

УДК 581.524

ПРИРОДА СВЯЗИ МЕЖДУ СТЕПЕНЬЮ ДОМИНИРОВАНИЯ И ВИДОВЫМ БОГАТСТВОМ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ РАЗНЫХ ТИПОВ: БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЛИ СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ?

© 2019 г. В. В. Акатов^{a, *}, Т. В. Акатова^b, Д. Ф. Афанасьев^c, Н. М. Сазонец^a,
Е. Г. Сушкова^c, С. Г. Чефранов^a

^aМайкопский государственный технологический университет, ул. Первомайская, 191, Майкоп, 385000 Россия

^bКавказский государственный природный биосферный заповедник, ул. Советская, 187, Майкоп, 385000 Россия

^cАзовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
ул. Береговая, 216, Ростов-на-Дону, 344002 Россия

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 22.10.2018 г.

После доработки 21.11.2018 г.

Принята к публикации 23.11.2018 г.

Связь между доминированием и видовым богатством в растительных сообществах может быть обусловлена как биологическими, так и случайными процессами. Чтобы определить ее причину в растительных сообществах разных типов, мы сопоставили их с модельными ценозами, сформированными из видов, относительное обилие которых является случайным событием. Результаты показали, что сообщества, испытывающие воздействие стрессовых факторов и/или частые нарушения (вытаптывание, выпас, а также недостаток тепла, воды, света и др.), характеризуются низкой или умеренной теснотой связи между степенью доминирования и видовым богатством, которую можно объяснить случайными процессами, а сообщества относительно благоприятных местообитаний (лугов и пустырей) — умеренной и высокой теснотой такой связи, которую нельзя объяснить только случайными процессами. Сделано предположение, что она обусловлена в том числе и биологическими причинами.

Ключевые слова: доминирование, видовое богатство, растительные сообщества, модели организации, случайные процессы, биотические взаимодействия

DOI: 10.1134/S0367059719040036

Под степенью доминирования понимается относительное обилие (численность, биомасса, покрытие) в биологическом сообществе наиболее значимого вида (индекс Бергера-Паркера [1, 2]). Этот показатель может отражать как биологические особенности таких видов (высокие конкурентную способность, устойчивость к неблагоприятной среде, способность к расселению), так и случайные обстоятельства, возникающие на участках сообществ (обзоры [3–5]).

Считается, что причины дифференциации значимости видов неодинаковы в сообществах, сформированных в разных типах местообитаний. Так, роль конкуренции наиболее высока в сообществах стабильных высокопродуктивных местообитаний (*CRS*-модель организации, доминируют *C*-стратегии [6, 7]); толерантности к среде — в стабильных низкопродуктивных (абиотическая *S*-модель, доминируют *S*-стратегии); способности к расселению — в часто нарушаемых местообитаниях (*R*-модель, доминируют *R*-стратегии). При

этом независимо от стратегии доминирующего вида чем сильнее будет выражено его преимущество, тем большим числом особей (биомассой) он будет представлен на площадках, тем меньше там окажется других особей и тем ниже вероятность того, что они будут принадлежать многим видам [8, 9]. Кроме того, воздействие *C*-доминантов может быть усилено их способностью изменять экотоп, например путем накопления слоя опада, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы и т.д. [3–6, 10–12].

Преобладание доминирующих видов может быть обусловлено не только их более высокой конкурентоспособностью или другими особенностями биологии, но и случайными процессами, связанными, например, с поступлением и приживаемостью зачатков, флуктуациями условий среды или нарушениями сообществ [3–5]. Считается, что роль таких факторов более значительна в ценозах со слабыми взаимодействиями между видами (non-interactive community), кото-

рые обычно формируются в суровых или часто нарушаемых местообитаниях (*S*-, *R*-, *SR*-модели) [5, 7, 13]. При этом случайные процессы обсуждаются и в отношении сообществ с доминированием *C*-стратегов [14–17]. Предположение о том, что особи разных видов могут оказывать конкурентное воздействие друг на друга, было подтверждено неоднократно [5, 16], но неясно, насколько эти взаимодействия определяют видовое богатство сообществ, состав и структуру обилия видов на фоне случайных событий [14–17]. В связи с этим наряду с понятием “интенсивность конкуренции” (*competition's absolute impact*) было введено понятие “важность конкуренции” (*competition's relative impact*) [15, 18].

В последние годы природа связи между обилием доминантов и видовым богатством в растительных сообществах изучается преимущественно путем экспериментов [5, 10, 19–21; и др.]. Этот подход обладает значительными возможностями, однако точечный характер исследований не позволяет получить целостную картину роли биологических процессов в структурировании ценозов [7]. Анализ рассматриваемой проблемы на основе других подходов встречается реже. Поэтому знания об этом аспекте организации растительных сообществ остаются ограниченными и неопределенными. Например, в некоторых работах делается предположение, что доминирование не столько определяет видовое богатство, сколько зависит от него [4, 22]. В частности, связь между этими характеристиками предсказывается нейтральными моделями, из биологических эффектов учитывающими только скорость иммиграции видов [23]. Другие авторы приходят к выводу, что видовое богатство и структура обилия видов определяются разными факторами, и биотические взаимодействия способствуют не росту, а, напротив, снижению тесноты связи между ними [19, 24, 25].

Ранее мы рассмотрели [26, 27] характер связи между степенью доминирования и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации и пришли к выводу, что она все же более тесная в сообществах с доминированием *C*-, чем *R*- или *S*-стратегов. Цель настоящей работы — проверить предположение, что это может быть связано в том числе с разной ролью случайных процессов в их формировании. Для решения данной задачи мы сравнили травяные сообщества Западного Кавказа и Предкавказья, а также сообщества макрофитобентоса шельфа Черного моря с модельными ценозами, сформированными из видов, относительная значимость которых является случайным событием. Были сопоставлены характеристики, которые отражают ценотические позиции доминирующих видов: 1) соотношение между относительной значимостью первого по рангу вида (доминанта) и нескольких других

наиболее обильных видов; 2) теснота связи между относительной значимостью доминанта, а также нескольких других видов наиболее высоких рангов с видовым богатством. Мы предположили, что если по данным позициям модельные и реальные сообщества не демонстрируют существенных отличий, роль биологических процессов в определении связи между их относительным обилием и видовым богатством в реальных ценозах можно считать несущественной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и объекты исследований. Район исследования включает предгорье и горные массивы Западного Кавказа (Краснодарский край, Республика Адыгея, Республика Карачаево-Черкесия), Ставропольскую возвышенность и окрестности оз. Маныч-Гудило (Ставропольский край), а также прибрежные участки шельфа Черного моря на полуострове Абрау (Краснодарский край). Изучали следующие объекты: 1) растительные сообщества нижнегорных, субальпийских и альпийских лугов, промежуточных стадий первичных и вторичных сукцессий с доминированием как однолетних, так и многолетних видов (пустырей), расположенные в относительно благоприятных местообитаниях (преимущественно *CRS*-модель организации [6, 7, 28]); 2) сообщества долгоснежных и малоснежных местообитаний альпийского пояса (ковры и пустоши), степей, травяной ярус ольховых, буковых и дубовых лесов, вытоптанных участков (троп, обочин и междоульяного пространства дорог) (относительно суровые местообитания, преимущественно *S*-ценозы); 3) сообщества инициальной стадии первичных и вторичных сукцессий (на строительном мусоре, песке, гравии, глине, почве) с доминированием одно- и двулетников (*R*- или *RS*-модели); 4) сообщества макрофитобентоса верхней сублиторали Черного моря с доминированием двух видов бурых водорослей — *Cystoseira bosphorica* Sauvageau, 1912 и *C. barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 (табл. 1).

Особенность сообществ макрофитобентоса состоит в том, что доля обоих видов цистозир по биомассе обычно составляет более 95–99% общей биомассы сообществ, при этом другие виды макроводорослей могут использовать разные части талломов цистозир в качестве субстрата наряду с другими поверхностями, например скалами и валунами. Поэтому в качестве непосредственного объекта анализа мы использовали не сообщества в целом, а совокупность сопутствующих видов (т.е. цистозир не учитывались). Они произрастают в олиго- и мезосапробных условиях, при относительно низкой освещенности, испытывают мощное волновое изреживание, а также пастбищную нагрузку со стороны растительноядных видов рыб и моллюсков. Все это позволяет пред-

Таблица 1. Характеристика изученных растительных сообществ

Сообщества, высота над ур. м. (доминирующие виды)	<i>n</i>	<i>J'</i>
CSR-модель		
AG, 2000–2650 м (<i>Onobrychis biebersteinii</i> , <i>Kobresia macrolepis</i> , <i>Alchemilla retinervis</i> , <i>Geranium gymnocaulon</i> , <i>Hedysarum caucasicum</i>)	79	0.39 ± 0.02
SAG, 1850–2450 м (<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca woronowii</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Inula grandiflora</i> , <i>Senecio platyphylloides</i>)	60	0.51 ± 0.02
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>)	89	0.51 ± 0.02
ISS, 200–2300 м (<i>Achillea millefolium</i> , <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Bromopsis benekenii</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Crepis setosa</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Phalacroloma septentrionale</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Trifolium medium</i> , <i>Ranunculus repens</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Urtica dioica</i>)	155	0.41 ± 0.02
S-, SR- и R-модели		
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>)	41	0.62 ± 0.02
ST, 75–600 м (<i>Stipa lessingiana</i> , <i>S. pulcherrima</i> , <i>Salvia verticillata</i> , <i>Theucrium chamaedrys</i> , <i>Allium albidum</i> , <i>Artemisia lercheana</i> , <i>Poa bulbosa</i>)	98	0.60 ± 0.02
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>)	135	0.54 ± 0.01
TC 200–240 м (<i>Cynodon dactylon</i> , <i>Hordeum leporinum</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Polygonum neglectum</i> , <i>Trifolium ambiguum</i> , <i>T. repens</i>)	71	0.43 ± 0.03
FSS 200–240 м (<i>Acalypha australis</i> , <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Anisantha sterilis</i> , <i>Bidens frondosa</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Phalacroloma septentrionale</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>)	202	0.56 ± 0.01
MFB, глубины 0.5–10 м (<i>Vertebrata subulifera</i> , <i>Laurencia obtusa</i> , <i>Sphacelaria cirrosa</i> , <i>Ellisolandia elongata</i> , <i>Cladophoropsis membranacea</i> , <i>Cladostephus spongiosum</i> f. <i>verticillatum</i> , <i>Chaetomorpha linum</i> , <i>Gelidium crinale</i> , <i>G. spinosum</i> , <i>Dictyota fasciola</i> , <i>Laurencia coronopus</i> и др.)	101	0.49 ± 0.02

Примечание. Сообщества: AG – альпийские луга, SAG – субальпийские луга, LMG – нижнегорные луга, ISS – промежуточные стадии вторичных сукцессий (пустыри), AHS – альпийские пустоши и ковры, ST – степи, HF – травяной ярус лесов, TC – сообщества вытаптываемых местообитаний, FSS – инициальные стадии первичных и вторичных сукцессий, MFB – макрофитобентос верхней сублиторали; *n* – число проб; *J'* – средние значения показателя выравниваемости Пиелу. Названия видов сосудистых растений приводятся по [37], макроводорослей – согласно глобальной базе данных по таксономии и номенклатуре водорослей AlgaeBase [38].

положить, что такие ценозы наиболее близки к SR-модели.

Методы сбора фактического материала. Основу работы составили 936 проб наземной биомассы травяных сообществ и 101 проба макрофитобентоса, отобранные на площадках размером 0.25 м² с не менее чем тремя видами. Пробы биомассы травяных сообществ были взяты на их типичных участках в период максимального развития травостоя. Основная часть проб была отобрана регулярным способом в виде трансект, включающих 10 площадок по 0.25 м², другие – сплошным способом (на рудеральных местообитаниях) или сериями по 3–6 проб на участок. В последнем случае выбирали варианты сообществ с максимально высоким, низким и средним проективным

покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально. Пробы разбирали по видам и взвешивали. Пробы макрофитобентоса отбирали в июне–августе на глубинах от 0.5 до 10 м с привлечением группы аквалангистов. Отбор и обработку проб осуществляли по той же схеме, как и для травостоя наземных сообществ.

Методы анализа. В качестве модельных сообществ, в которых отсутствует какое-либо влияние биологических процессов на обилие видов, мы рассматривали массивы случайных величин с разными функциями плотности распределения вероятности. Они были получены путем использования генератора случайных чисел с равномерным распределением и последующего их преобразования специальным образом ($\varphi = \alpha x^\beta$, где x – рав-

Таблица 2. Теснота связи значений $K_1, K_2...K_5$ с видовым богатством (S) в модельных и реальных растительных сообществах разных типов

Сообщества	K_1		K_2		K_3		K_4		K_5	
	n	r	n	r	n	r	n	r	n	r
Модельные сообщества										
$J' = 0.67 \pm 0.01$	165	−0.720	160	−0.781	155	−0.815	150	−0.838	145	−0.820
$J' = 0.52 \pm 0.01$	165	−0.580	160	−0.661	155	−0.718	150	−0.769	145	−0.744
$J' = 0.41 \pm 0.01$	165	−0.487	160	−0.568	155	−0.629	150	−0.716	145	−0.683
$J' = 0.34 \pm 0.01$	165	−0.425	160	−0.492	155	−0.569	150	−0.669	145	−0.637
Растительные сообщества (CSR-модель)										
AG	79	−0.768	76	−0.691	73	−0.714	66	−0.786	61	−0.693
SAG	60	−0.647	59	−0.511	59	−0.551	59	−0.771	59	−0.798
LMG	89	−0.726	88	−0.623	87	−0.736	83	−0.708	76	−0.742
ISS	161	−0.642	150	−0.524	135	−0.571	124	−0.620	111	−0.547
Растительные сообщества (S -, SR - и R -модели)										
AHS	41	−0.564	40	−0.491	40	−0.533	40	−0.734	40	−0.732
ST	98	−0.592	98	−0.756	98	−0.749	98	−0.838	96	−0.867
HF	135	−0.511	101	−0.653	77	−0.676	54	−0.770	37	−0.779
TC	71	−0.444	68	−0.611	61	−0.579	52	−0.638	44	−0.722
FSS	202	−0.239	183	−0.423	165	−0.554	140	−0.535	101	−0.581
MFB	101	−0.147*	100	−0.179*	99	−0.322	93	−0.436	78	−0.449

Примечание. n — число площадок (проб); r — коэффициент ранговой корреляции Спирмена; * — значения r статистически незначимы, остальные — статистически значимы на уровне $P < 0.01$.

номерно распределенная случайная величина, α и β — коэффициенты, определяющие конкретный вид функции распределения). В результате была сформирована серия групп по 165 ценозов (по 5 с числом видов от 3 до 35), для каждого из которых, используя показатель Пиелу (J') [2, 29], была оценена выравненность структуры обилия видов (случайных величин). Для анализа были выбраны четыре группы ценозов (массивов случайных величин), средние значения выравненности для которых варьировали примерно в тех же пределах, что и для изученных растительных сообществ определенных типов (табл. 1, 2).

В качестве анализируемых параметров мы использовали видовое богатство ценозов на 0.25 м^2 (S) и относительное обилие в них видов первого—пятого рангов (чем выше ранг вида, тем ниже его номер). Относительное участие видов в травостое можно оценивать как отношение их биомассы к общей биомассе травостоя на площадке или к биомассе травостоя, оставшейся после удаления из нее биомассы видов более высокого ранга. Мы использовали второй подход, поскольку значения данного показателя сопоставимы у видов разных рангов. В соответствии с ним были рассчитаны значения величин $K_1, K_2...K_5$, где $K_1 = W_1/W$, $K_2 = W_2/(W - W_1)$ и т.д.; W — сырой вес пробы на 0.25 м^2 ; $W_1, W_2...W_5$ — сырой вес видов первого—

пятого рангов. На площадках (в пробах) с числом видов менее семи для двух видов с наименьшим участием (т.е. двух последних рангов) значения величины K не определяли.

Соотношение между относительной значимостью доминанта (K_1) и других наиболее обильных видов ($K_2...K_5$) в модельных и реальных ценозах оценивали визуально путем сопоставления линий квадратичных моделей регрессии K на S . Знак и тесноту связи между $K_1, K_2...K_5$ и S определяли путем расчета коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Он позволяет измерять степень сопряженности между признаками независимо от закона распределения и формы связи. Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2007 и SPSS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характер соотношения между видовым богатством модельных сообществ (S) и величиной K для видов первого—пятого рангов показан на рис. 1 и в табл. 2, из которых следует:

1. Связь между $K_1, K_2...K_5$ и S во всех модельных сообществах является отрицательной и статистически значимой на уровне $P < 0.01$. При этом ее теснота в среднем ниже в менее выравненных ценозах, так как диапазон возможного

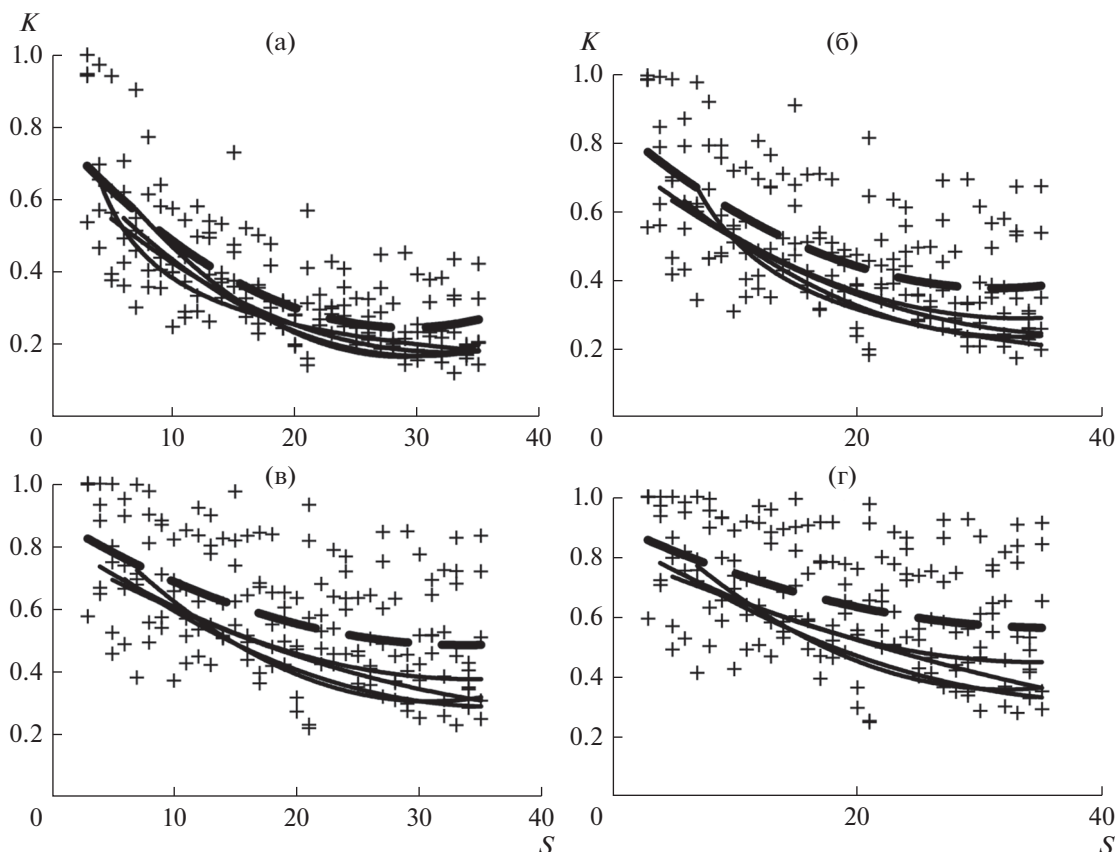


Рис. 1. Соотношение между значениями $K_1, K_2...K_5$ и видовым богатством S в модельных сообществах с разной выравненностью (J'): а — 0.671 ± 0.011 , б — 0.521 ± 0.012 , в — 0.413 ± 0.012 , г — 0.335 ± 0.012 . Здесь и на рис. 2–4: крестики и пунктирные линии регрессии относятся к K_1 , сплошные линии регрессии относятся к $K_2...K_5$.

варьирования значений K_i в них в среднем оказывается выше по сравнению с ценозами с более выравненной структурой.

2. Теснота связи величины K_1 с видовым богатством во всех случаях ниже, чем $K_2...K_5$ и S (причина — диапазон возможного варьирования величины K_i в ценозах с определенным числом видов уменьшается с ростом i , т.е. со снижением ранга вида).

3. В ценозах с наиболее высоким видовым богатством значения K_1 в той или иной степени превышают значения K для видов второго—пятого рангов, в ценозах с низким видовым богатством превышение K_1 над $K_2...K_5$ выражено слабо.

Общая характеристика изученных растительных сообществ представлена в табл. 1. Характер соотношения в них между видовым богатством (S) и величиной K для видов первых пяти рангов представлен на рис. 2, 3 и в табл. 2, из которых следует:

1. Значения $K_1, K_2...K_5$ снижаются по мере роста S , и эта связь в большинстве случаев является статистически значимой на уровне $P < 0.01$. Ис-

ключение составляет связь между K_1 , а также K_2 и S в сообществах макрофитобентоса, где она статистически незначима.

2. Наиболее тесной связью между K_1 и видовым богатством характеризуются сообщества лугов и пустырей, причем более тесной, чем в модельных ценозах с близкой выравненностью (табл. 1, 2). В этих же сообществах, а также в сообществах альпийских ковров и пустошей теснота связи значений K_1 с видовым богатством выше, чем K_2 , что отличает их от модельных ценозов. В сообществах других типов теснота связи $K_1(S)$ ниже, чем $K_2(S)...K_5(S)$, что соответствует аналогичной модельной структуре.

3. В сообществах с условно средним и высоким видовым богатством (более 10 видов) превышение K_1 над $K_2...K_5$ выражено в разной степени, как и в модельных ценозах (рис. 2 и 3). В маловидовых сообществах лугов и пустырей значения K_1 существенно выше величин K для видов второго—пятого рангов, что отличает их от модельных ценозов (массивов случайных величин) (см. рис. 2). На маловидовых участках сообществ других типов

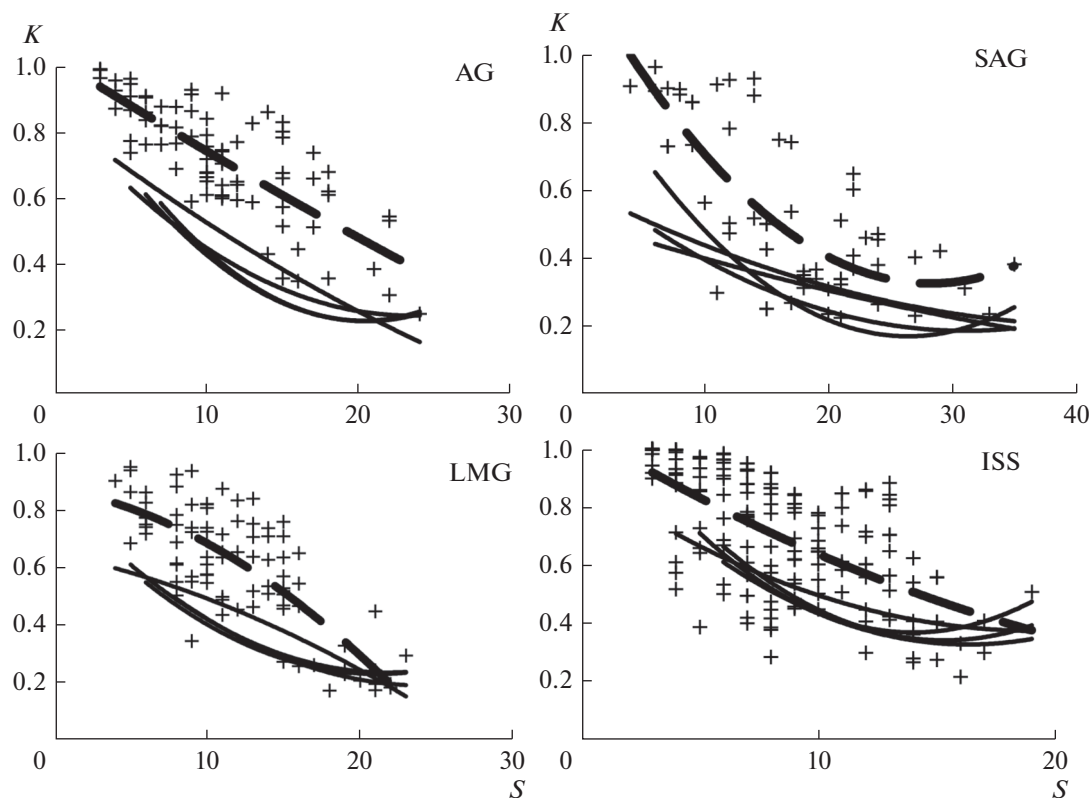


Рис. 2. Соотношение между значениями $K_1, K_2...K_5$ и видовым богатством S в растительных сообществах *CSR*-модели: AG — альпийские луга, SAG — субальпийские луга, LMG — нижнегорные луга, ISS — промежуточные стадии вторичных сукцессий (пустыри).

превышение K_1 над $K_2...K_5$ выражено слабо или отсутствует, как и в модельных ценозах (см. рис. 3).

Итак, в растительных сообществах наблюдаются два типа отклонений от модельных структур, причем они касаются именно доминирующих видов (K_1): 1) превышение значений K_1 над $K_2...K_5$ в маловидовых ценозах; 2) более высокая теснота связи видового богатства ценозов с величиной K_1 , чем с K_2 . Оба отклонения наиболее сильно выражены в сообществах альпийских, субальпийских и нижнегорных лугов, а также пустырей (*CSR*-модель). Эти же сообщества характеризуются и наиболее высоким уровнем корреляции между K_1 и S , в том числе более высоким, чем в модельных ценозах с близкой выравненностью. Одно из этих отклонений выявлено в сообществах альпийских ковра и пустошей. В сообществах остальных типов характер соотношения между K_1 и $K_2...K_5$, как и характер связи между $K_1, K_2...K_5$ и видовым богатством (S) примерно соответствует модельным структурам.

Таким образом, полученные нами результаты могут свидетельствовать о том, что сообщества, испытывающие воздействие стрессовых факторов (недостаток тепла, воды, света и др.), а также сформированные на часто нарушаемых место-

обитаниях, характеризуются низкой или умеренной теснотой связи между относительным обилием доминантов и видовым богатством, которую можно объяснить преимущественно случайными процессами. Сообщества лугов и промежуточных стадий сукцессий характеризуются умеренной и высокой теснотой такой связи, которую, по-видимому, нельзя объяснить случайными обстоятельствами. Соответственно можно предположить, что она обусловлена в том числе и биологическими особенностями доминирующих видов, например способностью вытеснять другие виды и/или трансформировать местообитания. В частности, в луговых сообществах доминанты нередко формируют мощный слой опада, который ограничивает проникновение в них других видов [10].

В целом наши результаты согласуются с представлением, что роль случайных процессов в формировании растительных сообществ более значительна на суровых или часто нарушаемых местообитаниях (S -, R -, SR -модели). Однако утверждение о низкой интенсивности межвидовых взаимодействий в ценозах таких местообитаний нередко оспаривается (см. обзор [5]). Поэтому подчеркнем, что наши результаты не свидетельствуют об отсутствии в них межвидовых взаимодействий, а

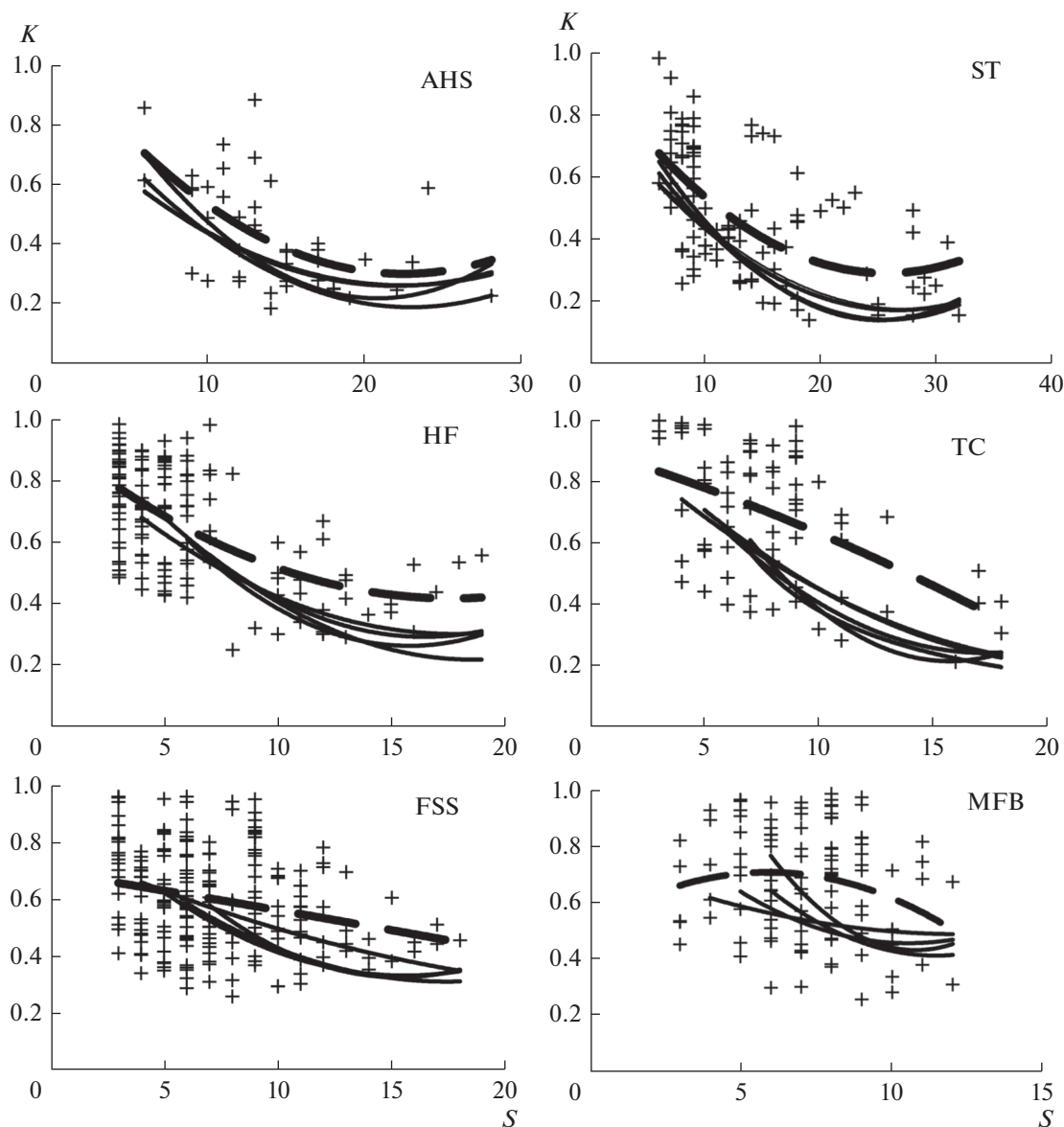


Рис. 3. Соотношение между значениями $K_1, K_2 \dots K_5$ и видовым богатством S в растительных сообществах S -, SR - и R -моделей: AHS — альпийские пустоши и ковры, ST — степи, HF — травяной ярус лесов, TC — сообщества выпасаемых местообитаний, FSS — инициальные стадии первичных и вторичных сукцессий, MFB — макрофитобентос верхней сублиторали Черного моря.

лишь о том, что их роль в структурировании сообществ, как и роль дифференциации видов по толерантности к среде или способности к расселению, в среднем по сравнению со случайными процессами невелика.

Если сообщества CSR -модели состоят из экологически идентичных видов (древесный ярус тропических лесов и, по-видимому, некоторые типы многовидовых травяных сообществ), то они также могут быть структурированы преимущественно случайными процессами [30–32]. Однако в других ценозах этого типа сосуществование видов может обеспечиваться разными механиз-

мами: доминанты (C -стратегии) могут быть дифференцированы по экологическим нишам, а менее обильные виды (S - и R -стратегии) сосуществовать за счет выравнивания потребностей [32]. Наши результаты, касающиеся сообществ лугов и пустырей (предположительно CSR -модель), согласуются с этими представлениями. Они позволяют предположить, что в таких сообществах доминирующие виды занимают особое положение и способны влиять на их видовое богатство, а значения K для сопутствующих видов определяются их числом.

Об особой роли доминантов в сообществах CSR-модели свидетельствуют также результаты ряда экспериментов, поставленных в альпийском поясе Западного Кавказа на участках лугового сообщества с доминированием *Festuca varia* Haenke (*Festuca woronowii* Hackel) [21]. Авторы делают следующие выводы: 1) о незначительной роли в формировании этих ценозов межвидовой конкуренции в целом; 2) о ключевой роли доминанта (*Festuca varia*), что в значительной степени связано с его способностью образовывать мощный слой опада; 3) в случае удаления *Festuca varia* ни один из сопутствующих видов не сможет его заменить.

Поскольку доминанты являются одним из наиболее важных внутренних факторов, регулирующих видовое богатство растительных сообществ [32, 33], усиление их позиций, например в случае смены аборигенных доминантов инородными, может представлять для сообществ реальную угрозу [33, 34]. Однако в одних случаях опасение оказывается оправданным, а в других — нет [34–36]. Поэтому программы по контролю за инородными видами растений должны учитывать их разную способность снижать видовое разнообразие природных сообществ, а также уязвимость к ним самих сообществ [34, 36]. Воздействие инородного вида на растительные сообщества обычно ассоциируется именно со степенью его доминирования [34]. Однако результаты наших исследований показывают, что наличие значимой связи между этой характеристикой и видовым богатством на небольших площадках не является достаточным основанием для вывода о существенной роли таких видов в формировании ценозов, поскольку эта связь может быть обусловлена случайными процессами. Кроме того, они позволяют очертить круг травяных сообществ, где такое влияние наиболее вероятно. По нашим данным, он ограничивается сообществами двух типов: лугами и промежуточными стадиями первичных и вторичных сукцессий, по крайней мере на антропогенных местообитаниях (полурудеральные сообщества [34]). Поскольку инородные виды редко доминируют в луговых ценозах [36], фактически под угрозой оказывается видовое богатство только серийных сообществ. Подчеркнем, что данный вывод имеет отношение только к малой пространственной шкале. Но, с другой стороны, снижение видового богатства сообществ на локальном уровне является пусть и недостаточным, но необходимым условием аналогичных изменений на относительно крупных участках растительного покрова.

Авторы выражают благодарность группе аквалангистов под руководством В.А. Грицыхина и Л.Ю. Скурихиной, а также В.А. Уколову, Н.С. Березенко и Г.П. Березенко за помощь в сборе материала. Авторы также благодарны анонимному рецензенту за ценные рекомендации, направленные

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. V. 168. P. 1345–1347.
2. Magguran A. Ecological diversity and its measurement. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 1988. 181 p.
3. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
4. Василевич В.И. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1674–1681.
5. Онинченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд, 2013. 640 с.
6. 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.
7. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
8. Palmer M.W., van der Maarel E. Variance in species richness, species association and niche limitation // Oikos. 1995. V. 73. P. 203–213.
9. 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 Sci. 1995. V. 6. P. 741–752.
10. Somodi I., Virágh K., Podani J. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigeios* on the species turnover of a semi-arid grassland // Applied Vegetation Sci. 2008. V. 11. № 2. P. 187–194.
11. 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. doi:10.1371.
12. 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 Sci. 2014. V. 17. № 2. P. 201–213.
13. Cornell H.V. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago University Press, 1993. P. 243–253.
14. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
15. Welden C.W., Slauson W.L. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications // Q. Rev. Biol. 1986. V. 61. № 1. P. 23–44.
16. Goldberg D.E., Barton A.M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants // Amer. Natur. 1992. V. 139. P. 771–801.

17. *Damgaard C., Fayolle A.* Measuring the importance of competition: a new formulation of the problem // *Journal of Ecology*. 2010. V. 98. P. 1–6.
18. *Brooker R.W., Kikvidze Z.* Importance: an overlooked concept in plant interaction research // *Journal of Ecology*. 2008. V. 96. P. 703–708.
19. *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.
20. *LaPlante E., Souza L.* Plant dominance in a subalpine montane meadow: biotic vs. abiotic controls of subordinate diversity within and across sites. *PeerJ* 6:e5619; doi 10.7717/peerj.5619
21. *Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Weger M.J.A.* No other species can replace them: evidence for the key role of dominants in an alpine *Festuca varia* grassland // *J. of Vegetation Sci.* 2017. V. 28. P. 674–683.
22. *Hill M.O.* Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. 1973. V. 54. P. 427–432.
23. *Caswell H.* Community structure: a neutral model analysis // *Ecol. Mon.* 1976. V. 46. P. 327–354.
24. *Stirling G., Wilsey B.* Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *Amer. Natur.* 2001. V. 158. P. 286–300.
25. *Ma M.* Species richness vs. evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors // *Oikos*. 2005. V. 111. P. 192–198.
26. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г.* Связь доминирования и выравниваемости с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // *Экология*. 2018. № 4. С. 264–274 [*Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G.* The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // *Rus. J. of Ecology*. 2018. V. 49. № 4. P. 296–305.]
27. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г.* Связь между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью // *Сибирский эколог. журн.* 2018. № 4. С. 397–410 [*Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G.* Relationship between degree of dominance and species richness in grass communities with different productivities // *Contemporary Problems of Ecology*. 2018. V. 11. № 4. P. 355–365.]
28. *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. 446–454.
29. *Pielou E.C.* The measurement of diversity in different types of biological collections // *J. of Theoretical Biology*. 1966. V. 13. P. 131–144.
30. *Bell G.* The distribution of abundance in neutral communities // *Amer. Natur.* 2000. V. 155. № 5. P. 606–617.
31. *Hubbell S.P.* Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecol.* 2005. V. 19. P. 166–172.
32. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // *Успехи соврем. биол.* 2012. Т. 132. № 3. С. 227–238.
33. *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.
34. *Hejda M., Pyšek P., Jarošík V.* Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 3393–3403.
35. *Houlihan J.E., Findlay C.S.* Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // *Conserv. Biol.* 2004. V. 18. № 4. P. 1132–1138.
36. *Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P.* Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology*, Second Edition. Eddy van der Maarel and Janet Franklin. Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
37. *Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
38. *Guiry M.D., Guiry G.M.* *AlgaeBase*, Worldwide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2018. <http://www.algaebase.org>