

Есть ли эффект компенсации плотностью в растительных сообществах экстремальных местообитаний?

В. В. АКАТОВ¹, Т. В. АКАТОВА², Н. Б. ЕСКИН²

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

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

Статья поступила 14.01.2014

АННОТАЦИЯ

Оценено распространение эффекта компенсации плотностью (ЭКП) на участках экстремальных местообитаний высокогорной зоны Северного Кавказа, занятых сообществами сосудистых растений, мхов и лишайников. Плотность видов оценивали через встречаемость. Характер соотношения между числом и встречаемостью видов на участках не подтвердил предположения, что экстремальные условия среды сами по себе могут быть причиной ЭКП, по крайней мере, на небольших участках сообществ.

Ключевые слова: компенсация плотностью, встречаемость, видовое богатство, сообщества, сосудистые растения, мхи, лишайники, экстремальные местообитания, Северный Кавказ.

Увеличение численности одних видов в результате появления свободных ресурсов и ослабления межвидовой конкуренции после выпадения из сообществ других известно как «эффект компенсации плотностью» (ЭКП) [MacArthur et al., 1972]. Считалось, что это явление характерно преимущественно для островных сообществ [Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972; Case, 1975; Wright, 1980; Tonn, 1985; Carrascal et al., 1992; Sara, Morand, 2002]. Однако позже Ю. И. Черновым [2005] было обосновано предположение о возможности его возникновения практически в любых маловидовых ценотических системах, в том числе сформированных в экстремальных условиях среды. В качестве аргументов автор привел примеры повышен-

ной плотности популяций многих видов, а также высокого уровня доминирования некоторых из них в таксоценозах тундр и полярных пустынь. Позже Н. А. Кузнецова [2009] поддержала эту точку зрения, обратив внимание на высокий уровень доминирования в маловидовых сообществах коллембол, сформированных в крайних условиях существования.

Но являются ли компенсационные процессы, описанные Ю. И. Черновым, следствием экстремальности условий среды, или они возникли по другим причинам? По мнению самого автора, предлагаемые им объяснения данных явлений дискуссионные и трудно поддаются проверке [Чернов, 2005]. Действительно, низкое видовое богатство и

высокая плотность популяций в северных биомах, испытавших плейстоценовое оледенение, могут быть связаны не столько с более суровыми условиями среды, сколько с их эволюционной молодостью [Latham, Ricklefs, 1993; Qian, Ricklefs, 2004; Пузаченко, 2006]. В свою очередь, высокий уровень доминирования в малообразованных ценозах может быть проявлением как ЭКП, так и других процессов, например, усиления конкурентных преимуществ одних видов перед другими в условиях сокращения объема ресурсов или стрессовых ситуаций [Акатов и др., 2012].

К сожалению, исследования, посвященные распространению и причинам возникновения ЭКП, в литературе встречаются очень редко. Поэтому вопрос о возможности проявления компенсационных процессов в экстремальных условиях среды остается открытым. Цель нашей работы – рассмотреть эту проблему на примере участков растительных сообществ высокогорной зоны Северного Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований явились травяные и кустарниковые сообщества, группировки эпигейных мхов и лишайников субальпийского и альпийского поясов Северного Кавказа. Фактический материал собирали на хребтах и горных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, Уруп, Черек Безенгийский и Алагир, в значительной мере в пределах Кавказского и Кабардино-Балкарского заповедников. В альпийском поясе описаны сообщества подвижных осыпей (асс.: *Veronico minutae* – *Chaerophylletum humilis* Onipchenko 2002, *Campynulo ciliatae* – *Chamaescaidiium acaulis* Onipchenko et Minaeva 2002, *Helianthemum canis* Ermolaeva 2007), долгоснежных местообитаний – ковров (*Saxifragetum sibiricae* Onipchenko et Lubeznova 1992), низкотравных лугов и пустошей (*Pediculari comosae* – *Eritrichietum caucasicum* Minaeva et Onipchenko 2002) [Onipchenko, 2002; Ермолаева, 2007]. В субальпийском – фитоценозы мезофитных и гигрофитных лугов (асс. *Betonici macranthae* – *Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko

2002 [Onipchenko, 2002]); *Cirsio-Nardetum strictae* Akatov 1989 [Акатов, 1989]), долгоснежных местообитаний (в том числе ассоциаций *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli* Rabotnova 1987 [Onipchenko, 2002]; *Lerchenfeldio* – *Rhododendretum caucasicum* Onipchenko et Sennov 2002 [Onipchenko, 2002]), болот (*Primulo auriculatae* – *Caricetum rostratae* Akatov 1989, *Primulo auriculatae* – *Caricetum dacicae* Akatov 1989 [Акатов, 1989]). Группировки мхов и лишайников описаны в сообществах с доминированием *Rhododendron caucasicum* Pallas и *Juni perus depressa* Steven, альпийских лугов и пустошей, субальпийских лугов, долгоснежных местообитаний. Среди описанных сообществ группировки сосудистых растений подвижных осыпей, а также мхов и лишайников являются открытыми, т. е. имеют преимущественно низкое общее проективное покрытие (до 15 %), остальные – сомкнутыми.

В качестве экстремальных мы рассматривали местообитания с низким видовым богатством сообществ. Для травяных и кустарниковых ценозов это местообитания, расположенные на значительной высоте (2600–2900 м над ур. м.), с малой или, напротив, значительной мощностью снежного покрова в зимний период (первые характеризуются низкими температурами почвы зимой, вторые – коротким периодом вегетации), с подвижным или обводненным субстратом. Для группировок мхов и лишайников экстремальными считались долгоснежные местообитания, заросли высокогорных кустарников, а также растительные сообщества с высоким и густым травостоем.

Методы сбора фактического материала. В полевых условиях осуществлен сбор данных для определения числа видов (N) и их встречаемости (F) в сообществах (встречаемость рассматривалась как показатель плотности видов). Видовое богатство сообществ подвижных осыпей оценивали на участках размером 25 м². Для определения встречаемости видов в их пределах регулярным способом закладывали 10 площадок по 0,5 м². Видовое богатство сомкнутых травяных и кустарниковых сообществ оценивали на участках размером 15–16 м², встречаемость видов – на основе 20 площадок по 0,5 м². До-

полнительно в сообществах сосудистых растений оценивали проективное покрытие конкретных видов растений с использованием балльной шкалы (1 балл – покрытие 1–25 %, 2 – 26–50 %, 3 – 51–75 %, 4 – 76–100 %). Описания группировок мхов и лишайников выполняли на участках 25 м², в пределах которых случайным образом закладывали 10 площадок по 0,1 м², с которых отбирали образцы. Определение видов этих систематических групп проводили в лабораторных условиях.

Общее число участков, описанных в сообществах подвижных осыпей, составило 68, в сомкнутых фитоценозах – 127. Общее число участков, с которых отбирались пробы мхов, составило 68, лишайников – 72. Общая характеристика исследованных сообществ, а также значения оцененных параметров представлены в табл. 1–3.

Методы анализа фактического материала. Поскольку высокий уровень доминирования в мало видовых ценозах может быть

следствием проявления как ЭКП, так и других процессов, при тестировании этого эффекта в высокогорных сообществах мы ограничились сопоставлением их видового богатства (*N*) и средней встречаемости сопутствующих видов сосудистых растений, мхов и лишайников (*F*) на участках. При интерпретации характера соотношения между значениями данных параметров мы учитывали результаты численных экспериментов, полученные ранее [Акатов и др., 2013; Акатов, Чефранов, 2014].

В соответствии с этим подходом смоделированы вероятные сценарии изменения значений *N* и *F* в случае наличия или отсутствия в сообществах компенсационных процессов. Результаты компьютерного анализа позволили сделать следующие предсказания: 1) в случае значительного проявления ЭКП можно ожидать роста средней встречаемости сопутствующих видов растений на градиенте снижения видового богатства сообществ; 2) если ЭКП отсутствует, то следует

Т а б л и ц а 1

Характеристика травяных и кустарниковых сообществ с высотой растений более 15 см

Сообщество; высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>Cd</i>
Лугов; 1700–2450 (24)	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca woronowii</i> , <i>Bromopsis variegata</i> , <i>Poa longifolia</i> , <i>Brachypodium rupestre</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Anemone fasciculata</i>	36,20 (12–51)	0,46 (0,33–0,56)	1,81 (1–3)
Долгоснежных мостообитаний с <i>Geranium gymnocaulon</i> и <i>Alchemilla retinervis</i> ; 1920–2100 (20)	<i>Geranium gymnocaulon</i> , <i>Alchemilla retinervis</i> , <i>Inula grandiflora</i> , <i>Phleum alpinum</i> , <i>Chaerophyllum rubellum</i> , <i>Rumex alpestris</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i>	17,35 (5–32)	0,36 (0,20–0,56)	3,50 (2–4)
Долгоснежных мостообитаний с <i>Rhododendron caucasicum</i> ; 1940–2340 (12)	<i>Rhododendron caucasicum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> , <i>Polygonum carneum</i> , <i>Alchemilla retinervis</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	7,92 (3–16)	0,27 (0,16–0,48)	4,00 (4–4)
Субальпийских болот; 1800–2150 (10)	<i>Carex rostrata</i> , <i>Carex transcaucasica</i> , <i>Carum caucasicum</i> , <i>Taraxacum stevenii</i> , <i>Trifolium badium</i> , <i>Primula auriculata</i> , <i>Cardamine seidlitziana</i> , <i>Swertia iberica</i>	8,80 (3–15)	0,51 (0,13–0,75)	3,30 (2–4)

П р и м е ч а н и е. Средние и предельные (в скобках) значения: *N* – видового богатства сообществ; *F* – средней встречаемости сопутствующих видов; *Cd* – балла проективного покрытия доминирующих видов. Названия видов приводятся по: [Зернов, 2006].

Характеристика травяных сообществ с высотой растений менее 15 см

Сообщество; высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды	N	F	Cd
Низкотравных лугов; 1850–2900 (36)	<i>Festuca ovina</i> , <i>Carex huetiana</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Alchemilla caucasica</i> , <i>Campanula tridentata</i> , <i>Anthemis marschalliana</i> , <i>Pedicularis sibthorpii</i> , <i>Gentiana pyrenaica</i>	27,63 (16–46)	0,62 (0,31–0,76)	1,64 (1–3)
Пустошей (со значительным участием лишайников); 2200–2900 (9)	<i>Festuca ovina</i> , <i>Carex huetiana</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Alchemilla caucasica</i> , <i>Campanula tridentata</i> , <i>Anthemis marschalliana</i> , <i>Pedicularis sibthorpii</i> , <i>Gentiana pyrenaica</i>	19,28 (17–23)	0,67 (0,61–0,80)	2,22 (2–3)
Ковров (долгоснежных местобитаний); 2200–2500 (16)	<i>Taraxacum stevenii</i> , <i>Sibbaldia semiglabra</i> , <i>Pedicularis nordmanniana</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Corydalis conorhiza</i> , <i>Carum caasicum</i>	19,81 (15–26)	0,57 (0,29–0,77)	1,58 (1–3)
Подвижных осыпей; 2300–2900 (42)	<i>Dentaria bipinnata</i> , <i>Corydalis alpestris</i> , <i>Saxifraga sibirica</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Chaerophyllum humile</i> , <i>Lamium tomentosum</i>	5,5 (1–9)	0,36 (0,10–0,95)	1 (1–1)

П р и м е ч а н и е. Средние и предельные (в скобках) значения: N – видового богатства сообществ; F – средней встречаемости сопутствующих видов; Cd – балла проективного покрытия доминирующих видов. Названия видов приводятся по: [Зернов, 2006].

Характеристика группировок эпигейных мхов и лишайников

Сообщество; высота над ур. м., м (число описаний)	Доминантные и константные виды	N	F	Cd
Группировки эпигейных мхов				
Низкотравных лугов и пустошей; 2000–2500 (36)	<i>Rhytidium rugosum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Dicranum spadiceum</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Entodon concinnus</i>	11,47 (3–20)	0,37 (0,10–0,57)	0,91 (0,3–1,0)
Среднетравных лугов; 1950–2300 (6)	<i>Abietinella abietina</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> , <i>Rhodobryum roseum</i>	10,83 (4–20)	0,49 (0,20–0,49)	0,85 (0,7–1,0)
С <i>Rhododendron caucasicum</i> и <i>Juniperus depressa</i> ; 1850–2200 (12)	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> , <i>Dicranum scoparium</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	10,08 (4–20)	0,27 (0,19–0,40)	0,78 (0,6–1,0)
Долгоснежных местобитаний; 2000–2400 (14)	<i>Sanionia uncinata</i> , <i>Brachythecium salebrosusm</i> , <i>Polytrichastrum sexangulare</i> , <i>Syntrichia norvegica</i> , <i>Distichium inclinatum</i>	8,79 (2–20)	0,28 (0,10–0,50)	0,77 (0,2–1,0)
Группировки эпигейных лишайников				
Низкотравных лугов и пустошей; 2000–2500 (49)	<i>Cetraria islandica</i> , <i>C. ericetorum</i> , <i>Cladonia arbuscula</i> , <i>Cl. subrangiformis</i> , <i>Cl. pyxidata</i> , <i>Flavocetraria cucullata</i> , <i>Thamnolia vermicularis</i>	11,41 (5–22)	0,46 (0,18–0,78)	0,99 (0,9–1)
Среднетравных лугов; 1950–2300 (4)	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladonia cariosa</i> , <i>Cl. pyxidata</i> , <i>Peltigera rufescens</i>	3,50 (1–6)	0,15 (0–0,28)	0,35 (0,1–0,8)
Долгоснежных местобитаний; 2000–2400 (18)	<i>Cetraria islandica</i> , <i>Cladonia cariosa</i> , <i>Cl. pyxidata</i> , <i>Peltigera rufescens</i> , <i>Lecanora epybrion</i>	4,00 (1–8)	0,21 (0–0,47)	0,45 (0,1–1)

П р и м е ч а н и е. Средние и предельные (в скобках) значения: N – видового богатства группировок; F – средней встречаемости сопутствующих видов; Fd – встречаемости доминирующих видов. Названия видов мхов приводятся по: [Ignatov et al., 2006]; лишайников по: [Урбанавичюс, 2010].

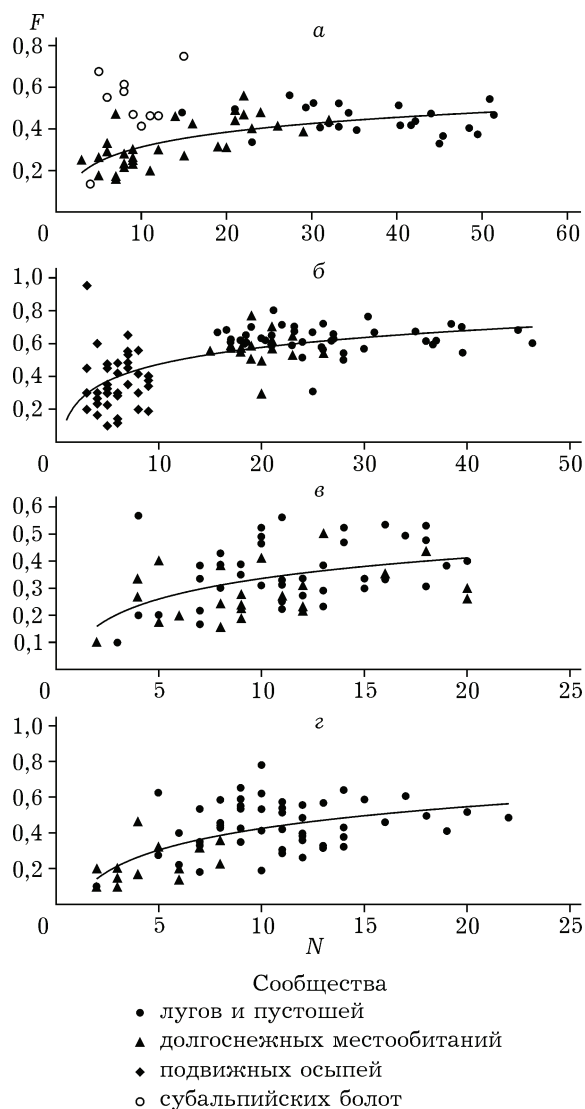
ожидать более низких значений средней встречаемости видов в маловидовых сообществах по сравнению с ценозами со средним и высоким видовым богатством; 3) отсутствие связи между видовым богатством и средней встречаемостью видов может быть результатом как умеренного проявления компенсационных процессов, так и случайных процессов. Во втором случае следует ожидать стабильности средних значений встречаемости в сочетании с ростом амплитуды варьирования значений этого параметра по мере снижения видового богатства (высокое видовое богатство через статистическое усреднение снижает вариабельность ценотических параметров) [Tilman et al., 1998; Stevens et al., 2003].

Поскольку размер особей растений может оказать существенное влияние на их встречаемость на небольших по размеру площадках, сообщества трав и кустарников с высотой растений более и менее 15 см мы рассматривали отдельно. Расчеты статистических параметров проводили с использованием программы Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа фактических данных представлены на рисунке и в табл. 1–4. На рисунке, *a* и в табл. 1 и 4 показано соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов, проективным покрытием доминантов и видовым богатством сообществ трав и кустарников с высотой растений более 15 см. Как видно из табл. 1, самым низким видовым богатством характеризуются сообщества субальпийских болот и долговснежных местообитаний, в том числе с доминированием *Rhododendron caucasicum*, высоким – субальпийских среднетравных лугов. При этом маловидовые сообщества характеризуются в среднем более высоким покрытием доминирующих видов, чем включающие в свой состав большее число видов.

Из табл. 4 видно, что корреляция между видовым богатством этих сообществ (N) и средней встречаемостью сопутствующих видов (F) положительна, статистически значима, но относительно невысока (N определя-



Соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов сосудистых растений, эпигейных мхов и лишайников (F) и видовым богатством их сообществ (N), *a* – сообщества сосудистых растений с высотой более 15 см, *б* – сосудистых растений с высотой менее 15 см, *в* – эпигейных мхов, *г* – эпигейных лишайников

ет варьирование F примерно на 10 %). Однако она существенно возрастает при исключении из анализа болотных сообществ, которые характеризуются более высокой средней встречаемостью видов по сравнению с маловидовыми ценозами других типов (см. рисунок, *a*, табл. 4).

На рисунке, *б* и в табл. 2 и 4 показано соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов, покрытием доминан-

Зависимость средней встречаемости сопутствующих видов растений (F) от видового богатства сообществ (N)

Сообщество	Фактор	n	R^2	r	p
Кустарниковые и травяные с высотой более 15 см:					
в целом	N	66	0,1026	0,320	<0,05
без болот	$\ln N$	56	0,480	0,693	<0,001
Травяные с высотой менее 15 см:					
в целом	$\ln N$	109	0,428	0,654	<0,001
без осыпей	N	61	0,008	0,091	–
Мхов	$\ln N$	68	0,237	0,487	<0,001
Лишайников	$\ln N$	72	0,405	0,636	<0,001

П р и м е ч а н и е. n – число площадок; R^2 – коэффициент детерминации; r – коэффициент корреляции Пирсона; p – уровень достоверности.

тов и видовым богатством низкотравных травяных фитоценозов (с высотой травостоя менее 15 см). Как видно из табл. 2, самым низким видовым богатством характеризуются открытые сообщества подвижных осыпей, средним – мало- и многоснежных местообитаний (пустоши и ковры), самым высоким – альпийских лугов. Из этой же таблицы следует, что наиболее низким проективным покрытием характеризуются доминирующие виды осыпных сообществ, наиболее высоким – пустошей, средним – существенно отличающихся по видовому богатству сообществ лугов и ковров. Как следует из рисунка, б и табл. 4, если рассматривать все данные по этим сообществам, то связь между видовым богатством ($\ln N$) и средней встречаемостью сопутствующих видов (F) положительна; если учитывать только сомкнутые сообщества – отсутствует.

В табл. 3 показано соотношение между встречаемостью наиболее обильных видов, средней встречаемостью сопутствующих видов и видовым богатством в группировках эпигейных мхов. Как видно, группировки мхов, сформированные на разных типах местообитаний, характеризуются близкими средними и предельными значениями этих параметров. То есть на каждом из них встречаются группировки как с низким, так и с высоким видовым богатством. При этом, как следует из рисунка, в и табл. 4, в группировках эпигейных мхов между видовым богатством ($\ln N$) и средней встречаемостью со-

путствующих видов (F) наблюдается положительная зависимость. Таким образом, маловидовые группировки характеризуются в среднем более низкой встречаемостью видов, чем многовидовые.

На рисунке, г и в табл. 3 и 4 показано соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов, встречаемостью наиболее обильных видов и видовым богатством группировок эпигейных лишайников. Как видно из табл. 3, низким видовым богатством характеризуются группировки долгоснежных местообитаний и субальпийских среднетравных лугов, средним и высоким – альпийских низкотравных лугов и пустошей. При этом маловидовые группировки лишайников характеризуются в среднем более низкими встречаемостью наиболее обильных видов и средней встречаемостью сопутствующих видов, чем группировки, включающие в свой состав большее число видов. Как следует из рисунка, г и табл. 4, между видовым богатством ($\ln N$) и средней встречаемостью сопутствующих видов (F) наблюдается положительная статистически значимая корреляция.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, результаты наших исследований показывают, что на экстремальных местообитаниях высокогорной зоны Северного Кавказа формируются растительные сообщества с низкой, а не с высокой встречае-

мостью сопутствующих видов. Можно выявить две возможные причины данного явления.

Во-первых, снижение качества среды (сокращение количества ресурсов, вегетационного периода, увеличение частоты нарушений и т. д.), может вести к снижению численности (проективного покрытия, встречаемости) всех видов и формированию открытых сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий, как, например, сообщества растений подвижных осыпей, мхов и лишайников.

Во-вторых, по мере ужесточения условий среды конкуренция между видами может не ослабевать, а, напротив, становиться более интенсивной и асимметричной. Конкурентные преимущества доминантов при этом усиливаются, их численность и проективное покрытие возрастают, а численность (встречаемость) других видов снижается. В результате на экстремальных местообитаниях формируются сомкнутые фитоценозы с высоким уровнем доминирования и низкой средней встречаемостью сопутствующих видов (например, сообщества долгоснежных местообитаний с доминированием *Rhododendron caucasicum*, *Geranium gymnocaulon* DC или *Alchemilla retinervis* Buser).

В пользу правомерности второго предположения свидетельствует тот факт, что распределение численности видов в сообществах экстремальных местообитаний обычно хорошо соответствует геометрической модели [Уиттекер, 1980; Мэггаран, 1992; Кузнецова, 2009]. Она предполагает, что по мере снижения видового богатства ценозов виды первого ранга включают все большую долю их особей, а виды других рангов последовательно (от ранга к рангу) – все большую долю оставшихся особей. При этом плотность особей видов первого ранга возрастает, а других – напротив, снижается.

Особое место среди рассмотренных сообществ занимают фитоценозы субальпийских болот. Они характеризуются низким видовым богатством и относительно высокой средней встречаемостью сопутствующих видов, что является признаком присутствия ЭКП. Однако обратим внимание, что эти сообщества сформированы на специфических местообитаниях,

представлены в районе исследований небольшими по площади изолированными участками и в историческом прошлом имели более широкое распространение [Тумаджанов, 1962]. По мнению И. И. Тумаджанова, это пример редких для Кавказа реликтовых (угасающих) болотных образований, ранее широко распространенных на периферии древнего оледенения в низких поясах Северного Кавказа [Тумаджанов, 1962]. С позиции синтаксономии, эти сообщества представляют собой обедненные варианты ассоциаций северных эвтрофных болот класса *Scheuchzerio – Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) Тх. 1937 [Акатов, 1989; Onipchenko, 2002]. Поэтому можно предположить, что проявление в них ЭКП связано не столько с экстремальностью условий среды, сколько с перечисленными выше обстоятельствами, т. е. с особенностями истории и изоляцией.

Ранее сходные результаты получены нами на примере растительных сообществ антропогенных местообитаний и древесного яруса лесов Западного Кавказа [Акатов и др., 2013; Акатов, Чефранов, 2014]. В частности, они показали, что преобразование природных местообитаний в антропогенные привело к снижению видового богатства сообществ на небольших участках, но не вызвало широкого распространения ЭКП. Мы также выяснили, что маловидовые сообщества деревьев Западного Кавказа могут характеризоваться как высокой, так и низкой средней плотностью сопутствующих видов. Причем наибольшее число участков, характеризующихся повышенной плотностью популяций, выявлено в маловидовых верхнегорных и субальпийских сообществах, сформированных на экстремальных для лесной растительности местообитаниях, а также в более богатых видами ценозах с доминированием или участием *Quercus robur* L. и *Castanea sativa* Miller, распространенных, напротив, в благоприятных (теплых и влажных) условиях нижнегорья. Все эти сообщества считаются обедненными видами в результате исторических процессов [Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Галушко, 1976; Долуханов, 1980].

Таким образом, полученные результаты не подтверждают предположения, что экстремальные условия среды как природно-

го, так и антропогенного происхождения могут быть причиной ЭКП, по крайней мере, на небольших по размеру участках сообществ.

Авторы благодарны Г. П. Урбанавичюсу за помощь в определении лишайников. В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00204).

ЛИТЕРАТУРА

- Акатов В. В. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1989. № 7472-В89. 32 с.
- Акатов В. В., Акатова Т. В., Ескина Т. Г., Сазонец Н. М., Чефранов С. Г. Есть ли эффект компенсации плотностью в растительных сообществах антропогенных местообитаний? // Экология. 2013. № 6. С. 403–412 [Akaton V. V., Akatova T. V., Eskina T. G., Sazonets N. M., Chefranov S. G. Is there a density compensation effect in plant communities of anthropogenic habitats? // Russian Journal of Ecology. 2013. Vol. 44, N 6. P. 445–454].
- Акатов В. В., Акатова Т. В., Шадже А. Е. Видовое богатство древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием инородных видов // Там же. 2012. № 4. С. 276–283. [Akaton 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 // Ibid. 2012. Vol. 43, N 4. P. 294–301].
- Акатов В. В., Чефранов С. Г. Эффект компенсации плотностью в сообществах деревьев Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. 2014. Т. 75, № 1. С. 48–61.
- Галушко А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь: Изд-во СГУ, 1976. Вып. 1. С. 5–130.
- Долуханов А. Г. Колхидский подлесок. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 262 с.
- Ермолаева О. Ю. Петрофитные сообщества высокогорных известняковых массивов Западного Кавказа // Растительность России. СПб., 2007. № 10. С. 23–37.
- Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
- 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. Москва; София: Тов-во науч. изд. КМК – PENSOFT Pb1, 2009. С. 412–429.
- Малеев В. П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 61–144.
- Мэгаран Э. Экологическое разнообразие и его изменение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Пузаченко Ю. Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды: в 2 т. М.: Науч. мир, 2006. Т. 2. С. 306–377.
- Ратиани Н. К. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 236 с.
- Тумаджанов И. И. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 66–67.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Урбанавичюс Г. П. Список лишенофлоры России. СПб., 2010. 194 с.
- Чернов Ю. И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1221–1238.
- Carrascal L. M., Telleria O. L., Valido A. Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? // J. Biogeography. 1992. Vol. 19. P. 383–390.
- Case T. J. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in Gulf of California. Ecology. 1975. Vol. 56. P. 3–18.
- Crowell K. L. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ibid. 1962. Vol. 43. P. 75–88.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Checklist of mosses of east Europe and north Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.
- Latham R. E., Ricklefs R. E. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / eds R. E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago: Univ. Chicago Press, 1993. P. 294–315.
- MacArthur R. H., Diamond J. M., Karr J. R. Density compensation in island faunas // Ecology. 1972. Vol. 53. P. 330–342.
- Onipchenko V. G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zürich, 2002. 168 p.
- Qian H., Ricklefs R. E. Taxon richness and climate in Angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // Amer. Natur. 2004. Vol. 163, N 5. P. 773–779.
- Sara M., Morand S. Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands // Divers. Distrib. 2002. Vol. 8. P. 1–9.
- Stevens M. H. H., Petchey O. L., Smouse P. E. Stochastic relations between species richness and the variability

- of species composition // *Oikos*. 2003. Vol. 103. P. 479–488.
- Tilman D., Lehman C. L., Bristow C. E. Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? // *Am. Nat.* 1998. Vol. 151. P. 277–282.
- Tonn W. M. Density compensation in umbra-perca fish assemblages of Northern Wisconsin lakes // *Ecology*. 1985. Vol. 66. P. 415–429.
- Wright S. J. Density compensation in island avifaunas // *Oecologia*. 1980. Vol. 45. P. 385–389.

Is there a Density Compensation Effect in Plant Communities of Extreme Habitats?

V. V. AKATOV¹, T. V. AKATOVA², N. B. ESKIN²

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

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

The occurrence of density compensation effect (DCE) was estimated in areas of extreme habitats occupied by communities of vascular plants, mosses and lichens in the high mountain part of the North Caucasus. The density of species was estimated according to their frequency. The nature of the correlation between number and frequency of the species in the areas did not confirm the suggestion that extreme environmental conditions alone can be a reason for DCE, at least on local scale.

Key words: density compensation effect, communities, species frequency, species richness, extreme habitats, the North Caucasus.

