

СВЯЗЬ ДОМИНИРОВАНИЯ И ВЫРАВНЕННОСТИ С ПРОДУКТИВНОСТЬЮ И ВИДОВЫМ БОГАТСТВОМ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ РАЗНЫХ МОДЕЛЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

© 2018 г. В. В. Акатов^{1,*}, Т. В. Акатова², С. Г. Чефранов¹

¹Майкопский государственный технологический университет,
385000 Майкоп, ул. Первомайская, 191

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

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 17.03.2017 г.

Рассмотрена связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах конкурентной (альпийские, субальпийские и нижнегорные луга), стресс-толерантной (альпийские ковры и пустоши, субальпийские болота, степи, травяной ярус лесов) и рудеральной моделей организации. Район исследований – Западный Кавказ и Предкавказье (Россия). Установлено, что связь между выравненностью (доминированием) и продуктивностью отсутствует в сообществах всех типов, между доминированием и видовым богатством в сообществах разных типов отрицательная и в большинстве случаев линейная. При этом в конкурентных и рудеральных ценозах она более тесная, чем в стресс-толерантных. Связь между выравненностью и видовым богатством в сообществах лугов (конкурентная модель) является тесной положительной линейной, рудеральных и стресс-толерантных – слабой положительной линейной или отсутствует.

Ключевые слова: продуктивность, видовое богатство, доминирование, выравненность, растительные сообщества, жизненные стратегии, конкуренция, модели организации.

DOI: 10.7868/S0367059718040030

Показатели выравненности (доминирования) характеризуют степень равномерности (неравномерности) распределения видов по их участию (обилию, биомассе) в биологических сообществах [1]. Правильное представление о характере и причинах соотношения этих параметров с продуктивностью и видовым богатством считается важным для понимания функционирования экосистем и развития многих направлений природоохранной практики, например биоиндикации, сохранения биоразнообразия, инвазивной экологии и др. [1–6]. Однако знания в этой области все еще остаются ограниченными и противоречивыми [6–8].

Так, на основе работ, выполненных в 70–90-е годы прошлого века, сформировалось мнение, что в сообществах стабильных и продуктивных местообитаний давление конкуренции ведет к снижению как выравненности, так и видового богатства, вплоть до монополизации участков наиболее успешным конкурентом. В свою очередь ухудшение условий среды и частые нарушения могут стать причиной исчезновения в них уязвимых видов и монополизации ресурсов наиболее

толерантными из оставшихся [1, 9–11]. Поэтому между видовым богатством ценозов и выравненностью (или доминированием) может наблюдаться положительная (или соответственно отрицательная) зависимость. Однако последующие исследования показали, что в сообществах организмов некоторых систематических групп, в том числе растений, связь между этими параметрами нередко оказывалась слабой или отсутствовала [2, 8, 12–16].

Было сделано предположение, что это может быть связано с разным способом организации ценозов [8]. В тех из них, где конкуренция выражена слабо или отсутствует (non-interactive communities), как видовое богатство, так и выравненность определяются преимущественно скоростью иммиграции видов. В соответствии с предсказаниями нейтральных моделей видового разнообразия (neutral diversity models) связь между этими характеристиками в таких ценозах может быть положительной и существенной [8, 17, 18]. Напротив, в сообществах с высокой интенсивностью межвидовой конкуренции (interactive communities) видовое богатство и выравненность определяются разными

процессами: видовое богатство более чувствительно к скорости иммиграции видов, выравненность — к интенсивности биотических взаимодействий. Поэтому варьирование обилия видов часто не сопровождается изменением их числа, и соответственно связь между этими параметрами оказывается слабой [8, 12–14].

По мнению многих авторов [19–22], растительные сообщества с высокой интенсивностью межвидовой конкуренции формируются в благоприятных (стабильных и продуктивных) местообитаниях, с низкой — в часто нарушаемых или испытывающих воздействие стрессовых факторов: недостаток света, воды, элементов минерального питания, низкие или высокие температуры и др. Если исходить из представления о жизненных стратегиях (life history strategy) видов [19, 23], то в благоприятных местообитаниях доминируют многолетние конкурентно мощные виды, способные захватывать и удерживать пространство, но отрицательно реагирующие на нарушения (*C*-стратегии); в стабильных низкопродуктивных (экстремальных) местообитаниях — устойчивые к воздействию стрессовых факторов, но конкурентно слабые виды (*S*-стратегии); в часто нарушаемых — преимущественно однолетние виды, способные быстро использовать освобождающиеся пространство и ресурсы (*R*-стратегии) [19, 23]. В соответствии с полимодельной концепцией Б. М. Миркина [22, 24] травяные сообщества первого типа относятся к *C-R-S*-модели организации, второго — к абиотической или биотической *S*-модели и третьего — к *R*-модели.

Теоретически характер связи между выравненностью (доминированием) и продуктивностью также может определяться способом организации ценозов. Поскольку стабильные местообитания на крайних участках градиента продуктивности могут быть почти полностью заняты наиболее успешными *S*- или *C*-стратегиями, рост продуктивности экстремальных местообитаний будет способствовать усилению роли субдоминантных видов, а благоприятных — доминантных [7]. Можно также предположить, что наиболее успешные *R*-стратегии, первыми занявшие освободившееся после нарушений пространство, в более продуктивных местообитаниях быстрее достигают высокого обилия. Соответственно связь между продуктивностью и выравненностью в сообществах *S*-модели окажется положительной, а в *C-R-S*- и *R*-ценозах — отрицательной.

С другой стороны, известно, что интенсивность межвидовой конкуренции за свет определяется амплитудой варьирования размера (биомассы) растений [2, 11, 25], и она выше, чем интенсивность

конкуренции за минеральные ресурсы [2, 14, 26–29]. Поэтому в более продуктивных сообществах (с более высоким травостоем) вероятность конкурентного исключения видов должна быть выше, а различие в обилии (биомассе) оставшихся видов более выраженным, чем в менее продуктивных [2, 25, 30]. Соответственно связь между продуктивностью и выравненностью может быть отрицательной независимо от модели организации сообществ [30]. Однако правомерность данных гипотез остается неясной из-за ограниченного числа полевых исследований и неоднозначности их результатов [6, 7, 25, 30–34].

Цель настоящей работы — определение характера связи доминирования (выравненности) с продуктивностью и видовым богатством в травяных сообществах с разными моделями организации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали травяные фитоценозы благоприятных и экстремальных местообитаний различных районов и высотных поясов Западного Кавказа и Предкавказья: альпийские ковры, пустоши и луга, субальпийские луга и болота, нижнегорные луга, травяной ярус дубовых, буковых и ольховых лесов, малопродуктивные степи (в том числе сухие на солонцеватых почвах), сообщества преимущественно однолетников на рудеральных местообитаниях (строительном мусоре, оголенной почве или глинистом грунте).

В соответствии с существующими представлениями сообщества лугов относятся к конкурентной (*C-S-R*) модели [20, 22, 24, 35]. В частности, доминанты альпийских и субальпийских лугов (*Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Festuca woronowii* и др.) характеризуются относительно большой биомассой, крупными семенами и низкой скоростью роста, что соответствует *C*-стратегии; сопутствующие виды этих сообществ имеют черты *C*-, *S*- и *R*-стратегий [35]. В свою очередь большинство доминантов описанных нами лугов нижнегорного пояса (*Botriochloa ischaemum*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*) относятся к видам, способным влиять на видовое богатство [16, 23, 36–39].

Сообщества рудеральных местообитаний относят к *R*-модели [19, 20, 22, 24, 40]. При этом некоторые авторы обращают внимание на наличие у многих растений этих местообитаний черт *C*-стратегии [41, 42]. Сообщества остальных типов сформированы в условиях постоянного воздействия стрессовых факторов. Так, ценозы альпийских ковров приурочены к долгоснежным местообитаниям и поэтому имеют короткий

Таблица 1. Расположение участков отбора проб

№ п.п.	Район	Координаты	Высота над ур. м., м	Сообщества (число проб)
1	Город Майкоп и его окрестности	44°34.036'–44°34.335' с.ш., 40°00.708'–40°08.014' в.д.	240–280	RUD (35)
2	Хребет Лесистый, бассейн р. Белая	44°35.152'–44°36.122' с.ш., 40°01.041'–40°06.399' в.д.	220–300	HF (85)
3	Хребет Скалистый, бассейн р. Белая	44°15.464'–44°21.393' с.ш., 40°09.587'–40°12.587' в.д.	498–744	LMG (50), HF (53)
4	Гора Ахмедов Пост, бассейн р. Большая Лаба	44°13.346' с.ш., 41°02.718' в.д.	662	LMG (23)
5	Гора Оштен, бассейн р. Белая	43°58.498'–44°01.074' с.ш., 38°57.555'–39°58.900' в.д.	1855–2794	AG (20), AHS (16), SAG (13), SF (18)
6	Гора Абаго, бассейн р. Белая	43°54.428'–43°55.217' с.ш., 40°08.654'–40°09.120' в.д.	2164–2667	AHS (8)
7	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 (8), SF (4)
8	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), AHS (5), SAG (4)
9	Хребет Ацетука, бассейн р. Мзымта	43°32.845'–43°34.278' с.ш., 40°35.247'–40°37.924' в.д.	1858–1897	SAG (10), SF (10)
10	Ставропольская возвышенность	44°51.153' с.ш., 41°56.285' в.д.	585	ST (27)
11	Окрестности озера Маныч	45°59.833' с.ш., 43°14.405' в.д.	30–75	ST (15)

Примечание. В табл. 1–3 и на рис. 1 и 2: AG – альпийские луга; SAG – субальпийские луга; LMG – нижнегорные луга; AHS – альпийские пустоши и ковры; SF – субальпийские болота; ST – степи; HF – травяной ярус лесов; RUD – рудеральные сообщества.

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; сухих степей – ее недостатка; травяного яруса лесов – недостатка света. Все эти сообщества относят к стресс-толерантной (*S*-) модели [19, 20, 22, 35].

Основу работы составили 408 проб наземной биомассы, отобранных на площадках размером 0.25 м² в течение полевых сезонов 2014–2017 гг. Информация о расположении участков отбора проб приведена в табл. 1. Фактический материал по сообществам рудеральных местообитаний был собран в пределах г. Майкопа и его окрестностей; по высокогорным сообществам (альпийским лугам, коврам и пустошам, субальпийским лугам и болотам) – в пределах Кавказского природного биосферного заповедника; по другим типам сообществ – вне охраняемых территорий, но в местообитаниях без признаков антропогенных нарушений. Пробы были взяты на типичных участках сообществ в период максимального

развития травостоя. Более половины проб (250) были отобраны регулярным способом в виде трансект, включающих 10 площадок размером 0.25 м². Остальные пробы были отобраны сериями по 3–6 шт. на участок. В этом случае выбирали варианты сообществ с максимально высоким, низким и средним проективным покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально.

Пробы разбирали по видам и взвешивали. Простые (с легко идентифицируемыми видами) пробы разбирали как в поле, так и в лаборатории, сложные – только в лабораторных условиях. Затем одну–три наиболее типичные пробы из серии высушивали и взвешивали. Сухой вес для остальных проб серии определяли на основе значений коэффициента усушки. Таким образом, общую продуктивность сообществ мы оценивали через сухой вес живой биомассы, а относительную значимость видов – через сырой вес. Считается, что биомасса дает более точное представление о степени дифференциации участия видов в сообществах по сравнению с другими характеристиками [1, 20]. Небольшой размер площадок для отбора проб (0.5 × 0.5 м) означает, что полученные

нами результаты имеют отношение только к малой пространственной шкале. Однако большинство аналогичных исследований [6, 7, 17, 25, 43–45] было выполнено примерно в том же масштабе – использовался размер площадок от 0.25×0.25 м до 1×1 м.

На основе собранного фактического материала были определены значения следующих показателей: W и W_d – общий сырой и сухой вес фитомассы на 0.25 м²; W_i – сырой вес каждого из видов; S – видовое богатство (число видов растений на 0.25 м²); $d = W_1/W$ – относительная значимость самого обильного вида (степень доминирования, индекс Бергера-Паркера [1, 46]); J' – показатель выравнимости Пиелу, рассчитанный на основе индекса Шеннона-Винера ($J' = H/H_{\max}$; $H = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i – доля вида i в суммарной биомассе; $H_{\max} = \ln S$ – значения H в ситуации, когда относительная значимость всех видов равна) [1, 47]. Несмотря на критику [48, 49], этот показатель в течение многих лет наиболее часто используется [1, 5, 6, 8, 12, 39, 49, 50]. При этом индексы d и J' хорошо дополняют друг друга, поскольку первый показатель зависит от относительной значимости (обилия, биомассы) только доминанта, второй, напротив, чувствителен к соотношению значимости видов не только высоких, но и низких рангов [1].

В соответствии с гипотезами, представленными в начале статьи, связь доминирования (d) и выравнимости (J') с продуктивностью (W_d) и видовым богатством (S) в сообществах разных моделей организации может быть положительной, отрицательной или отсутствовать. Ее характер для сообществ каждого типа определяли путем построения линейных и полиномиальных (2-й степени) моделей регрессии. Предполагалось, что статистическая значимость только линейных коэффициентов регрессии свидетельствует о линейном характере связи, линейных и квадратичных или только квадратичных – о криволинейном. Дополнительно для этой цели сравнивали скорректированный коэффициент детерминации (R^2_{adj}) для линейных и полиномиальных моделей. Силу связи между характеристиками определяли путем оценки статистической значимости коэффициентов регрессии (использовался t -критерий Стьюдента) и нескорректированного коэффициента детерминации (использовался F -критерий Фишера). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследований приведены в табл. 2, 3 и на рис. 1, 2. В табл. 2 дана общая характеристика изученных растительных сообществ. Из нее видно, что наиболее продуктивными являются рудеральные сообщества (R -модель). Среди конкурентных сообществ (C - S - R -модель) в среднем более низкой

продуктивностью характеризуются альпийские луга, более высокой – субальпийские и нижнегорные. Наименее продуктивен из S -ценозов травяной ярус тенистых лесов. Наиболее высоким видовым богатством характеризуются фитоценозы субальпийских лугов (C - S - R -модель). Несколько ниже в среднем видовое богатство нижнегорных лугов (C - S - R -модель), степей, пустошей и ковров (S -модель). Минимальное число видов на участках выявлено в сообществах травяного яруса лесов (S -модель).

Результаты анализа связи доминирования и выравнимости с продуктивностью и видовым богатством (табл. 3 и рис. 1, 2) свидетельствуют:

1. Об отсутствии линейной связи между выравнимостью (степенью доминирования) и продуктивностью в сообществах всех изученных типов независимо от модели их организации (значения линейных коэффициентов регрессии и коэффициентов детерминации во всех случаях статистически незначимы) (см. табл. 3). Для проверки наличия нелинейной составляющей в связи между этими характеристиками мы добавили в линейные уравнения регрессии квадратичный компонент. Однако во всех случаях он оказался статистически незначимым.

2. Связь между видовым богатством и степенью доминирования в большинстве сообществ линейная отрицательная и статистически значимая (см. табл. 3, рис 1). В конкурентных и рудеральных сообществах (лугов и нарушенных местообитаний) она более тесная, чем в стресс-толерантных (ковров, пустошей, болот, травяного яруса лесов, степей). Признаки наличия нелинейной составляющей в связи между видовым богатством и степенью доминирования имеются только в сообществах субальпийских лугов: а) линейный и квадратичный компоненты статистически значимы ($d = 0.001^*S^2 - 0.070^{**}S + 1.289$, где * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$); б) скорректированный коэффициент детерминации полиномиальной модели ($R^2_{\text{adj}} = 0.53$) выше, чем линейной ($R^2_{\text{adj}} = 0.41$). Сообщества этого типа характеризуются наиболее высоким видовым богатством – до 35 видов на 0.25 м² (см. табл. 2, рис. 1). При этом значения d снижаются только в интервале от 7 до 25 видов ($d = -0.032S + 1.040$, $R^2 = 0.52$, $P < 0.001$), затем в интервале от 25 до 35 видов в среднем не изменяются.

3. В сообществах лугов (C - S - R -модель) связь видового богатства с выравнимостью тесная положительная линейная, в рудеральных ценозах (R -модель) и сообществах степей (S -модель) – умеренная положительная линейная, в остальных S -сообществах (пустошей и ковров, болот, травяного яруса

Таблица 2. Характеристика изученных растительных сообществ

Сообщества, высота над ур. м. (доминирующие виды)	<i>n</i>	W_d	<i>S</i>
C-S-R-модель			
AG, 2000–2650 м (<i>Onobrychis bieberchteinii</i> , <i>Kobresia capillifolia</i> , <i>Alchemilla vulgaris</i> , <i>Geranium gymnocaulon</i> , <i>Hedysarum caucasicum</i>)	32	78.3 ± 6.7	9.8 ± 1.1
SAG, 1850–2450 м (<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca woronowii</i> , <i>Brachypodium rupestre</i> , <i>Inula grandiflora</i> , <i>Senecio platyphylloides</i>)	27	112.8 ± 4.4	18.8 ± 1.5
LMG, 490–750 м (<i>Botriochloa ischaemum</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Chrysopogon gryllus</i> , <i>Inula salicina</i> subsp. <i>aspera</i> , <i>Salvia verticillata</i>)	73	103.0 ± 2.9	12.7 ± 0.6
S-модель			
AHS, 2100–2800 м (<i>Campanula tridentata</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Kobresia persica</i> , <i>Carum caucasicum</i> , <i>Leontodon hispidus</i> , <i>Pedicularis nordmanniana</i> , <i>Plantago atrata</i> , <i>Ranunculus crassifolius</i> , <i>Sibbaldia parviflora</i> , <i>Silene dianthoides</i> , <i>Trifolium badium</i> , <i>Veronica gentianoides</i>)	29	39.0 ± 3.5	14.0 ± 0.9
SF, 1850–2150 м (<i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Carex rostrata</i> , <i>C. transcaucasica</i> , <i>Cirsium simplex</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Primula auriculata</i>)	35	50.0 ± 3.5	8.5 ± 0.7
ST, 75–600 м (<i>Stipa lessingiana</i> , <i>S. pulcherrima</i> , <i>Salvia verticillata</i> , <i>Teucrium chamaedrys</i> , <i>Allium albidum</i> , <i>Artemisia lercheana</i> , <i>Poa bulbosa</i>)	42	55.4 ± 4.6	15.4 ± 1.3
HF, 220–500 м (<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Allium ursinum</i> , <i>Carex divulsa</i> , <i>C. pallescens</i> , <i>C. sylvatica</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Festuca drymeja</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Salvia glutinosa</i> , <i>Symphytum grandiflorum</i> , <i>Trifolium medium</i>)	138	22.8 ± 1.1	5.9 ± 0.3
R-модель			
RUD, 200–240 м (<i>Acalypha australis</i> , <i>Amaranthus blitoides</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Bidens frondosa</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Ranunculus repens</i> , <i>Setaria verticillata</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>)	35	138.4 ± 8.4	8.6 ± 0.6

Примечание. *n* – число проб; W_d – средний сухой вес пробы (г/0.25 м²); *S* – среднее число видов растений на 0.25 м². Названия видов приводятся по [73].

Таблица 3. Результаты анализа связи доминирования (*d*) и выравненности (*J'*) с продуктивностью (W_d) и видовым богатством (*S*) в растительных сообществах разных типов путем построения линейных моделей регрессии

Сообщества (модель)	<i>n</i>	Соотношения							
		<i>d/W_d</i>		<i>J'/W_d</i>		<i>d/S</i>		<i>J'/S</i>	
		<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>b</i>	<i>R</i> ²
AG (C-S-R)	32	0.000	0.00	–0.000	0.00	–0.033***	0.80	0.027***	0.72
SAG (C-S-R)	27	–0.002	0.04	0.003	0.10	–0.019***	0.43	0.017***	0.48
LMG (C-S-R)	73	–0.001	0.01	0.001	0.03	–0.034***	0.58	0.024***	0.53
AHS (S)	29	–0.002	0.03	0.000	0.01	–0.020***	0.35	0.006	0.08
SF (S)	32	–0.000	0.02	–0.001	0.00	–0.024***	0.32	–0.009	0.07
ST (S)	42	–0.002	0.06	–0.001	0.02	–0.014***	0.22	0.010**	0.19
HF (S)	138	–0.000	0.00	–0.000	0.00	–0.031***	0.35	0.009*	0.03
RUD (R)	32	0.001	0.05	–0.000	0.01	–0.039***	0.56	0.026**	0.24

Примечание. *n* – число проб; *b* – линейный коэффициент регрессии (уровень значимости: * – *P* < 0.05, ** – *P* < 0.01, *** – *P* < 0.001); *R*² – коэффициент детерминации (полужирным выделены показатели, статистически значимые на уровне *P* < 0.05).

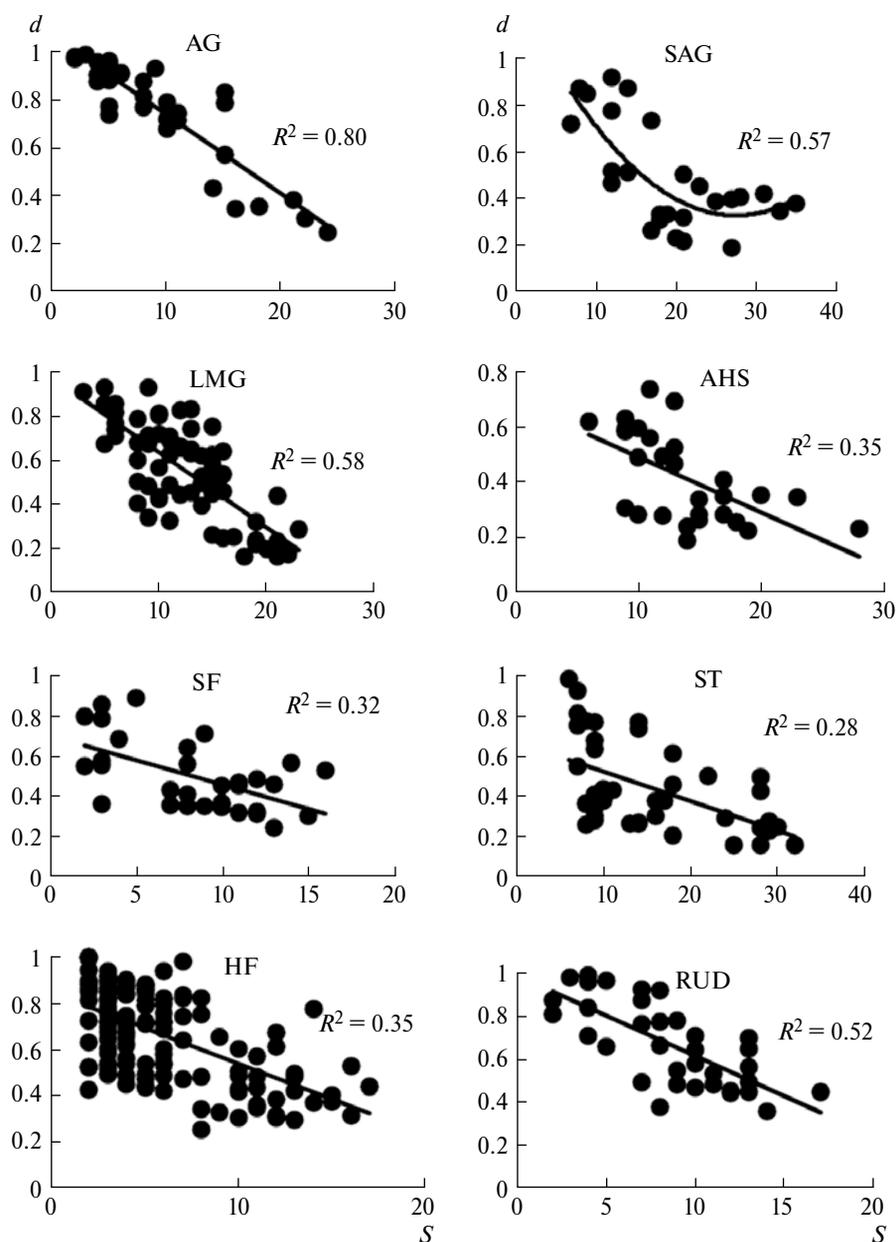


Рис. 1. Соотношение между доминированием (d) и видовым богатством (S) в растительных сообществах.

лесов) — очень слабая или отсутствует (см. рис. 2, табл. 3). В целом связь видового богатства с выравненностью в большинстве сообществ менее тесная, чем с доминированием. Причем данное различие в конкурентных сообществах выражено в меньшей степени, чем в сообществах других моделей организации (см. рис. 2, табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, мы не обнаружили связь между выравненностью (доминированием) и продуктивностью в травяных сообществах Западного Кавказа

и Предкавказья независимо от способа их организации. Этот результат не является неожиданным. Сходные данные были получены и некоторыми другими авторами [7, 32, 50]. Такие результаты не позволяют отдать предпочтение ни одной из охарактеризованных выше гипотез. Предположительно это может быть связано с одновременным влиянием на рассматриваемое соотношение нескольких факторов. Так, по мере снижения продуктивности рост степени дифференциации видов по уровню их толерантности к абиотическим условиям среды может происходить одновременно со снижением степени дифференциации

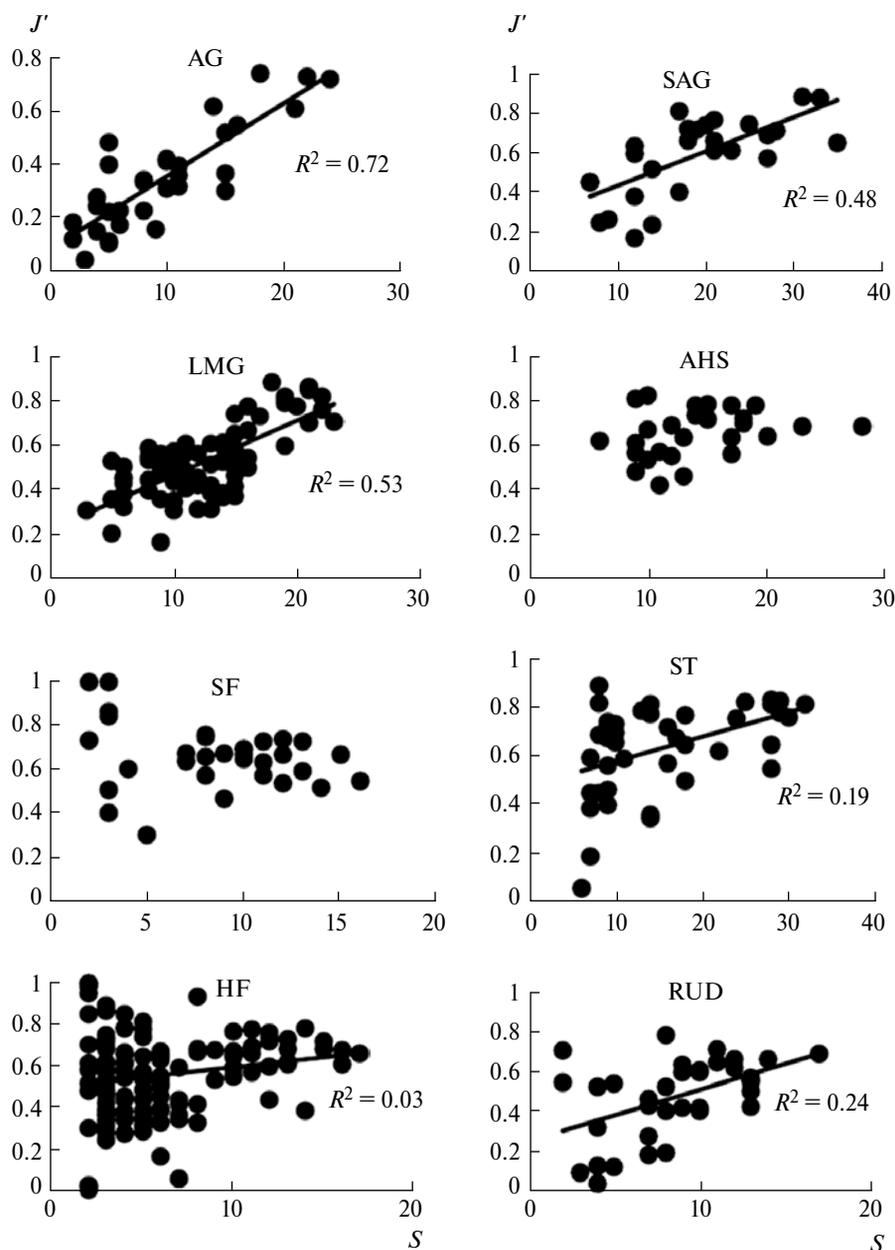


Рис. 2. Соотношение между выравненностью (J') и видовым богатством (S) в растительных сообществах.

видов по их способности конкурировать за свет. Кроме того, экстремальная среда не способна поддерживать устойчивые популяции локально редких видов, и это увеличивает выравненность малопродуктивных ценозов [7, 30, 51]. С другой стороны, интенсивная конкуренция в высокопродуктивных сообществах не приведет к значительному снижению выравненности, если они сформированы экологически эквивалентными (конкурентно симметричными) видами, как, например, в древесном ярусе тропических лесов [6, 18, 31] и, возможно, в сообществах некоторых типов лугов [39]. Наконец, частота нарушений

в низкопродуктивных сообществах может быть выше, чем в высокопродуктивных, что также может влиять на структуру обилия видов [31]. В целом мы присоединяемся к мнению, что условия, при которых продуктивность реально влияет на характер структуры распределения обилия видов, как и механизмы этого влияния мало понятны и требуют большего внимания экологов [7].

Наши результаты показывают, что связь между видовым богатством и выравненностью (доминированием) лучше выражена в сообществах конкурентной и рудеральной моделей, т.е. с доминированием видов, имеющих черты C - и R -стратегий,

чем стресс-толерантной модели с доминированием *S*-стратегов. Причем, как видно из рис. 1 и 2, многовидовые участки сообществ, независимо от модели их организации, характеризуются низкой степенью доминирования и соответственно высокой выравненностью. Маловидовые участки сообществ конкурентной модели характеризуются высокой степенью доминирования (низкой выравненностью), рудеральной — высокой степенью доминирования, но значительным варьированием значений J' , стресс-толерантной — значительным варьированием значений как J' , так и d . Чтобы объяснить полученные результаты, обратим внимание на разные механизмы (особенности) формирования видового богатства и структуры обилия видов в сообществах, организованных разным способом.

Так, в конкурентных сообществах, сформированных в стабильных и продуктивных местообитаниях, потенциально способно произрастать относительно большое число видов (значительный видовой пул). Поэтому наиболее значимым, если не единственным фактором, снижающим их видовое богатство, являются доминанты. Они сокращают ресурсы и пространство, доступные для других видов, а также ограничивают их проникновение в сообщества путем накопления мощного слоя опада [16, 23, 37, 38]: чем выше обилие доминанта и значительнее слой опада, тем меньше пространства и ресурсов остается другим видам, тем меньшее число особей этих видов оказывается на участках, тем ниже вероятность, что они будут принадлежать многим видам [52–56]. Такой механизм обуславливает тесную связь между выравненностью и видовым богатством. Причем, как следует из работы [16], она может быть выражена тем сильнее, чем более выражены черты *S*-стратегии у доминирующих видов.

Виды растений, произрастающие на часто нарушаемых продуктивных местообитаниях (в сообществах первых стадий восстановительных сукцессий), характеризуются высокой и, возможно, разной способностью к расселению, но не к вытеснению с участков других видов. Поэтому считается, что конкуренция в *R*-ценозах либо отсутствует, либо слабо выражена [19, 20, 22, 57]. При этом наиболее успешные *R*- или *CR*-стратеги, первыми занявшие освободившееся пространство, могут быстро создавать плотные колонии, физически ограничивая появление других видов, хотя и не способны долго удерживать доминирующую позицию [23, 58]. Число таких видов на конкретных участках, по-видимому, определяется случаем. Однако, как показывают наши результаты, подобный механизм может обуславливать существенную связь между доминированием (выравненностью) и видовым богатством, хотя и менее тесную, чем в *C-S-R*-ценозах.

Сообщества *S*-модели характеризуются низкой интенсивностью межвидовой конкуренции [19, 20–22]. Локальные вымирания видов происходят в них в результате воздействия абиотических факторов. Решающее значение для их формирования имеют размер пула толерантных видов (он тем меньше, чем экстремальнее условия среды), вероятность попадания некоторых из них в то или иное конкретное место, а также их дальнейшего выживания вне зависимости от ближайших соседей [21, 59, 60]. В соответствии с этим сценарием возможно формирование маловидовых *S*-ценозов с различным соотношением обилия (биомассы) видов: от сильно выраженного доминирования одного из наиболее успешных стресс-толерантов до примерно равного обилия нескольких из них. С другой стороны, в сообществах экстремальных местообитаний из-за малого размера их видовой пула даже существенное снижение относительного обилия доминантов не приведет к осязаемому росту видового богатства. Вследствие этого наблюдается значительное варьирование выравненности в маловидовых *S*-ценозах и соответственно слабая связь между значениями этой характеристики и видовым богатством (см. рис. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, теоретически растительные сообщества могут отличаться характером связи выравненности (доминирования) с продуктивностью и видовым богатством, и это может быть связано с разными моделями их организации. Мы проверили это предположение на примере травяных сообществ Западного Кавказа и Предкавказья. Результаты показали, что связь между видовым богатством и выравненностью (доминированием) наиболее выражена в сообществах конкурентной модели, в меньшей степени — в рудеральных ценозах, наименее — в сообществах стресс-толерантной модели. При этом ни в одном из типов сообществ мы не обнаружили связь между выравненностью (доминированием) и продуктивностью.

В завершение хотелось бы остановиться на некоторых практических аспектах экологии, имеющих отношение к полученным результатам. Во-первых, они свидетельствуют, что в отличие от сообществ организмов некоторых других систематических групп [3, 61] фитоценозы, сформированные в экстремальных условиях среды, не обязательно характеризуются низкой выравненностью и соответственно этот показатель не может быть использован в качестве индикатора таких условий, по крайней мере, если рассматривается воздействие природных факторов. Во-вторых, известно,

что смена аборигенных доминантов на иноземные может иметь серьезные последствия для видового богатства растительных сообществ, поскольку последние могут оказаться более сильными конкурентами [4, 62–66]. В настоящее время в новые районы чаще попадают рудеральные виды. Поэтому в регионах-реципиентах они произрастают преимущественно в *R*-ценозах [67–70]. Однако в будущем ситуация может измениться из-за заноса в регионы видов с *C*- и *S*-стратегиями, а также из-за эволюционной адаптации к новым типам местобитаний уже присутствующих там иноземных видов [70–72]. Результаты наших исследований позволяют предположить, что реализация такого сценария может иметь более серьезные последствия для конкурентных, чем стресс-толерантных, сообществ, поскольку они характеризуются более тесной связью между степенью доминирования (выравненностью) и видовым богатством.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-00228).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Magguran A.* Ecological diversity and its measurement. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 1988. 181 p.
2. *Mulder C.P.H., Bazeley-White E., Dimitrakopoulos P.G.* et al. Species evenness and productivity in experimental plant communities // *Oikos*. 2004. V. 107. P. 50–63.
3. *Caruso T., Pigino G., Bernini F.* et al. The Berger–Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: a case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages // *Biodivers. Conserv.* 2007. V. 16. P. 3277–3285.
4. *Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W.* Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // *Ecology*. 2008. V. 89. № 6. P. 1510–1520.
5. *Johnston E.L., Roberts D.A.* Contaminants reduce the richness and evenness of marine communities: a review and meta-analysis // *Environmental Pollution*. 2009. V. 157. P. 1745–1752.
6. *Zhang J., Qiao X., Liu Y.* et al. Species-abundance distributions of tree species varies along climatic gradients in China's forests // *J. Plant. Ecol.* 2015. V. 23. № 9. P. 1–7.
7. *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. V. 18. P. 91–104.
8. *Wilsey B., Stirling G.* Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities // *Plant. Ecol.* 2007. V. 190. P. 259–273.
9. *Huston M.A.* General hypothesis of species diversity // *Amer. Natur.* 1979. V. 113. № 1. P. 81–101.
10. *Василевич В.И.* Доминанты в растительном покрове // *Ботан. журн.* 1991. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
11. *Bengtsson J., Fagerstram T., Rydin H.* Competition and coexistence in plant communities // *TREE*. 1994. V. 9. № 7. P. 246–250.
12. *Stirling G., Wilsey B.* Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *Amer. Natur.* 2001. V. 158. P. 286–300.
13. *Ma M.* Species richness vs. evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors // *Oikos*. 2005. V. 111. P. 192–198.
14. *Lamb E.G., Cahill J.F.* When competition does not matter: grassland diversity and community composition // *Amer. Natur.* 2008. V. 171. P. 777–787.
15. *Sasaki T., Lauenroth W.K.* Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities // *Oecologia*. 2011. V. 166. № 3. P. 761–768.
16. *Csergő A.M., Demeter L., Turkington R.* Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. № 8: e73533.oi:10.1371.
17. *Caswell H.* Community structure: a neutral model analysis // *Ecol. Mon.* 1976. V. 46. P. 327–354.
18. *Bell G.* The distribution of abundance in neutral communities // *Amer. Natur.* 2000. V. 155. № 5. P. 606–617.
19. *Grime J.P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Amer. Natur.* 1977. V. 111. № 982. P. 1169–1194.
20. *Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
21. *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. V. 61. P. 1–12.
22. *Миркин Б.М., Хаумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, “Гилем”. 2012. 488 с.
23. *Grime J.P.* Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2-nd ed. Chichester: John Wiley and Sons, 2001. 417 p.
24. *Mirkin B.M.* Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.* 1994. V. 5. № 2. P. 283–284.
25. *Piper J.K.* Composition of prairie plant communities on productive versus unproductive sites in wet and dry years // *Can. J. Bot.* 1995. V. 73. P. 1635–1644.
26. *Peet R.K., Christensen N.L.* Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina piedmont // *Diversify and pattern in plant communities / During H.I., Werge M.I.A., Willems J.H.* Eds. Hague, Netherlands: SPB Acad. Publishing, 1988. P. 233–245.

27. *Schwinning S., Weiner J.* Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // *Oecologia*. 1998. V. 113. A1. P. 447–455.
28. *Keddy P.A.* Competition. 2-nd ed. Kluwer Acad. Publishers, 2001. 552 p.
29. *Hautier Y., Niklaus P.A., Hector A.* Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication // *Science*. 2009. V. 324. P. 636–638.
30. *Drobner 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. V. 82. P. 295–302.
31. *Hubbell S.P.* Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest // *Science*. 1979. V. 203. P. 1299–1309.
32. *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. V. 8. P. 321–330.
33. *Vance-Chalcraft H.D., Willig M.R., Cox S.B.* et al. Relationship between aboveground biomass and multiple measures of biodiversity in subtropical forest of Puerto Rico // *Biotropica*. 2010. V. 42. № 3. P. 290–299.
34. *Poggio S.L., Ghera C.M.* Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities // *Weed Research*. 2011. V. 51. P. 241–249.
35. *Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E.* Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veg. Sci*. 1998. V. 9. P. 27–40.
36. *Bobbink R., Willems J.H.* Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. // *Chalk Grasslands: a threat to a species – rich ecosystem / Biol. Conserv.* 1987. V. 40. № 4. P. 301–314.
37. *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 // *Applied Vegetation Science*. 2008. V. 11. P. 187–194.
38. *Bartha S., Szentes Sz., Horváth A.* et al. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // *Applied Vegetation Science*. 2014. V. 17. № 2. P. 201–213.
39. *Василевич В.И.* Видовое разнообразие суходольных лугов Северо-Запада Европейской России // *Ботан. журн.* 2014. Т. 99. № 2. С. 226–236.
40. *Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г.* Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // *Журн. общ. биол.* 2007. Т. 68. № 6. С. 435–443.
41. *Prach K., Pyšek P.* How do species dominating in succession differ from others? // *J. of Vegetation Science*. 1999. V. 10. P. 383–392.
42. *Lososová Z., Simonová D.* Changes during the 20th century in species composition of synanthropic vegetation in Moravia (Czech Republic) // *Preslia*. 2008. V. 80. P. 291–305.
43. *Silva I.A., Cianciaruso M.V., Batalha M.A.* Abundance distribution of common and rare plant species of Brazilian savannas along a seasonality gradient // *Acta Bot. Bras.* 2010. V. 24. № 2. P. 407–413.
44. *Adler P.B., Seabloom E.W., Borer E.T.* et al. Productivity is a poor predictor of plant species richness // *Science*. 2011. V. 333. P. 1750–1753.
45. *Лебедева В.Х., Туходеева М.Ю., Инамов В.С.* К вопросу о структуре лугового растительного сообщества // *Ботан. журн.* 2011. Т. 96. № 1. С. 3–21.
46. *Berger W.H., Parker F.L.* Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // *Science*. 1970. V. 168. P. 1345–1347.
47. *Pielou E.C.* The measurement of diversity in different types of biological collections // *J. of Theoretical Biology*. 1966. V. 13. P. 131–144.
48. *Smith B., Wilson J.B.* A consumer's guide to evenness indices // *Oikos*. 1996. V. 76. P. 70–82.
49. *Help C.H.R., Herman P.M.J., Soetaert K.* Indices of diversity and evenness // *Oceanis*. 1998. V. 24. № 4. P. 61–87.
50. *Василевич В.И.* Видовое разнообразие влажных лугов Европейской России // *Ботан. журн.* 2015. Т. 100. № 4. С. 372–381.
51. *Routledge R.D.* Evenness indices: are any admissible? // *Oikos*. 1983. V. 40. P. 149–151.
52. *Tilman D., Pacala S.* The maintenance of species richness in plant communities // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Ricklefs R.E., Schluter D.* Eds. Chicago: Univ. Chicago Press, 1993. P. 13–25.
53. *Palmer M.W., van der Maarel E.* Variance in species richness, species association and niche limitation // *Oikos*. 1995. V. 73. P. 203–213.
54. *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. of Vegetation Science*. 1995. V. 6. P. 741–752.
55. *McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R.* et al. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // *Nature*. 2002. V. 415. P. 68–71.
56. *Kunte K.* Competition and species diversity: removal of dominant species increases diversity in Costa Rican butterfly communities // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 69–76.
57. *Grace J.B.* A clarification of the debate between Grime and Tilman // *Functional Ecology*. 1991. V. 5. P. 583–587.
58. *Olf H., Bakker J.P.* Do intrinsically dominant and subordinate species exist? A test statistic for field data // *Applied Vegetation Science*. 1998. V. 1. P. 15–20.
59. *Yodzis P.* Competition for space and the structure of ecological communities // *Lecture Notes in Biomathematics*. 1978. V. 25. P. 1–191.

60. *Онипченко В.Г.* Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: КРАССАНД, 2013. 640 с.
61. *Кузнецова Н.А.* Сообщества в экстремальных и антропогенных условиях (на примере таксоценозов коллембол) // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова / Под. ред. А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеевой, О.Л. Макарова, С.И. Головач. Москва–София: Тов-во науч. изд. КМК – PENSOFT РЫ. 2009. С. 412–429.
62. *Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M.* et al. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // *Biological Invasions*. 1999. V. 1. P. 3–19.
63. *Reinhart K.O., Greene E., Callaway R.M.* Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the Rocky Mountains // *Ecography*. 2005. V. 28. P. 573–582.
64. *Chase J.M.* Towards a really unified theory for metacommunities // *Functional Ecology*. 2005. V. 19. P. 182–186.
65. *Hejda M., Pyšek P., Jarosík V.* Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *J. of Ecology*. 2009. V. 97. P. 393–403.
66. *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. [*Akatov 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. J. of Ecology*. 2012. V. 43. № 4. P. 294–301.]
67. *Rejmánek M.* Invasibility of plant communities // *Biological invasions: a global perspective*. Published by J. Wiley and Sons. Ltd., 1989. P. 369–388.
68. *Lonsdale W.M.* Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
69. *Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M.* A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // *J. of Ecology*. 2005. V. 93. P. 5–15.
70. *Richardson D.M., Pyšek P.* Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography*. 2006. V. 30. № 3. P. 409–431.
71. *Ткачева Е.В., Виноградова Ю.К., Павлова И.В.* Изменчивость морфометрических признаков *Galega orientalis* Lam. в некоторых популяциях естественного и вторичного ареала // *Российский журн. биол. инвазий*. 2011. № 2. 186–193.
72. *Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К., Грошенко А.С.* Микроэволюция и инвазивность видов рода *Oenothera* L. в Европе // *Российский журн. биол. инвазий*. 2011. № 2. 194–206.
73. *Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.