

Компенсационные реакции на снижение численности доминантов в древостоях Западного Кавказа

В. В. АКАТОВ

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

Статья поступила 20.10.2014

Принята к печати 21.01.2015

АННОТАЦИЯ

Анализируется реакция древостоев Западного Кавказа на возможное снижение численности доминирующих видов. Результаты показали, что в этом случае в древостоях следует ожидать роста численности сопутствующих видов, расширения ими спектра занятых местообитаний, появления новых видов (компенсационные процессы). Причем в древостоях одних типов можно ожидать существенного роста численности только одного из сопутствующих видов деревьев, преимущественно субдоминанта, в других – двух-трех, в третьих – большинства сопутствующих видов. Данные различия можно объяснить разным соотношением в ценозах видов деревьев с разной жизненной стратегией.

Ключевые слова: древостои, виды, доминанты, компенсационные процессы, видовое богатство, Западный Кавказ.

Наличие нарушений является необходимым условием существования лесных экосистем [Спурр, Барнес, 1984; Бигон и др., 1989; и др.], однако в последние десятилетия в большинстве регионов мира их интенсивность существенно возросла. Это связано с увеличением масштаба лесопользования, загрязнением среды, распространением адвентивных видов патогенных организмов (бактерий, грибов, насекомых). Способствуют этому и климатические изменения, которые воздействуют на древесные виды как путем снижения устойчивости деревьев к бактериальным и грибным заболеваниям, так и через другие компоненты экосистем, в частности популяции насекомых-фитофагов [Леонова, Огурева, 2006].

© Акатов В. В., 2015

Описаны многочисленные случаи, когда в результате воздействия этих факторов численность видов деревьев и степень их участия в древостоях кардинально менялись [Спурр, Барнес, 1984; Леонова, Огурева, 2006].

Проблема актуальна и для древостоев Западного Кавказа. Длительный период времени они эксплуатировались с целью получения древесины, а в последние десятилетия испытывают периодические масштабные усыхания, вызванные воздействием патогенных организмов. Например, усыхание дубовых насаждений за последние сто лет (возбудители – ряд видов грибов и бактерий), березы – в 50-е гг. прошлого века (возбуди-

тель – *Erwinia multivora* Scz.-Parf.), в 1935–1946 и 1960–1961 гг. – ели восточной в бассейне р. Большая Лаба (возбудитель не установлен), в 1960 г. – можжевельников (*Juniperus oxycedrus* L., *J. foetidissima* Wild и *J. excelsa* Bieb.) в районе Новороссийска и Анапы (возбудитель не установлен), пихты Нордмана – в 1957–1960 гг., а затем периодически вплоть до настоящего времени (возбудители из родов *Erwinia* и *Pseudomonas*), в последние десятилетия повсеместно – каштана съедобного (возбудитель – гриб *Endothia parasitica* (Murr.) And et And.) и ильмов (возбудитель – гриб *Graphium ulmi* Schw.) [Орлов, 1951; Щербин-Парфененко, 1963; Щербин-Парфененко и др., 1975; Черпаков, 1985; Грабенко, 2002]. Последние несколько лет наблюдается массовое усыхание *Buxus sempervirens* L., вызванное неустановленным возбудителем [Дворецкая, 2011]. В 2014 г. состояние древостоев этого вида стало катастрофическим из-за инвазии *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) (родина – Юго-Восточная Азия).

Ситуация может усугубиться в связи с изменением климата, подтверждение чему уже имеется в ряде опубликованных работ. Особую опасность для древесных видов региона может представлять рост частоты и увеличение продолжительности летних засух [Лурье, Панов, 2006; Животов, 2008]. В частности, высказывается мнение, что они могут снижать сопротивляемость ели восточной к поражению короедами [Долуханов, 1964], а пихты, бука, можжевельников и дубов – к патогенным бактериям и грибам [Щербин-Парфененко, 1963]. На снижение устойчивости древостоев Западного Кавказа к воздействию консументов в последние десятилетия обратил внимание Н. С. Мосейченко [2004].

Нередко, в том числе и в лесах Западного Кавказа, в результате антропогенных и биотических нарушений в первую очередь страдают доминирующие виды. Это может привести к существенной перестройке сообществ путем компенсационных реакций: роста численности других видов, расширения ими спектра занятых местообитаний, появления новых видов. В частности, множество фактов свидетельствует, что если нарушения воздействуют преимущественно на виды растений с высокой конкурентоспособностью, то это ведет к освобождению пространства

и ресурсов для остальных видов и росту видового разнообразия сообществ [Бигон и др., 1989]. Некоторые примеры компенсационных реакций на снижение участия в древостоях фоновых видов деревьев приведены в работе С. Г. Спурр и Б. В. Барнеса [1984]. Одним из них является фактическое исчезновение каштана в широколиственных лесах юга Аппалачей в результате заболевания, вызванного *Endothia parasitica*, что привело к существенному росту численности ряда других видов деревьев: дубов (преимущественно каштанового и красного), разных видов гикори, на некоторых участках – тюльпанного дерева. Резкое снижение численности американских вязов в равнинных лесах США из-за голландской болезни и некроза флоэмы в зависимости от региональных условий вызвало увеличение встречаемости разных видов: каркасов, клена сахарного, ясеня американского. В штате Висконсин снижение численности бука у западной границы его ареала (предположительно в связи с потеплением климата) привело к усилению позиций клена сахарного.

Возможен иной характер реакции сообществ на снижение численности доминантов. Так, многолетние эксперименты (6–13 лет) на фитоценозах альпийских лугов, пустошей и ковров Тебердинского заповедника (Западный Кавказ) показали, что удаление из них наиболее обильных видов ведет к снижению численности субдоминантов и к разнонаправленной реакции других сопутствующих видов растений [Aksenova et al., 2004; Cherednichenko, 2004]. В результате общая фитомасса ценозов на большинстве участков за период наблюдения не восстановилась, видовое богатство не изменилось. Предполагается, что слабое проявление компенсационных процессов в этих сообществах связано с низкой скоростью роста растений в суровых условиях существования, а также с наличием положительных взаимоотношений между доминантами и многими сопутствующими видами, в том числе наиболее обильными [Aksenova et al., 2004].

Таким образом, реакция видов на снижение численности доминантов может различаться в разных типах растительных сообществ, поэтому такие нарушения приводят к разным последствиям для биоразнообразия

и стабильности экосистем. Несмотря на это, изложенная проблема редко становится предметом специального анализа. В настоящей публикации она рассмотрена на примере наиболее распространенных древостоев Западного Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методы сбора фактического материала.

Сбор фактического материала осуществлялся с 2000 по 2014 г. в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Шахе, а также малых рек Черноморского бассейна (Шепси, Пшада, Вулан и др.), причем в значительной мере – в пределах особо охраняемых природных территорий различного статуса (Кавказский биосферный заповедник, Сочинский национальный парк, природный парк “Большой Тхач”, Майкопский ботанический заказник) на неудобных для рубок склонах и в водоохраных лесах. При описании древесного яруса лесов, расположенных на хозяйственно используемых территориях, выбирались участки с отсутствием признаков недавних рубок.

Для описания древостоев выбирали относительно однородные участки площадью около 1 га. В пределах каждого такого участка регулярным способом закладывались 10 пробных площадок размером 20 × 15 м. На каждой площадке производилась регистрация видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди и определялась их численность. Описания выполнялись в наиболее распространенных в регионе коренных (климаксовых) лесных сообществах: в субальпийском березовом криволесье (доминирующий вид – *Betula litwinowii* Doluch.), в верхнегорных и среднегорных пихтовых лесах (доминирующий вид – *Abies nordmanniana* (Steven) Spach), в нижнегорных лесах с доминированием *Fagus orientalis* Lipsky, *Quercus robur* L., *Q. petraea* L. ex Liebl. и *Pinus nigra* Arnold. Общее число описанных участков древесного яруса составило 77, соответственно, 770 площадок площадью 300 м².

Методы анализа фактического материала. Наиболее эффективным способом изучения последствий для сообществ удаления или снижения численности доминантов является полевой эксперимент [Aksenova et al., 2004;

Cherednichenko, 2004; и др.]. Однако он требует длительных наблюдений, и его трудно применить, если изменения необходимо оценить не только в локальном, но и в региональном масштабе. Полезную в этом отношении информацию можно получить путем изучения изменений в лесных фитоценозах, доминанты которых в прошлом пострадали из-за воздействия патогенных микроорганизмов или насекомых-фитофагов [Спурр, Барнес, 1984]. К сожалению, возможности данного подхода применительно к лесам Западного Кавказа ограничены, так как в публикациях, посвященных усыханию древостоев, отсутствуют данные о местах их локализации и исходном состоянии ценозов. Поэтому для решения поставленной задачи мы использовали косвенный метод исследования.

В его основу положено представление, что степень доминирования в сообществах определяется сочетанием многих факторов [Долуханов, 1964; Василевич, 1991; Pitman et al., 2001; Акатов, 2014; и др.], которые условно можно разделить на две группы. Первая включает факторы, определяющие различие в степени доминирования в сообществах разных типов, сформированных в разных условиях. Это эколого-биологические особенности доминирующих видов, число и конкурентные способности сопутствующих, эмергентность среды. Вторая – факторы, определяющие варьирование значений этого параметра в сообществах или на местообитаниях одного типа: случайные процессы поступления и приживаемости зачатков, природные и антропогенные нарушения. В частности, известно, что лесные ценозы редко достигают равновесия из-за локальных воздействий: ветровалов, выборочных рубок, повреждения насекомыми и копытными животными, поражения грибами, бактериями и т. д. Поэтому даже в пределах однородных местообитаний на небольших участках древостоев соотношение численности видов может быть различным [Долуханов, 1964; Спурр, Барнес, 1984; Черпаков, 1985; Василевич, 1991]. Это позволяет для каждого типа лесных сообществ сформировать две группы участков с относительно высоким и относительно низким участием в древостоях климаксовых доминантов (КД) и путем их сопо-

ставления оценить возможные последствия снижения численности этих видов.

Сопоставление древостоев с высоким и низким участием КД производилось с использованием следующих параметров: N – среднее число особей деревьев на участках 300 м^2 ; N_i – средняя численность конкретных видов деревьев на участках; D_1 – отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей (уровень доминирования, индекс Бергера – Паркера [Лебедева, Криволюцкий, 2002]); S – среднее число видов на участках, P – общее число видов в группах участков (размер видовой пула).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований представлены в табл. 1, 2 и на рис. 1–3. В табл. 1 приведены значения параметров, характеризующих дре-

востои с относительно высокой и низкой численностью КД. В табл. 2 – тенденции изменения численности и распространения видов деревьев в древостоях определенных типов при снижении численности КД. На рисунках показаны графики “ранг/число особей” для видов некоторых типов первичных древостоев, выбранных в качестве примера (ось абсцисс – ранг; ось ординат – среднее для группы участков число особей видов 1, 2, 3, ..., n -го рангов), и соответствующее им число особей в древостоях с низким участием КД.

Из табл. 1 видно, что за исключением *Quercus robur* все рассмотренные нами КД в пределах определенных типов сообществ на значительном числе участков достигают высокого участия в древостоях – 70–90 %. При этом на многих других участках, расположенных рядом, относительная численность су-

Т а б л и ц а 1

Характеристика древостоев Западного Кавказа с относительно высоким и низким участием климаксовых доминантов

№	Доминанты и субдоминанты (макросклон, м над. ур. м.)	n_2	N	N_i	D_1	S	P
1	<i>Betula litwinowii</i> (северный, 1700–2200)	16	31	28,1	0,91	2,6	5
		14	32,6	17,6	0,55	3,6	6
2	<i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (северный, южный, 1500–1900)	20	16,8	16	0,88	2,0	5
		20	31,9	11,8	0,24	3,5	5
3	<i>Abies nordmanniana</i> , <i>Fagus orientalis</i> (северный, 1000–1500)	24	20,3	16,3	0,77	2,5	8
		24	13,3	3,2	0,24	2,5	8
4	<i>Fagus orientalis</i> , <i>Carpinus betulus</i> (северный, 350–600)	20	14,3	13,1	0,92	1,8	11
		20	14,7	7,5	0,51	2,7	13
5	<i>Fagus orientalis</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Castanea sativa</i> , <i>Quercus petraea</i> (южный, 100–1000)	18	19,4	13,2	0,67	3,7	8
		20	17,4	1,7	0,1	3,9	10
6	<i>Quercus robur</i> , <i>Carpinus betulus</i> (северный, 100–300)	49	23,4	13,0	0,56	4,2	13
		50	23,2	6,8	0,29	4,6	12
7	<i>Quercus petraea</i> (северный, 350–650)	31	20,6	17,9	0,85	2,6	8
		31	18,6	8,9	0,47	4,8	12
8	<i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>C. orientalis</i> (южный, 50–350)	28	24,9	19,4	0,82	2,8	7
		27	28,6	10,7	0,35	4,0	12
9	<i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (южный, 50–350)	41	22,6	18,5	0,85	2,4	10
		38	42,8	8,5	0,20	3,2	12
10	<i>Pinus nigra</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Q. pubescens</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (южный, 30–300)	20	19,9	17,7	0,82	2,3	8
		20	24,4	11,7	0,48	4,2	9

П р и м е ч а н и е. № – номер типа сообщества; n_1 – общее число описанных пробных площадок 300 м^2 ; n_2 – число площадок с относительно высоким (сверху) и низким (снизу) участием в древостоях климаксового доминанта; N – среднее число особей деревьев на 300 м^2 ; N_i – средняя численность климаксовых доминантов на 300 м^2 ; D_1 – отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей; S – среднее число видов на 300 м^2 в древостоях с относительно высоким (сверху) и низким (снизу) участием климаксового доминанта; P – общее число видов в древостоях с относительно высоким (сверху) и низким (снизу) участием климаксового доминанта.

Тенденции изменения участия видов в древостоях Западного Кавказа при снижении численности климаксовых доминантов

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Betula litwinowii</i>	-11	0,46								
<i>Abies nordmanniana</i>	0,43	-4,18	-13		0,15					
<i>Fagus orientalis</i>	1,04	12,8	6,17	-5,6	-12	-0,02	0,74	-0,46		
<i>Alnus glutinosa</i>			0,04	0,11	0,25					
<i>Quercus robur</i>						-6,22	0,26			
<i>Quercus petraea</i>				0,03	1,43		-9,03	-9,02	-10	3,55
<i>Pinus nigra</i>										-6,05
<i>Carpinus betulus</i>			-0,1	4,82	5,39	5,45	1,32	9,52	-0,04	
<i>Ulmus glabra</i>			0,04	0,03		-0,95	1	0,22	0,13	-0,15
<i>Acer laetum</i>			-0,1	0,07	-0,2	0,56	0,42	0,12	-0,09	1,1
<i>Tilia begonifolia</i>				0,12		0,21	0,16	0,07	0,22	
<i>Fraxinus excelsior</i>				0,23		0,21	0,84	0,33	0	0,2
<i>Sorbus torminalis</i>				0,01	-0,1	0,68	0,45	0,22	-0,57	1,85
<i>Acer campestre</i>				0,4		0,43	0,52	0,33	1,06	
<i>Pyrus caucasica</i>				0,03	0,25	-0,13	0,97	0,11		
<i>Prunus cerasus</i>				0	-0,1	0	0,32	-0,14	0,11	-0,05
<i>Acer trautevetteri</i>	4,17	0,23	0							
<i>Salix caprea</i>	1,67									
<i>Sorbus aucuparia</i>	4,82	0,64								
<i>Acer platanoides</i>			0	0,14						
<i>Acer pseudoplatanus</i>			0,04		0,03					
<i>Castanea sativa</i>					2,38					
<i>Ulmus minor</i>						-0,33				0,1
<i>Acer tataricum</i>						-0,07				
<i>Carpinus orientalis</i>								3,42	29,3	2,3
<i>Quercus pubescens</i>								0,04	0,08	1,65
<i>Pinus brutia</i>										-0,05

П р и м е ч а н и е. № – номер типа сообщества (см. в табл. 1). Значения в поле таблицы соответствуют разнице в средней численности видов (числа стволов с диаметром более 6 см на высоте груди) на участках древостоя 300 м² с высоким и низким участием КД. Положительные значения означают рост численности видов; отрицательные – снижение. Цифры, выделенные курсивом, означают появление вида в древостоях определенного типа; цифры, выделенные жирным – исчезновение.

щественно ниже (на 35–55 %). Сопоставление этих участков показывает, что в ответ на снижение численности КД и, соответственно, высвобождение некоторого пространства и ресурсов предполагается существенный рост численности некоторых сопутствующих видов, причем этот процесс имеет особенности в разных типах сообществ (см. табл. 1, 2; рис. 1–3). Так, в пяти из них можно ожидать, что рост численности одного из сопутствующих видов будет значительно выше, чем других. В верхнегорных и среднегорных пихтарниках это *Fagus orientalis*, в нижнегорных лесах с доминированием *Fagus orientalis* и *Quercus robur* – *Carpinus betulus* L., в лесах южного макросклона крайней западной части Кавказского хребта с домини-

рованием *Quercus petraea* – *Carpinus orientalis* Miller. (см. табл. 2; рис. 1).

Еще в трех типах сообществ в ответ на снижение численности КД можно ожидать существенного роста численности двух-четырех сопутствующих видов деревьев. Так, в нижнегорных лесах южного макросклона с доминированием *Fagus orientalis* это *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* и *Castanea sativa* Miller.; с доминированием *Quercus petraea* – *Carpinus betulus* и *C. orientalis* (грабинник); *Pinus nigra* – *Quercus petraea*, *Q. pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* и *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (см. табл. 2, рис. 2). В древостоях с доминированием *Betula litwinowii* и *Quercus petraea* (северный макросклон) в случае снижения их численности предполагается неко-

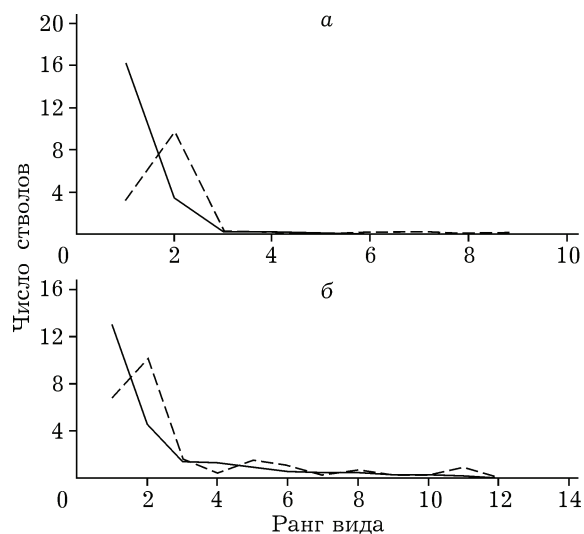


Рис. 1. Изменение участия видов в древостоях с доминированием *Abies nordmanniana* (см. табл. 1, № 3) (а) и *Quercus robur* (№ 6) (б) при снижении их численности.

Сплошная линия – средняя численность видов определенных рангов в древостоях с относительно высокой численностью КД; пунктирная линия – средняя численность соответствующих видов в древостоях с относительно низкой численностью КД

торый рост численности большинства сопутствующих видов (см. табл. 2; рис. 3).

В ряде случаев на снижение численности КД более активно реагируют виды второго ранга. Наиболее часто это *Carpinus betulus*. Благодаря быстрому росту, обильному плодоношению и мощному побегообразованию

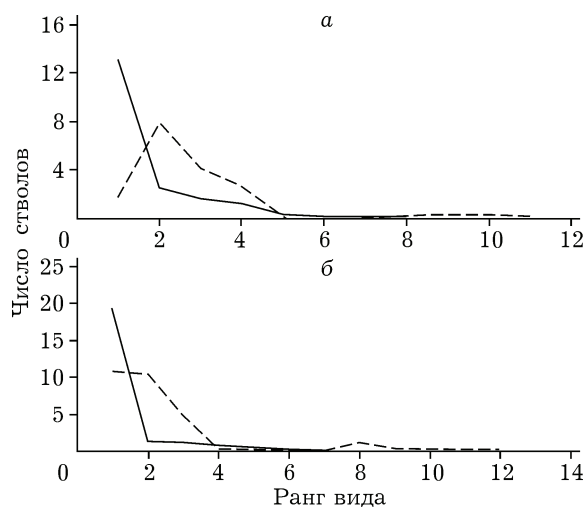


Рис. 2. Изменение участия видов в древостоях с доминированием *Fagus orientalis* (см. табл. 1, № 5) (а) и *Quercus petraea* (№ 8) (б) при снижении их численности

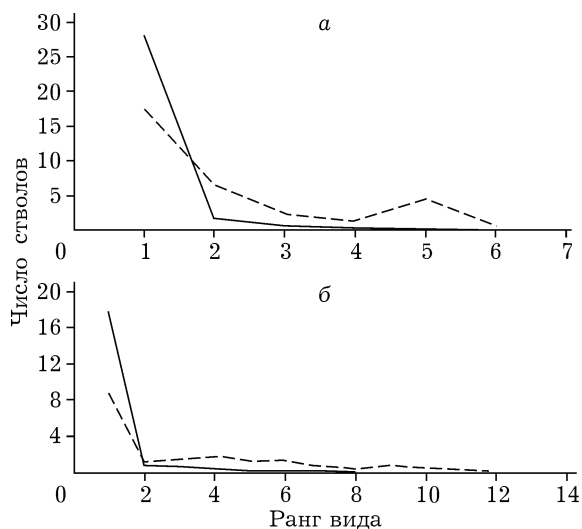


Рис. 3. Изменение участия видов в древостоях с доминированием *Betula litwinowii* (см. табл. 1, № 1) (а) и *Quercus petraea* (№ 7) (б) при снижении их численности

вид обладает высокой способностью к возобновлению после нарушений [Грудзинская, 1953; Елагин, 1953].

Из табл. 2 также видно, что снижение численности КД в древостоях у значительного числа видов приведет к расширению спектра занятых ими местообитаний. В результате в видовом пуле большинства ценозов появятся один-три новых вида (см. табл. 1, 2). Однако, как показали расчеты, роль новых видов в компенсационных процессах относительно невысока – преимущественно менее 5%. Исключение составляют древостои северного макросклона с доминированием *Quercus petraea*, где она достигает 26%.

Виды деревьев Западного Кавказа условно можно разделить на две группы. Первая включает несколько видов, которые в ответ на снижение доли КД в древостоях способны к значительному увеличению численности. В первую очередь, это *Fagus orientalis* в пихтарниках, *Carpinus orientalis* в ценозах с доминированием дуба скального и *C. betulus* в древостоях разных типов. Вторая группа – более многочисленная: *Acer laetum*, *Tilia begoniifolia* Steven, *Fraxinus excelsior* L., *Prunus cerasus* L., *Ulmus glabra* Hudson, *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Acer tataricum* L. и др. (см. табл. 2). Участие этих видов в древостоях при снижении численности КД изменяется несущественно.

Различия в проявлении компенсационных процессов в древостоях разных типов, вероятно, в определенной степени объясняется соотношением в них видов с разной жизненной стратегией [Grime, 1977] или типом поведения [Евстигнеев, 2010]. Так, в соответствии с О. И. Евстигнеевым [2010], в рассматриваемых нами сообществах КД являются конкурентными (С-стратегии: дубы), толерантно-конкурентными (С-S-стратегии: бук и, по видимому, пихта), реактивно-конкурентными (С-R-стратегии: сосна) и реактивными (R-стратегии: береза) видами. Последние два вида (*Pinus nigra* и *Betula litwinowii*) доминируют в относительно постоянных сообществах экстремальных условий, остальные – на более влажных, теплых и плодородных местообитаниях. При снижении участия в древостоях КД можно ожидать значительного роста численности видов с признаками тех же стратегий (бук, граб, грабинник) и слабой реакции S-стратегов (виды второй группы: липа, ильм, клены и др.).

Древостои верхнегорных и среднегорных пихтарников, нижнегорных лесов северного макросклона с доминированием *Fagus orientalis* и *Quercus robur*, а также лесов южного макросклона крайней западной части Кавказского хребта с доминированием *Quercus petraea* включают всего два вида (доминирующий и один сопутствующий) с С-, С-S- или С-S-R-стратегиями и несколько видов с признаками S-стратегии. Соответственно, снижение участия КД в таких сообществах сопровождается ростом численности всего одного сопутствующего вида.

Древостои южного макросклона с доминированием бука включают большее число сопутствующих видов с признаками С- и R-стратегий (граб, каштан, дуб скальный), что не позволяет одному из них резко увеличить участие в древостоях при снижении численности КД. Похожая ситуация наблюдается в лесах с доминированием *Pinus nigra* (среди сопутствующих имеется ряд видов с признаками С- и R-стратегий: *Quercus petraea*, *Q. pubescens* и *Carpinus orientalis*), а также в древостоях южного макросклона с доминированием *Quercus petraea*, где одновременно присутствуют граб и грабинник.

В ценозах северного макросклона с доминированием *Quercus petraea* сопутствующие

виды с С-S-R- и С-S-стратегиями (граб и бук) находятся в пессимальных условиях (слишком сухо), что препятствует росту их численности при высвобождении ресурсов. При этом данные местообитания плохо подходят и для грабинника, предпочитающего сухие смытые почвы на карбонатных породах [Елагин, 1953]. В результате в ответ на снижение численности *Quercus petraea* можно ожидать некоторого роста численности ряда S-стратегов и появления новых видов с признаками R-стратегии: *Pyrus caucasica* Fed., *Ulmus glabra*, *Prunus cerasus*, *Populus tremula* L. Похожая ситуация наблюдается в субальпийских лесах с доминированием *Betula litwinowii*. Их древостои включают два конкурентных вида (бук и пихту), которые, однако, находятся на верхнем пределе своего распространения. Поэтому при снижении численности березы возрастает численность нескольких сопутствующих видов, преимущественно S- или R-стратегов: *Acer trautvetteri* Medw., *Sorbus aucuparia* L. и *Salix caprea* L.

Таким образом, характер компенсационных реакций в древостоях на снижение численности доминантов зависит от особенностей биологии и состояния сопутствующих видов, в том числе от тех из них, которые способны к росту численности при высвобождении пространства и ресурсов. При этом, как видно из табл. 1, независимо от характера этих реакций, в результате их проявления численность сопутствующих видов деревьев преимущественно не снижается; общая плотность древостоев в большинстве случаев восстанавливается; локальное видовое богатство ценозов преимущественно увеличивается (исключение: среднегорные пихтарники, букняки южного макросклона и сообщества с доминированием *Quercus robur*); в видовом пуле большинства ценозов появятся один-три новых вида.

Оценивая ожидаемые компенсационные процессы как достаточно полные, обратим внимание на наличие сложных и нередко облигатных консортивных связей между определенными видами деревьев и другими организмами. Так, по данным А. Г. Перезова [2011] среднегорные леса Западного Кавказа с доминированием или содоминированием пихты характеризуются более высоким видовым разнообразием и численностью птиц, чем расположенные на тех же высо-

тах, но с низким участием данного вида. Почками и молодыми побегами исключительно пихты питаются личинки редкого вида насекомых *Pleroneura dahlia* (Hartig, 1837) [Бибин, 2009]. Гниющие стволы этого вида являются основным или даже единственным местообитанием некоторых редких видов мохообразных (например, *Vixbaumia viridis* (DC.) Moung. et Nestl.) и грибов (*Hygrocybe swanetica* Singer, 1931, *Pluteus roseipes* Hohn.); корни и погребенная древесина – *Xerula melanotricha* Dorfelt, 1979 [Акатова, 2009; Кияшко, 2009]. Аналогичные связи имеются и у других видов деревьев. Поэтому снижение численности доминантов может оказаться критическим для многих видов организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вероятно, что в будущем в древостоях Западного Кавказа из-за климатических изменений и воздействия патогенных организмов произойдет существенное снижение численности ряда современных доминантов. Результаты нашего анализа показали, что реакция сообществ на это будет иметь преимущественно компенсационный характер. Она будет заключаться в росте численности сопутствующих видов и расширении ими спектра занятых местообитаний. При этом роль первого процесса будет более существенной, чем второго.

Компенсационные процессы будут иметь особенности в разных типах древостоев. Так, в некоторых из них в ответ на снижение численности КД можно ожидать существенного роста численности только одного из сопутствующих видов деревьев, преимущественно субдоминанта, в других – двух-четырех, в третьих – большинства сопутствующих видов.

Первый тип реакции наблюдается в древостоях, где среди сопутствующих видов присутствует только один вид с признаками *S*- и *R*-стратегий (бук, граб, каштан, грабинник), второй – два-три таких вида, третий – если сопутствующие виды представлены только *S*-стратегами (липа, ильм, клены и др.) или виды с признаками *S*- и *R*-стратегий находятся в пессимальных условиях. Таким образом, характер этих реакций можно прогнозировать на основе знаний о соот-

ношении в ценозах видов с разной жизненной стратегией.

Независимо от характера компенсационных процессов, в их результате общая плотность древостоев в большинстве случаев восстанавливается, локальное видовое богатство и размер видовой пулы преимущественно увеличиваются. Однако оценивая их полноту, следует учитывать сложные и нередко облигатные консортивные связи между определенными видами деревьев и другими организмами.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00204).

ЛИТЕРАТУРА

- Акатов В. В. Структура доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа: факторы и механизмы // Успехи совр. биол. 2014. Т. 134, № 3. С. 257–269.
- Акатова Т. В. Листостебельные мхи // Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике: тр. Кавказ. заповедника. Майкоп: Качество, 2009. Вып. 19. С. 164–170.
- Бибин А. Р. Перепончатокрылые. Ксилиды // Там же. С. 73.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Василевич В. И. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 12. С. 1674–1681.
- Грабенко Е. А. К вопросу о поражении бактериозами пихты Нордмана на Западном Кавказе // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития: сб. науч. тр. Брянск, 2002. Вып. 3. С. 16–18.
- Грудзинская И. А. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 5–187.
- Дворецкая Е. В. Вспышка заболеваемости самшита колхидского в Сочинском национальном парке // Экол. вестн. Сев. Кавказа. 2011. Т. 7, № 2. С. 45–50.
- Долуханов А. Г. Темнохвойные леса Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1964. 127 с.
- Евстигнеев О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Биосф. запов. “Брянский лес”, 2010. 48 с.
- Елагин И. Н. Дубовые леса крайней западной части северного склона Кавказского хребта // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 187–244.
- Животов А. Д. Динамика метеорологических параметров на территории Кавказского заповедника (1985–2005 гг.) // Труды Кавказского гос. природного биосферного заповедника. Майкоп: Качество, 2008. Вып. 18. С. 6–22.
- Кияшко А. А. Грибы-макромицеты // Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказ-

- ском заповеднике: тр. Кавказ. заповедника. Майкоп: Качество, 2009. Вып. 19. С. 170–181.
- Лебедева Н. В., Кривоуцкий Д. А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во науч. и учеб.-метод. центра, 2002. С. 8–76.
- Леонова Н. Б., Огуреева Г. Н. Лесная растительность умеренного пояса в условиях глобальных изменений окружающей среды // Преобразование естественных ландшафтов // Современные глобальные изменения природной среды: в 2 т. М.: Научный мир, 2006. Т. 2. С. 422–433.
- Лурье П. М., Панов В. Д. Изменение деятельности снежных лавин на северном склоне Большого Кавказа в связи с климатическими условиями // Экологический вестник научных центров ЧЭС. Приложение 1. 2006. С. 47–53.
- Мосейченко Н. С. Повышение биорезистентности насаждений на основе механизмов экологического разнообразия (на примере Краснодарского края): автореф. канд. дис. Воронежская гос. лесотехн. акад., 2004. 24 с.
- Орлов А. Я. Темнохвойные леса Северо-Западного Кавказа // М.; Л., 1951. С. 256.
- Перезовов А. Г. Изменение видового богатства и плотности населения насекомоядных птиц вдоль высотного градиента на Западном Кавказе // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 12. С. 1492–1501.
- Спурр С. Г., Барнес Б. В. Лесная экология. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с.
- Черпаков В. В. Патология основных лесообразователей и их сообществ // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике / под ред. Ю. Н. Куражковского. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1985. С. 64–80.
- Щербин-Парфененко А. Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбумиздат, 1963. 21–24.
- Щербин-Парфененко А. Л., Лигачев И. Н., Емельянова Н. Ф. Новая бактериальная болезнь бука и других пород // Фитопатогенные бактерии. Киев: Наук. думка, 1975. С. 285–288.
- Aksenova A. A., Onipchenko V. G., Blinnikov M. S. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Alpine lichen heaths // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / eds V. G. Onipchenko. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2004. P. 236–244.
- Cherednichenko O. V. Experimental study of plant relationships. Dominant removals. Removals in the Geranium gymnocaulon – Hedysarum caucasicum meadow // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / eds V.G. Onipchenko Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2004. P. 244–250.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. 1977. Vol. 111, N 982. P. 1169–1194.
- Pitman N. C. A., Terborgh J. W., Silman M. R., et al. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests // Ecology. 2001. Vol. 82. P. 2101–2117.

Compensation Reactions of Forest Stands in the Western Caucasus to the Reduction of Density of Dominants

V. V. AKATOV

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

The reaction of forest stands of the Western Caucasus to the possible reduction in the density of dominant species was estimated. The results showed that the increase in the number of accompanying tree species, growth of their habitats and appearance of new species (the compensation processes) should be expected. Moreover, in some types of forest stands the essential increase in the density of only one accompanying species – preferably, the subdominant – was predicted; in other types of forest stands – the increase in the density of two or three accompanying species; in yet other types of forest stands – the increase in the density of the majority of accompanying species. Such division can be explained by different proportion of the species with dissimilar life strategies in the forest stands.

Key words: forest stands, tree species, dominants, compensation processes, species richness, the Western Caucasus.