этом случае  $N_i$  определяет варьирование  $S$  не более чем на 13%.

Средний уровень доминирования наиболее конкурентоспособного вида на участках ( $K_1$ ) варьирует от 0.33 до 0.97, в среднем для типов сообществ – от 0.33 до 0.86. Максимальные значения этого параметра выявлены в сообществах, сформированных в экстремальных условиях среды: в субальпийском и верхнегорном поясах, а также на сухих склонах Черноморского побережья (сообщества с доминированием дуба скального и сосны Палласа); минимальные – в наиболее теплых и влажных условиях (сообщества с доминированием дуба черешчатого и тиса ягодного). Существенное варьирование уровня доминирования наблюдали и в пределах сообществ определенных типов. Соотношение между  $K_1$  и  $S_i$  характеризуется высоким уровнем корреляции – 0.852 ( $n = 58$ ,  $p < 0.01$ ).

Размер видового фонда ( $P$ ) древесного яруса нижнегорных лесов различных формаций варьирует в пределах от 14 до 22 видов, среднегорных буково-пихтовых лесов составляет 12 видов, а верхнегорных буково-пихтовых, буковых и березовых лесов – 7, 4 и 6 видов соответственно. Между значениями данного параметра, уровнем доминирования и локальным видовым богатством сообществ деревьев наблюдается статистически значимая связь ( $r = 0.709$  и  $0.626$ , соответственно  $n = 58$ ,  $p < 0.001$ ).

Характеристика сообществ насекомоядных птиц представлена в табл. 2. Из нее видно, что плотность населения насекомоядных птиц ( $N_i$ ) варьирует в пределах от 20 до 843 особей/км<sup>2</sup>. Усредненные значения по биотопам варьируют от 108 на альпийских лугах до 526 особей/км<sup>2</sup> в среднегорных буково-пихтовых лесах. Влияние  $N_i$  на видовое богатство сообществ насекомоядных птиц более существенно, чем на древесный ярус лесов – парный коэффициент корреляции между значениями  $N_i$  и  $S_i$  равен 0.565 ( $n = 61$ ,  $p < 0.001$ ).

Средний уровень доминирования на участках сообществ насекомоядных птиц Западного Кавказа ( $K_1$ ) варьирует от 0.22 в среднегорных буково-пихтовых лесах до 0.72 на альпийских лугах. В целом в лесных сообществах  $K_1$  варьирует в пределах 0.14–0.61, а в сообществах высокогорий (альпийский и субальпийский пояса) – в пределах 0.40–1.0. Парный коэффициент корреляции между значениями  $K_1$  и  $S_i$  равен 0.626 ( $n = 61$ ,  $p < 0.001$ ).

Таблица 1. Характеристика древесного яруса лесных фитоценозов

Сообщества; доминирующие виды (высота над ур. м., м)	$n$	$N_i$	$K_1$	$S_i$	$R_e^2$
Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Taxus baccata</i> (50–300)	1	18.7	0.33	6.2	0.962
Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Pinus pallasiana</i> (50–300)	1	14.9	0.71	3.7	0.942
Нижнегорные и среднегорные прирусловые леса обоих макросклонов; <i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i> (300–800)	9	19.7 (13.5–23.9)	0.63 (0.39–0.83)	3.8 (2.6–5.0)	0.959 (0.852–0.992)
Нижнегорные прирусловые леса северного макросклона; <i>Carpinus betulus</i> и <i>Fagus orientalis</i> (250–500)	7	19.4 (15.3–28.0)	0.52 (0.35–0.76)	4.8 (3.1–7.6)	0.957 (0.924–0.990)
Нижнегорные леса обоих макросклонов; <i>Quercus petraea</i> (350–1000)	10	19.7 (8.0–34.6)	0.79 (0.60–0.93)	2.9 (1.8–5.7)	0.972 (0.944–0.999)
Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus robur</i> (100–300)	8	22.7 (18.7–27.0)	0.51 (0.44–0.63)	4.7 (3.2–6.3)	0.977 (0.960–0.991)
Среднегорные леса северного макросклона; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (600–1400)	9	16.0 (10.9–30.1)	0.70 (0.62–0.85)	2.7 (2.3–3.2)	0.956 (0.854–0.994)
Верхнегорные леса обоих макросклонов; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1400–1800)	8	19.8 (13.5–31.8)	0.81 (0.61–0.92)	2.3 (1.4–4.2)	0.981 (0.937–0.999)
Субальпийские леса обоих макросклонов; <i>Betula litwinowii</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1700–2200)	5	37.0 (21.2–67.5)	0.86 (0.70–0.97)	2.5 (1.5–3.7)	0.985 (0.947–0.999)

**Примечание.**  $n$  – количество описаний;  $N_i$  – средняя плотность древостоя в целом, т.е. среднее число стволов на 300 м<sup>2</sup>;  $K_1 = N_1/N_i$  – уровень доминирования, где  $N_1$  – число стволов доминирующего (первого по рангу) вида;  $S_i$  – среднее число видов деревьев на площадках 300 м<sup>2</sup>.  $R_e^2$  – коэффициент детерминации, показывающий соответствие ранговой структуры распределения обилия видов (либо логарифма обилия) экспоненциальной (либо линейной) функции.

Видовые фонды сообществ насекомоядных птиц нижнегорной зоны включают до 31 вида, среднегорной – 28, верхнегорной лесной и субальпийской зон – 20–25, альпийского пояса – 16 видов. Между значениями данного параметра, уровнем доминирования и локальным видовым богатством сообществ птиц наблюдается статистически значимая связь ( $r = 0.674$  и  $0.788$ , соответственно  $n = 58$ ,  $p < 0.001$ ).

#### Соответствие структуры распределения обилия видов исследованных сообществ ГМ

Как было показано выше, гипотеза перехвата ниш предполагает наиболее строгое соответствие между значениями  $K$  для первого по рангу вида и видов последующих рангов. Поэтому на первом этапе анализа представляет интерес оценить степень соответствия фактических данных по изученным сообществам модели Мотомуры (ГМ). Она предполагает, что ранговое распределение

значимости видов следует закону геометрической прогрессии, которая описывается экспоненциальной функцией в простой (ранг/обилие) и линейной функцией – в полулогарифмической (ранг/логарифм обилия) шкалах (Уиттекер, 1980; Лебедева, Криволицкий, 2002). Поэтому степень соответствия фактических данных ГМ наиболее просто может быть оценена через соответствие эмпирических рядов указанным выше функциям, для чего можно использовать коэффициент детерминации. При этом данное соответствие можно считать условно хорошим, если указанные функции (экспоненциальная или линейная) описывают более 95% варьирования значений обилия видов и удовлетворительным – 90–95%. Значения коэффициента детерминации, показывающего соответствие ранговой структуры распределения обилия видов экспоненциальной функции ( $R_e^2$ ), представлены в табл. 1 и 2. Как следует из таблиц, в среднем соответствие фактических данных по древесному ярусу лесных фитоцено-

Таблица 2. Характеристика населения насекомоядных птиц

Сообщества; доминирующие виды деревьев (высота над ур. м., м)	$n$	$N_i$	$K_1$	$S_i$	$R_e^2$
Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Castanea sativa</i> и <i>Fagus orientalis</i> (50–300)	7	377.7 (139–465)	0.32 (0.20–0.45)	14.9 (12–16)	0.933 (0.907–0.978)
Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus petraea</i> (350–850)	5	502 (424–613)	0.31 (0.23–0.40)	21.4 (17–24)	0.959 (0.937–0.980)
Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus robur</i> (100–300)	4	376 (280–461)	0.24 (0.15–0.32)	20 (17–22)	0.945 (0.911–0.962)
Среднегорные леса обоих макросклонов; <i>Fagus orientalis</i> (600–1400)	7	486 (257–743)	0.29 (0.24–0.41)	19 (16–25)	0.948 (0.909–0.963)
Среднегорные леса северного макросклона; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (650–1400)	6	525.8 (253–843)	0.22 (0.14–0.30)	16.5 (12–22)	0.954 (0.923–0.981)
Верхнегорные леса обоих макросклонов; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1400–1800)	9	431.7 (307–612)	0.28 (0.17–0.61)	15.4 (10–21)	0.937 (0.896–0.955)
Субальпийские леса северного макросклона; <i>Betula litwinowii</i> (1700–2200)	8	325.4 (111–515)	0.27 (0.17–0.40)	17.3 (12–23)	0.949 (0.858–0.971)
Субальпийские луга обоих макросклонов (1800–2500)	4	139.3 (56–203)	0.62 (0.40–0.83)	6.8 (5–10)	0.887 (0.770–0.956)
Альпийские луга обоих макросклонов (2500–3000)	11	108 (20–225)	0.72 (0.39–1)	4 (2–7)	0.925 (0.740–0.992)

**Примечание.**  $n$  – количество маршрутных учетов;  $N_i$  – средняя плотность населения особей/км<sup>2</sup>;  $K_1 = N_1/N_i$  – уровень доминирования;  $S_i$  – среднее число видов птиц на маршруте;  $R_e^2$  – коэффициент детерминации, показывающий соответствие ранговой структуры распределения обилия видов (либо логарифма обилия) экспоненциальной (либо линейной) функции.

зов Западного Кавказа ГМ можно считать хорошим, а по сообществам насекомоядных птиц – удовлетворительным. Из табл. 3 и рис. 2, а и б также следует, что между значениями  $K$  для первого по рангу вида и нескольких видов последующих рангов (например, второго, третьего), распределяющих значительную часть ресурсов сообщества, имеет место статистически значимая корреляция.

Возможные причины отклонения значений  $K_{2,3}$  от  $K_1$  могут быть определены в результате сопоставления рис. 1 и 2. Так, в сообществах обеих таксономических групп с высокими значениями  $K_1$  отклонения структуры распределения обилия видов от геометрической модели связано с относительно низкими значениями  $K_{2,3}$  по сравнению с  $K_1$ , что может свидетельствовать о ее близости к гиперболической модели. В сообществах деревьев со средними значениями  $K_1$  (0.6–0.7) существенные отклонения значений  $K$  видов второго и третьего порядков от  $K_1$  могут быть связаны со сдвигом структуры обилия видов как в сторону гиперболической модели, так и модели Макарту-

ра, а в сообществах птиц с низким уровнем доминирования – в сторону логнормальной модели. Кроме того, удовлетворительное соответствие фактической структуры обилия той или иной модели должно свидетельствовать о достижении видами конкурентного равновесия (Huston, 1979; Пузаченко, 2006; Ulrich, 2008), хотя известно, что в реальности большинство из сообществ находятся в неравновесном состоянии (Huston, 1979). Однако независимо от причины данные отклонения не являются препятствием для утверждения, что чем большую часть ресурсов сообществ использует доминирующий вид, тем в среднем большую часть оставшихся ресурсов использует группа наиболее обильных сопутствующих видов (табл. 3), тем меньше ресурсов остается малочисленным видам.

*Уровень доминирования и локальное видовое богатство: анализ причин связи*

Средние значения анализируемых параметров для реальных сообществ деревьев и птиц Западного Кавказа, а также пределы их варьирования

**Таблица 3.** Соотношение значений  $K$  между видом первого и видами последующих (второго–третьего) рангов

Сообщества	Ранг вида	$n$	$r$	$p$	$b$
<b>Деревьев</b>					
В целом	Второй	58	0.740	< 0.001	0.702
	Третий	42	0.657	< 0.001	0.961
С высокими $R_e^2$	Второй	20	0.941	< 0.001	1.052
	Третий	13	0.950	< 0.001	1.145
С низкими $R_e^2$	Второй	20	0.543	< 0.05	0.556
	Третий	13	0.292		0.317
<b>Птиц</b>					
В целом	Второй	61	0.767	< 0.001	0.602
	Третий	59	0.765	< 0.001	0.603
С высокими $R_e^2$	Второй	20	0.927	< 0.001	0.922
	Третий	18	0.904	< 0.001	0.907
С низкими $R_e^2$	Второй	20	0.612	< 0.01	0.373
	Третий	20	0.684	< 0.001	0.500

**Примечание.**  $n$  – количество маршрутных учетов;  $r$  – коэффициент корреляции Пирсона;  $p$  – уровень его значимости;  $b$  – угловой коэффициент уравнения линейной регрессии;  $R_e^2$  – коэффициент детерминации, показывающий соответствие ранговой структуры распределения обилия видов (либо логарифма обилия) экспоненциальной (либо линейной) функции.

**Таблица 4.** Средние и пределы варьирования значений анализируемых параметров для сообществ деревьев и птиц

Сообщества	$n$	$K_1$	$N_s$	$S_s$	$P$	$R_e^2$
<b>Деревьев</b>						
В целом	58	0.68	6.5	2.4	12.7	0.968
		(0.33–0.96)	(0.9–18.1)	(0.8–6.6)	(4–23)	(0.852–1.00)
С высокими $R_e^2$	20	0.72	6.6	2.5	11.5	0.993
		(0.35–0.95)	(1.4–18.1)	(0.4–6.6)	(4–18)	(0.978–0.999)
С низкими $R_e^2$	20	0.64	6.1	2.3	14.0	0.939
		(0.33–0.96)	(0.9–14.5)	(0.5–5.2)	(6–18)	(0.852–0.985)
<b>Птиц</b>						
В целом	61	0.37	243.8	13.3	24.1	0.938
		(0.14–0.96)	(4–773)	(1–24)	(16–31)	(0.740–1.00)
С высокими $R_e^2$	20	0.36	245.5	14.4	25.0	0.969
		(0.15–0.87)	(6.7–462.3)	(2–24)	(16–31)	(0.953–0.991)
С низкими $R_e^2$	20	0.40	227.3	12.1	22.3	0.896
		(0.17–0.83)	(3.7–434.5)	(3–21)	(16–28)	(0.740–0.940)

**Примечание.**  $n$  – количество описаний;  $N_t$  – средняя плотность древостоя в целом, т.е. среднее число стволов на 300 м<sup>2</sup>;  $K_1$  – относительное обилие первого по рангу вида; где  $N_s$  – среднее число стволов сопутствующих видов в целом на площадках 300 м<sup>2</sup>;  $S_s$  – среднее число сопутствующих видов деревьев на площадках 300 м<sup>2</sup>;  $P$  – размер видового фонда сообществ;  $R_e^2$  – коэффициент детерминации, показывающий соответствие ранговой структуры распределения обилия видов (либо логарифма обилия) экспоненциальной (либо линейной) функции.

представлены в табл. 4. Результаты их анализа представлены в табл. 5. Из последней таблицы видно, что применительно ко всему набору данных наиболее значительное влияние на локальное богатство обоих типов сообществ оказывает число особей сопутствующих видов  $N_s$ . Этот фактор определяет примерно 50–60% варьирования зна-

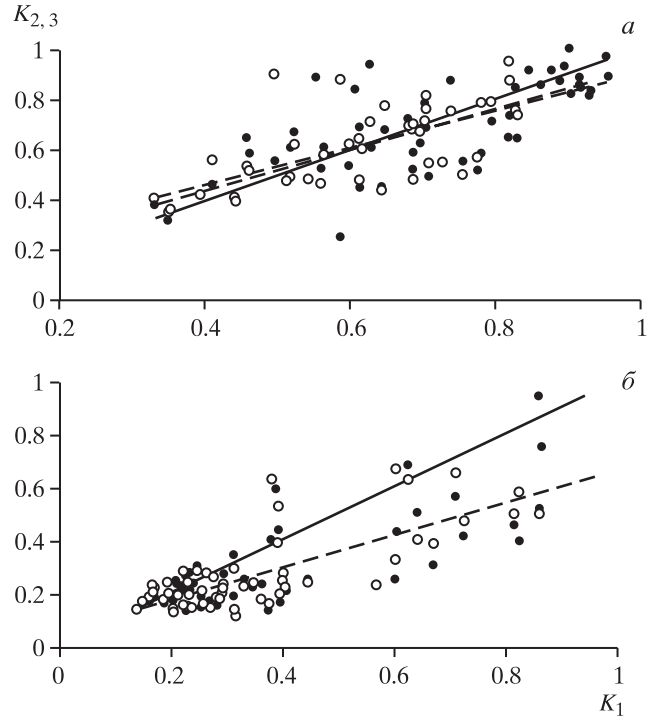
чений  $S_s$ . Влияние особенности структуры обилия видов ( $K_1$ ) и видового фонда сообществ ( $P$ ) на данную характеристику ( $S_s$ ) значительно слабее и примерно одинаково (по 10–20%). При этом значение стандартизированного коэффициента регрессии ( $Beta$ ), показывающее относительное влияние параметра  $K_1$  на число сопутствующих



видов ( $S_s$ ), в сообществах птиц является несколько более высоким, чем в сообществах деревьев.

Чтобы получить более ясное представление о роли  $K_1$  в определении числа сопутствующих видов деревьев и птиц на локальных участках ( $S_s$ ), мы проанализировали аналогичным образом группы сообществ как деревьев, так и птиц с высоким и низким соответствием ГМ. Для этого мы разбили сообщества обеих групп организмов по признаку сходства числа особей сопутствующих видов ( $N_s$ ) на пять классов и из каждого класса выбрали по четыре участка с наиболее хорошим и по четыре участка с наиболее плохим соответствием структуры обилия видов ГМ (оценивалось на основе параметра  $R_e^2$ ). В результате как для сообществ деревьев, так и насекомоядных птиц были сформированы две группы по 20 участков с высокими и низкими значениями  $R_e^2$ . Для каждой из этих групп методом множественной регрессии было определено относительное влияние факторов  $K_1$ ,  $N_s$  и  $P$  на число сопутствующих видов ( $S_s$ ). Мы предположили, что если соотношение роли этих факторов в определении  $S_s$  не будет существенно отличаться в группах сообществ с высокими и низкими значениями  $R_e^2$ , то это можно рассматривать как аргумент в пользу предположения о незначительном влиянии структуры обилия видов на локальное видовое богатство сообществ. Напротив, в случае наличия такого влияния можно ожидать, что в сообществах с высокими значениями  $R_e^2$  роль фактора  $K_1$  будет выше, а  $P$  – ниже по сравнению с сообществами с низкими значениями  $R_e^2$ .

Характеристика сообществ деревьев и птиц с относительно хорошим и относительно пло-



**Рис. 2.** Соотношение между значениями  $K$  для первого по рангу вида ( $K_1$ ) и двух видов последующих рангов (второго и третьего) в изученных сообществах деревьев (а) и птиц (б). Черные кружки – вид второго ранга, белые – третьего; пунктирные линии – линии регрессии для этих точек. Сплошная линия отражает полное соответствие между значениями  $K$  у видов первого и последующих двух рангов.

хим соответствием структуры обилия видов ГМ представлена в табл. 4. Как видно из таблицы, выделенные группы сообществ существенно отличаются по средним значениям  $R_e^2$ , но остаются сходными по другим признакам. Кроме того, из

**Таблица 5.** Влияние уровня доминирования ( $K_1$ ), числа особей сопутствующих видов ( $\ln N_s$ ) и размера видового фонда ( $P$ ) на число сопутствующих видов ( $\ln S_s$ ) в сообществах деревьев и насекомоядных птиц

Сообщества	$n$	$\ln N_s$		$K_1$		$P$		$\ln N_s + K_1 + P$	
		$Beta$	$d^2$	$Beta$	$d^2$	$Beta$	$d^2$	$R$	$R^2$
<b>Деревьев</b>									
В целом	58	<u>0.642</u>	0.574	-0.187	0.159	<u>0.160</u>	0.106	<b>0.915</b>	0.838
С высокими $R_e^2$	20	<u>0.598</u>	0.571	<u>-0.318</u>	0.299	0.136	0.096	<b>0.982</b>	0.965
С низкими $R_e^2$	20	<u>0.460</u>	0.408	-0.278	0.242	<u>0.291</u>	0.216	<b>0.931</b>	0.866
<b>Птиц</b>									
В целом	61	<u>0.524</u>	0.483	<u>-0.237</u>	0.208	<u>0.252</u>	0.204	<u>0.947</u>	0.896
С высокими $R_e^2$	20	<u>0.617</u>	0.592	-0.231	0.214	0.146	0.129	<u>0.967</u>	0.935
С низкими $R_e^2$	20	<u>0.441</u>	0.380	-0.238	0.189	<u>0.419</u>	0.317	<u>0.941</u>	0.885

**Примечание.** Параметры:  $R$  – коэффициент множественной корреляции;  $R^2$  – коэффициент множественной детерминации;  $Beta$  – стандартизированный коэффициент регрессии (standard regression coefficient);  $d^2$  – коэффициент раздельной детерминации; подчеркнуты статистически значимые (для 5%-го и более высокого уровня) значения параметров  $R$  и  $Beta$ .

данных табл. 3 следует, что у сообществ с высокими значениями  $R_e^2$  наблюдается очень хорошее соответствие между значениями  $K$  для первого по рангу вида и нескольких видов последующих рангов (второго, третьего), в то время как у сообществ с низкими значениями  $R_e^2$  связь между  $K_1$  и  $K_2, K_3$  значительно слабее.

Результаты анализа данных представлены в табл. 5. Видно, что в сообществах деревьев с хорошим соответствием структуры обилия видов ГМ статистически значимое влияние на число сопутствующих видов оказывают факторы  $K_1$  и  $N_s$ , а в сообществах с иной структурой обилия видов —  $N_s$  и  $P$ . В сообществах птиц с высокими значениями  $R_e^2$  статистически значимое влияние на число сопутствующих видов ( $S_s$ ) оказывает только  $N_s$ . Однако значения стандартизованного коэффициента регрессии ( $Beta$ ) и коэффициента отдельной детерминации ( $d^2$ ) для  $K_1$  в этих сообществах все же выше, чем для  $P$ , а в сообществах с низкими значениями  $R_e^2$  наоборот. Причем в последнем случае влияние  $P$  на  $S_s$  является статистически значимым и сопоставимым с влиянием  $N_s$ . Кроме того, следует обратить внимание, что в сообществах деревьев и птиц с хорошим соответствием структуры обилия видов ГМ фактор  $N_s$  определяет число сопутствующих видов в большей степени (примерно на 60%), чем в сообществах с иной структурой (примерно на 40%).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты могут быть сведены к следующему.

Уровень доминирования наиболее многочисленного вида в сообществах деревьев и птиц Западного Кавказа варьирует в широких пределах, причем как между типами сообществ или местообитаний, так и внутри них. Между уровнем доминирования и локальным видовым богатством изученных сообществ наблюдается значительная корреляция, связанная с несколькими причинами.

В наибольшей степени видовое богатство сообществ определяется числом особей сопутствующих видов. Это может свидетельствовать о том, что основной причиной связи между уровнем доминирования и числом видов на небольших участках исследованных ценозов является сокращение доминантами количества ресурсов, доступных для других видов. При этом в сообществах деревьев и птиц с хорошим соответствием структуры обилия видов ГМ, т.е. где между значениями  $K$  для первого по рангу вида и видов последующих рангов наблюдается строгое

соответствие, данный фактор определяет число сопутствующих видов в большей степени, чем в сообществах с иной структурой.

Поскольку уровень доминирования наиболее сильного конкурента на значительном числе участков сообществ деревьев и насекомоядных птиц Западного Кавказа является в той или иной мере отражением общей структуры распределения обилия видов, это оказывает определенное влияние на их видовое богатство. Применительно ко всему набору участков сообществ данный фактор определяет около 15–20% варьирования числа видов, а на участках с наиболее хорошим соответствием структуры обилия видов ГМ около 20–30%.

Влияние размера видового фонда на локальное богатство сообществ также в существенной мере определяется характером структуры распределения обилия видов: оно практически отсутствует на участках с хорошим соответствием данной структуры ГМ и существенно при иной структуре. Данный результат может свидетельствовать о том, что в сообществах с плохим соответствием структуры обилия видов ГМ связь между уровнем доминирования и видовым богатством в значительной мере (в большей степени для сообществ птиц и в меньшей для древесного яруса) является отражением зависимости обеих этих характеристик от размера видового фонда.

Соответственно, как следует из результатов анализа, ключевым моментом, определяющим соотношение роли различных механизмов в формировании связи уровня доминирования и видового богатства сообществ, является соответствие структуры обилия видов геометрической модели. На участках, где такое соответствие выражено, видовое богатство в значительной мере (более чем на 80%) определяется числом особей сопутствующих видов и показателем  $K$ , отражающими характер распределения нишевого пространства, т.е. локальными процессами. На участках с плохим соответствием структуры обилия видов ГМ на данную характеристику влияют не только локальные условия среды, но и размер видового фонда сообществ. Роль локальных факторов при этом снижается до 57% в сообществах птиц и до 65% в древесном ярусе лесов.

Таким образом, полученный результат может быть рассмотрен в более широком экологическом контексте, а именно в связи с вопросом о соотношении роли локальных процессов и размера видового фонда в формировании структуры и видового богатства сообществ на небольших участках. Дискуссия по этому вопросу была вызвана

уже упомянутым выше предположением о невозможности достижения верхнего предела видового богатства на небольших участках и о его зависимости от размера видового фонда сообществ. В качестве доказательства рассматривалась линейная зависимость между размером видового фонда и локальным богатством ценозов (Cornell, 1985; Ricklefs, 1987). Однако последующее тестирование этой гипотезы дало неопределенные результаты (Lawton et al., 1993; Aho, Bush, 1993; Hugueny, Paugy, 1995; Duncan et al., 1998; Shurin et al., 2000; Simkova et al., 2001). Кроме того, строгость данного теста неоднократно подвергалась сомнению из-за сложности определения зависимой и независимой переменных (Srivastava, 1999; Herben, 2000; Lepš, 2001; Акатов и др., 2002; He et al., 2005; Akatov et al., 2005). Поэтому роль размера видового фонда сообществ в определении их локального богатства все еще остается неясной.

Полученные нами результаты позволяют предположить, что в сообществах деревьев и птиц Западного Кавказа данный фактор влияет как на локальное богатство, так и на уровень доминирования. Однако в среднем это влияние относительно невелико. Кроме того, оно практически отсутствует в сообществах с ранговой структурой обилия видов, соответствующей ГМ. Данный вывод не является принципиально новым. Так, известно предположение, что соотношение роли локальных процессов и размера видового фонда в определении видового богатства биологических сообществ зависит от интенсивности межвидовых взаимодействий (Cornell, 1985; Cornell, Lawton, 1992). В сообществах с интенсивными взаимодействиями (*interactive community*) значительную роль в этом играют локальные процессы. В сообществах со слабыми взаимодействиями (*non-interactive community*) нишевое пространство всегда открыто, влияние локальных процессов ограничено и на первый план выходит размер видового фонда (Cornell, 1985; Cornell, Lawton, 1992). По мнению Корнелла, сообщества со слабыми биотическими взаимодействиями чаще формируются в условиях среды, где локальные вымирания видов являются следствием воздействия скорее абиотических факторов и нарушений, чем биотических взаимодействий. В соответствии с полимодельной концепцией организации растительных сообществ Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998) они относятся либо к абиотической *S*-модели (сообщества экстремальных условий, где почти нет конкуренции, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным популяционным закономерностям), либо к *R*-модели (часто нарушаемые сообщества,

а также открытые сообщества первых стадий сукцессий). Но обратим внимание, что геометрическое распределение обилия видов, которое, как мы выяснили, ограничивает влияние размера видового фонда на видовое богатство, чаще обнаруживается в тех же типах сообществ: первых стадий сукцессий, сообществ экстремальных условий среды и часто нарушаемых местообитаний (Able, Noon, 1976; Уиттекер, 1980; Sugihara et al., 2003; Panchal, Pandey, 2004; Hea, Tangb, 2008; Кузнецова, 2009). Это может означать, что либо наши представления об интенсивности конкуренции между видами в сообществах разных типов (в первую очередь растительных) остаются ограниченными, либо низкая интенсивность биотических взаимодействий не является достаточным условием для существенного влияния региональных процессов на локальное богатство (Akatov et al., 2005; Акатов, Акатова, 2008).

Каков же механизм формирования структуры обилия видов, соответствующей ГМ? В литературе на этот вопрос нет определенного ответа. Так, гипотеза перехвата ниш, в основу которой положены априорные представления о различном «могуществе» видов при взаимодействии в сообществе, представляет собой красивое, но достаточно формальное объяснение (Левич, 2007). Более реалистичен ее стохастический вариант – *Dominance Pre-Emption model*, когда каждый новый внедряющийся в сообщество вид перераспределяет ресурс наименее обильного вида, при этом доля отделяемого ресурса не является строго фиксированной, а случайно варьирует в некоторых пределах, задаваемых моделью (Ferreira, Petreire Júnior, 2008). В ряде работ обосновывается положение, что геометрическое распределение обилия видов наблюдается в тех сообществах, где потребляется единственный ресурс, и потребности видов в нем распределены линейно (Пузаченко, 2006; Левич, 2007).

По мнению Колаза и Вальто (Kolasa, Waltho, 1998), недостатком ориентированных исключительно на разделение ресурса моделей является слабый учет других экологических факторов, влияющих на обилие видов. В качестве альтернативы предлагается гипотеза иерархического строения сообществ (Kolasa, Biesiadka, 1984; Kolasa, 1989). В соответствии с ней ведущую роль в распределении обилия видов играет иерархическая природа местообитаний. Каждый фрагмент местообитания может быть разделен на более мелкие фрагменты в соответствии с биологически значимыми критериями. Иерархические уровни фрагментов местообитаний определяют

уровни специализации видов. Некоторые виды (генералисты) занимают и используют сравнительно большие части местообитаний и являются обильными, в то время как другие (специалисты) – небольшие части и характеризуются меньшим обилием. В соответствии с одним из предсказаний этой гипотезы распределение обилия видов на небольших участках сообществ должно соответствовать геометрической модели, а в значительных совокупностях видов – логнормальной (Kolasa, 1989). В последние годы внимание к иерархической организации среды и ее влиянию на видовое богатство сообществ усилилось (Пузаченко, 2006; Азовский и др., 2007; Гелашвили и др., 2007).

Причиной геометрического распределения обилия видов может быть также наличие в сообществах обратных связей, когда виды с более высокой конкурентной способностью оказываются более обильными по сравнению с другими видами не только потому, что в силу своих биоэкологических особенностей захватывают лучшие местообитания и больше ресурсов, но и потому, что высокая численность способствует еще большему увеличению численности. На это явление как причину существования доминантов в растительных сообществах ранее обратил внимание В.И. Василевич (1991). В таком случае отклонение от геометрической модели к гиперболической может свидетельствовать об усилении роли двойных обратных связей в организации сообществ (Марков, Коротаев, 2007). Известны и другие подходы к обоснованию формы ранговых распределений (Пузаченко, Пузаченко, 1996; Левич, 2007; Ferreira, Petreire Júnior, 2008). Однако в целом, как подчеркивает Сугихара с соавторами (Sugihara et al., 2003), несмотря на важность выяснения фундаментальных причин закономерностей соотношения обилия видов в ценозах, наши представления об этом – одном из наиболее глубоких аспектов ценотической структуры – к сожалению, остаются поверхностными.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, уровень доминирования в сообществах может определяться значительным числом факторов, в том числе эколого-биологическими особенностями наиболее многочисленных видов, конкретными обстоятельствами, сложившимися на том или ином участке, характером экосистемных процессов в целом и размером видового фонда. Соответственно связь между уровнем доминирования и видовым богатством сообществ по-видимому чаще всего вызвана ком-

плексом причин. В частности, наши результаты позволяют предположить, что она в значительной мере (на 50–60%) является следствием простого перераспределения ресурсов от сопутствующих видов к доминирующему. Однако некоторую роль в этом играют и экосистемные процессы в целом, определяющие общий характер распределения ресурсов и местообитаний между видами, а также региональные и исторические процессы, опосредованно, через размер видового фонда, влияющие как на видовое богатство сообществ, так и на число потенциальных доминантов. При этом соотношение роли различных механизмов в качестве причины связи уровня доминирования и видового богатства сообществ зависит от степени соответствия ранговой структуры обилия видов геометрической модели. На участках, где такое соответствие выражено, видовое богатство в значительной мере определяется числом особей сопутствующих видов и показателем  $K$ , отражающим характер распределения нишевого пространства, т.е. локальными процессами. На участках с плохим соответствием структуры обилия видов ГМ на данную характеристику влияют не только локальные условия среды, но и размер видового фонда сообществ. Кроме того, совокупное воздействие экосистемных и региональных процессов на данную характеристику также можно считать существенным. В изученных нами сообществах они определяют связь между уровнем доминирования и видовым богатством на 25–40%. В других типах сообществ роль этих факторов может быть еще более значительной. Это может означать относительную независимость видового богатства ценозов от численности конкретных доминантов. Возможно именно из-за этого искусственное удаление доминирующих видов из состава некоторых сообществ не приводит к быстрому и осязаемому росту видового богатства, как показано, например, для ряда альпийских фитоценозов Западного Кавказа (Aksenova et al., 2004; Cherednichenko, 2004; Ахметжанова, 2008).

В завершение отметим, что характер структуры рангового распределения обилия видов, так же как и соотношение роли разных факторов в формировании видового богатства ценозов, в значительной мере зависят от масштаба оценки феноменов (Schmida, Wilson, 1985; Kolasa, 1989; Wilson et al., 1998; Миркин, Наумова, 1998; Акатов и др., 2002; Ulrich, 2008; Wang et al., 2009; Акатов, 2010). В частности, при увеличении размера участков древесного яруса лесов Западного Кавказа с 300 м<sup>2</sup> до 0.3 га вклад уровня доминирования в варьирование их видового богатства снижается с 64 до 21%, а видового фонда возрастает с

10 до 30% (Акатов, 2010). В связи с этим необходимо подчеркнуть, что представленные в данной статье результаты приложимы только к участкам сообществ относительно небольшого размера, видовое богатство которых можно рассматривать как локальное.

Авторы признательны рецензенту за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азовский А.И., Бурковский И.В., Колобов М.Ю., Кучерук Н.В., Сабурова М.А., Сапожников Ф.В., Удалов А.А., Чертопруд М.В., 2007. О самоподобном характере пространственной структуры сообществ литорального макро- и микробентоса // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 3. С. 180–194.
- Акатов В.В., 2010. Роль локальных и региональных процессов в формировании видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа на участках разной площади // Электронный журнал «Исследовано в России». 040. С. 479–486. <http://zhurnal.aprelarn.ru/articles/2010/040.pdf>
- Акатов В.В., Акатова Т.В., 2008. Уровень видовой полночленности и обилие инвазивных видов в открытых и сомкнутых растительных сообществах Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 113. Вып. 1. С. 67–72.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2002. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 112–121.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2003. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 4. С. 308–317.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2005. Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 6. С. 479–490.
- Ахметжанова А.А., 2008. Экспериментальное изучение состава и структуры альпийских гераниево-копеечниковых лугов Тебердинского заповедника: ресурсное манипулирование и оценка роли доминантов. Автореф. канд. дис. ... Уфа: Башк. гос. ун-т. 18 с.
- Баканов А.И., 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. – Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987. № 8593-В87. 63 с.
- Бегия С.М., 2002. Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во Московского гос. ун-та леса. 270 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Василевич В.И., 1991. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
- Василевич В.И., 2009. Видовое разнообразие растительности // Сиб. экол. журн. № 4. С. 509–517.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., 2007. Степенной характер видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 3. С. 170–179.
- Гребенчиков О.С., Белоновская Е.А., Коротков К.О., 1990. Темнохвойные леса Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М.: Наука. С. 40–63.
- Грудзинская И.А., 1953. Широколиственные леса предгорий Северо-Западного Кавказа // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–187.
- Елисеева И.И., Юзбашев М.М., 1996. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика. 368 с.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д., 2003. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К. 168 с.
- Коваль И.П., Полежай П.М., Лигачев И.Н., Алентьев Н.П., 1980. Дубовые леса // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д.: Изд-во Рост. гос. ун-та. С. 49–102.
- Кузнецова Н.А., 2009. Сообщества в экстремальных и антропогенных условиях (на примере таксоценозов коллембол) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Москва; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT Pp1. С. 412–429.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А., 2002. Биологическое разнообразие и методы его оценки / География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Науч. и учебно-метод. центра. С. 8–76.
- Левич А.П., 1980. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ. 181 с.
- Левич А.П., 2007. Описание, происхождение и приращение ранговых распределений в экологии сообществ // Общая и прикладная ценология. № 5. С. 14–19.
- Марков А.В., Кортаев А.В., 2007. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 1. С. 3–18.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем. 413 с.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г., 2009. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 4. С. 285–295.
- Морозова О.В., 2008. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука. 328 с.

- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Перевозов А.Г., 2008. Высотные изменения некоторых характеристик летнего населения птиц на Западном Кавказе // Тр. Кавказского заповедника. Вып. 18. Майкоп: Качество. С. 232–245.
- Перевозов А.Г., 2009а. Гнездовая орнитофауна бассейна р. Шахе (Западный Кавказ) // Животный мир горных территорий. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 401–405.
- Перевозов А.Г., 2009б. Гнездовое население птиц разных высотных поясов в бассейне Малой Лабы сегодня и 26 лет назад // Тр. Кубанского аграрного ун-та. Вып. 20. С. 248–254.
- Пузаченко Ю.Г., 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. Учебное пособие для вузов. М.: Издат. центр «Академия». 416 с.
- Пузаченко Ю.Г., 2006. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. М.: Науч. мир. С. 306–377.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю., 1996. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биологии. Т. 57. №1. С. 1–43.
- Равкин Ю.С., Челинцев Н.Г., 1990. Инструкция по комплексному учету птиц на территории СССР. М.: ВНИИприрода. 33 с.
- Смуров А.В., Максимов В.Н., Тихунов В.С., 2002. Мониторинг биоразнообразия // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Науч. и уч.-мет. центра. С. 179–216.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Французов А.А., 2006. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lypsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach в бассейне реки Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. СПб. № 9. С. 76–85.
- Чернов Ю.И., 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Able K.P., Noon B.R., 1976. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States // Oecologia. V. 26. P. 275–294.
- Aho J.M., Bush A.O., 1993. Community richness in parasites of some freshwater fishes from North America // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 185–199.
- Akatov V., Chefranov S., Akatova T., 2005. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecology. V. 181. № 1. P. 9–22.
- Aksenova A.A., Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., 2004. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Alpine lichen heaths // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. Onipchenko V.G. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 236–244.
- Bobbink R., Willems J.H., 1987. Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: A threat to a species-rich ecosystem // Biol. Conservation. V. 40. № 4. P. 301–314.
- Brown J.H., Ernest S.K.M., Parody J.M., Haskell J.P., 2001. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments // Oecologia. V. 126. P. 321–332.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. V. 85. P. 1771–1789.
- Cherednichenko O.V., 2004. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Removals in the *Geranium gymnocaulon* – *Hedysarum caucasicum* meadow // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. Onipchenko V.G. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 244–250.
- Cornell H.V., 1985. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // Am. Nat. V. 126. P. 565–569.
- Cornell H.V., Lawton J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // J. Anim. Ecol. V. 61. P. 1–12.
- Devlal R., Sharma N., 2008. Altitudinal changes in dominance-diversity and species richness of tree species in a temperate forest of Garhwal Himalaya // J. Amer. Sci. V. 4. № 3. P. 46–53.
- Duncan R.P., Buckley H.L., Urlich S.C., Stewart G.H., Geritzlehner J., 1998. Small-scale species richness in forest canopy gaps: the role of niche limitation versus the size of the species pool // J. Vegetation Sci. V. 9. P. 455–460.
- Eriksson O., 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity // Oikos. V. 68. P. 371–374.
- Ferreira F.C., Petreire Júnior M., 2008. Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models // Braz. J. Biol. V. 68. № 4. P. 1003–1012.
- Gillooly J.F., Allen A.P., 2007. Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory // Ecology. V. 88. № 8. P. 1890–1894.
- Hawkins B.A., Porter E.E., Diniz-Filho J.A.F., 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds // Ecology. V. 84. № 6. P. 1608–1623.
- He F., Gaston K.J., Connor E.F., Srivastava D.S., 2005. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale // Ecology. V. 86. P. 360–365.
- Hea F., Tangb D., 2008. Estimating the niche preemption parameter of the geometric series // Acta Oecologica. V. 33. P. 105–107.

- Herben T.*, 2000. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect // *J. Vegetation Sci.* V. 11. P. 123–126.
- Hugueny B., Paugy D.*, 1995. Unsaturated fish communities in African rivers // *Am. Nat.* V. 146. P. 162–169.
- Human K.G., Gordon D.M.*, 1997. Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California // *Conserv. Biol.* V. 11. P. 1242–1248.
- Huston M.*, 1979. A general hypothesis of species diversity // *Am. Nat.* V. 113. № 1. P. 81–101.
- Kaspari M., Yuan M., Lecanne A.*, 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // *Am. Nat.* V. 161. № 3. P. 459–477.
- Kolasa J.*, 1989. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // *Ecology*. V. 70. P. 235–241.
- Kolasa J., Biesiadka E.*, 1984. Diversity concept in ecology // *Acta Biotheoretica*. V. 33. P. 145–162.
- Kolasa J., Waltho N.*, 1998. A hierarchical view of habitat and its relationship to species abundance // *Ecological Scale* / Eds Petersen D.L., Parker V.T. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 55–76.
- Kunte K.*, 2008. Competition and species diversity: removal of dominant species increases diversity in Costa Rican butterfly communities // *Oikos*. V. 117. P. 69–76.
- Latham R.E., Ricklefs R.E.*, 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 294–315.
- Lawton J.H., Lewinsohn T.M., Compton S.G.*, 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on Bracken // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 178–185.
- Lepš J.*, 2001. Species-pool hypothesis: limits to its testing // *Folia Geobotanica*. V. 36. P. 45–52.
- McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Rastetter E.B., Fry B., Giblin A.E., Kielland K., Kwiatkowski B.L., Laundre J.A., Murray G.*, 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // *Nature*. V. 415. P. 68–71.
- Mönkkönen M., Forsman J.T., Bokma F.*, 2006. Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species–energy theory // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 15. P. 290–302.
- Nally R.M.*, 2007. Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes // *Am. Nat.* V. 170. № 3. P. 79–91.
- Paine R.T.*, 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure // *J. Anim. Ecol.* V. 49. P. 667–685.
- Panchal N.S., Pandey A.N.*, 2004. Analysis of vegetation of Rampara forest in Saurashtra region of Gujarat state of India // *Tropical Ecology*. V. 45. № 2. P. 223–231.
- Preston F.W.*, 1948. The commonness and rarity of species // *Ecology*. V. 29. № 3. P. 254–283.
- Preston F.W.*, 1962. The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. V. 43. P. 185–215, 410–432.
- Qian H., Ricklefs R.E.*, 2004. Taxon richness and climate in Angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *Am. Nat.* V. 163. № 5. P. 773–779.
- Qian H., Song J.S., Krestov P., Guo Q.F., Wu L.M., Shen X.S., Guo X.S.*, 2003. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // *J. Biogeography*. V. 30. P. 129–141.
- Raybaud V., Tunin-Ley A., Ritchie M.E., Dolan J.R.*, 2009. Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea // *Biogeosciences*. V. 6. P. 431–438.
- Rhode K.*, 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause // *Oikos*. V. 65. P. 514–527.
- Ricklefs R.E.*, 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. V. 235. P. 167–171.
- Ricklefs R.E., Latham R.E., Qian H.*, 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency // *Oikos*. V. 86. P. 369–373.
- Sanders N.J., Moss J., Wagner D.*, 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 12. P. 93–102.
- Schmida A., Wilson M.*, 1985. Biological determinants of species diversity // *J. Biogeogr.* V. 12. P. 1–20.
- Shurin J.B., Havel J.E., Leibold M.A., Pinel-Alloul B.*, 2000. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation // *Ecology*. V. 81. P. 3062–3073.
- Silliman B.R., Bertness M.D.*, 2004. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes // *Conserv. Biol.* V. 18. P. 1424–1434.
- Simkova A., Morand S., Mate-Jusova J., Jarajda P., Gelnar M.*, 2001. Local and regional influences on patterns of parasite species richness of central European fishes // *Biodiversity and conservation*. V. 10. P. 511–525.
- Srivastava D.S.*, 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials // *J. Anim. Ecol.* V. 68. P. 1–16.
- Sugihara G., Bersier L.-F., Southwood R.E., Pimm S.L., May R.M.*, 2003. Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities // *PNAS*. V. 100. № 9. P. 5246–5251.

- Ulrich W., 2008. Species abundance distributions in space and time // *Ecological Questions*. № 9. P. 15–20.
- Wang Z., Brown J.H., Tang Z., Fanga J., 2009. Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America // *PNAS*. V. 106. № 32. P. 13388–13392.
- Wilson J.B., Gitay H., Steel J.B., McKing W.G., 1998. Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale // *J. Vegetation Sci.* V.9. P. 213–220.
- Wright D.H., Currie D.I., Maures B.A., 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 66–75.
- Yee D.A., Juliano S.A., 2007. Abundance matters: a Weld experiment testing the more individuals hypothesis for richness–productivity relationships // *Oecologia*. V. 153. P. 153–162.
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C., 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science*. V. 1. P. 55–66.

## **Relationship between dominance and local species richness: An analysis of the underlying reasons with arboreal and avian communities of the West Caucasus as an example**

**V. V. Akatov<sup>1</sup>, A. G. Perevozov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Maikop State Technological University  
385000 Maikop, Pervomaiskaya, 191  
e-mail: akatovmgfi@mail.ru*

<sup>2</sup>*Caucasian State Biosphere Reserve  
385000 Maikop, Sovetskaya, 187  
e-mail: perevozov-kgz@mail.ru*

Dominance level is traditionally expressed as a ratio between the number of individuals belonging to the most abundant species and the total number of individuals in a biological community. It is known that local species richness is usually higher in biological communities with high dominance level than in communities with low one. Taking into account a complex nature of the dominance phenomenon, the underlying reasons (or mechanisms) may be diverse: 1. Dominance level may be determined by bioecological traits of the most abundant species as well as stochastic impacts. The more abundant is dominant species, the fewer amount of resources goes to concomitant species and, therefore, the lower is community species richness. 2. The part of community resources used by the dominant species may be not a special case but can be a reflection of general pattern of resources distribution among species under specific environmental conditions. Correspondingly, in communities with higher dominance level there might be more “strict” distribution of resources among concomitant species, which, in turn, might influence community species richness. 3. The relationship between dominance level and community species richness may be caused by their dependence on the third variable, namely regional species pool. In the present paper we tackle the problem using arboreal and insectivorous bird communities of the West Caucasus as a case study. The data were collected in different altitudinal belts on both macroslopes of the western part of the Main Caucasian Ridge. The number of tree species and individual trees was counted within homogenous patches of arboreal phytocenoses 300 m<sup>2</sup> in area. Species richness and numbers of insectivorous birds were estimated in course of route surveys with a route length being about 5 km. An analysis of empirical data was carried out using univariate and multiple correlation-regression techniques. The results indicate that the relationship between dominance and local species richness is determined to a large extent (by 50–60%) by a dominant taking over greater or lesser amount of the resources (mechanism 1). The role of two other mechanisms (2 and 3) is not so prominent – together, they are responsible for 25–40% of the relationship power. Relative contribution of different mechanisms to the relationship under consideration depends on conformity of species abundance rank structure with the geometric series model. At those sites where this conformity is manifested, the relationship between dominance level and species richness is due mainly to mechanisms 1 and 2, i.e., is determined by local processes. At other sites, where the conformity of species abundance rank structure with the geometric series model is not so good, a certain role belongs to the size of regional species pool (mechanism 3).