A photograph of a mountain valley. In the foreground, there are grey, rocky outcrops with some green vegetation. The middle ground shows a valley floor with a mix of brown earth and white snow patches. The background features steep, grey mountain slopes under a cloudy sky. The text is overlaid in the center of the image.

ВЛИЯНИЕ ДОМИНАНТОВ НА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

В.В. Акатов, Т.В. Акатова, Д.Ф. Афанасьев, Т.Г. Ескина,
Н.М. Сазонец, Е.Г. Сушкова, С.Г. Чефранов

Исследования выполнены при финансовой поддержке
РФФИ (гранты № 16-04-00228, 20-04-00364).

Воздействие доминантов на сопутствующие виды растительных сообществ может быть избирательным или неизбирательным [Powell et al., 2011, 2013; Акатов и др., 2017].

В случае, если доминанты сильнее воздействуют на широко распространенные виды (генералисты), то участки сообществ с высоким их участием должны сильнее отличаться между собой по видовому составу, чем участки с низкой степенью доминирования.

Если виды, характерные для определенных местообитаний (специалисты), менее устойчивы к этому фактору, то, наоборот, участки с высоким участием доминантов должны быть более сходны между собой.

Следствием неизбирательного воздействия доминантов на сопутствующие виды может стать снижение встречаемости многих из них. Это также может оказать влияние на степень дифференцированности растительного покрова. Особенно, если она оценивается на основе не всех видов, а только диагностических.

Мы рассмотрели этот вопрос на примере растительных сообществ разных типов с высоким и низким участием определенных доминантов (низких кустарников, трав, макроводорослей).

- **Район исследования** включал предгорье и горные массивы Западного Кавказа (бассейн реки Белая, 200–2000 м над ур. м.), а также прибрежные участки шельфа Черного моря и мелководные участки Таманского залива Азовского моря (глубины от 0.1 до 5 м).
- **Объекты:** семь сообществ с доминированием бурых водорослей *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata* (*Cystoseira sensu lato*) (макрофитобентос Черного моря), по шесть - с доминированием высших водных цветковых растений *Zostera noltei* и *Z. marina* (макрофитобентос Азовского моря) и *Solidago canadensis* (синантропные сообщества), по пять – с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (субальпийские луга), *Calamagrostis epigeios*, *Botriochloa ischaemum* (нижнегорные луга, синантропные сообщества), *Rubus caesius* и *Medicago falcata* (полуприродные и синантропные сообщества).

- В пределах каждого из участков сообществ было заложено по 25-30 площадок размером 0.5 x 0.5 м. С каждой площадки была отобрана проба надземной биомассы. Для каждой из них были определены: 1) вес сырой биомассы в целом (W), биомассы доминирующего вида (W_d) и сопутствующих видов (W_s); 2) степень доминирования ($D = W_d / W$); 3) число и состав сопутствующих видов.
- Для сообществ бурых водорослей и зостер показатель W_d отражал совместную биомассу *Ericaria bosphorica* и *Gongolaria barbata*, так же как *Zostera noltei* и *Z. marina* соответственно. Кроме того, поскольку доминанты макрофитобентоса могут оказывать как отрицательное (конкуренция), так и положительное (защита, субстрат) воздействие на другие виды, их участие в сообществах оценивалось через абсолютную (W_d), а не относительную (W_d / W) биомассу. Корковые виды водорослей в настоящем исследовании не учитывали.

- Из каждой серии проб с доминированием определенного вида мы отобрали 10 проб с наиболее низким участием доминанта (LD) и 10 проб – с наиболее высоким (HD). Таким образом, серии проб, отобранные на одном участке, ничем, кроме уровня доминирования не отличались. Данные по постоянству видов в группах проб биомассы с LD, отобранных с пяти-семи сообществ (участков) с доминированием определенного вида, были объединены в одну таблицу (инфраценотическую систему, ИЦС), так же, как и данные по постоянству видов в группах проб биомассы с HD.

Степень дифференцированности сообществ с низким (LD) и с высоким (HD) уровнем доминирования оценивали тремя способами:

- Первый – через число видов, которые можно рассматривать как диагностические (характерные) для определенных сообществ (групп проб). Чем выше число таких видов, тем выше степень дифференцированности ИЦС. Под диагностическими видами в данном исследовании мы понимали те, которые имели постоянство равное или выше 40% в группах проб, отобранных с одного участка (сообщества).
- Второй – сравнивая видовое сходство между группами проб с LD, так же как между группами проб с HD (использовался коэффициент Сьеренсена – K_s). Чем ниже значения этого коэффициента, тем выше дифференцированность ИЦС.
- Третий – путем визуального сравнения результатов PCA-ординации проб биомассы с LD и с HD, отобранных из сообществ с определенным доминантом.

- Статистическую значимость разницы между числом диагностических видов в ИЦС, сформированных из групп проб с LD, и ИЦС, сформированных из групп проб с HD, отобранных с того же участка, оценивали с использованием непараметрического критерия знаков – Z (в качестве положительного эффекта роста участия доминанта рассматривался переход вида в категорию диагностического; в качестве отрицательного – выход вида из этой категории).
- Для оценки значимости различия между значениями коэффициента видового сходства (K_s) для сообществ с LD и HD использовали непараметрический W -критерий Вилкоксона (Wilcoxon Rank Sum Test).
- PCA-ординацию проб биомассы проводили на основании данных по присутствию-отсутствию видов в пробах. Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета PAST 3.16 (Hammer, 2012).

- В таблицах и на рисунках, расположенных на следующих слайдах, показаны результаты исследований на примере сообществ с низким и высоким уровнем доминирования *Solidago canadensis* и *Rubus caesius*.
- Два участка с доминированием *Solidago canadensis* расположены на старых залежах, два – вдоль грунтовых дорог в пойменном лесу и еще два – вдоль опушек пойменного леса.
- Два участка с доминированием *Rubus caesius* расположены на вершине одного из отрогов лесистого хребта, два – на опушечных местообитаниях двух разных террас реки Белая, один – на старой залежи.

Постоянство видов на участках с высоким и низким уровнем доминирования *Solidago canadensis* (обведены значения постоянства диагностических видов)

Средний уровень доминирования	0.33	0.47	0.44	0.41	0.60	0.57	0.94	0.90	0.95	0.92	0.84	0.95
<i>Solidago canadensis</i>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Elytrigia repens</i>		100	100	100	100	100		100	10	100	90	90
<i>Erigeron annuus</i>	100	80	10	40		40	100	80	30	20		
<i>Poa angustifolia</i>	100	20	70	90	100	100	90	10	50	50	100	100
<i>Carex spicata</i>	70	80		60	80	40	40	50		10	70	50
<i>Carex michelii</i>	100	60	30	80	50		100	50	40	70	60	
<i>Vicia sepium</i>	40	50	50	80	20	50	10	10		40	20	
<i>Rubus caesius</i>	40	40	100		60		10	30	10		60	
<i>Cichorium intibus</i>	60	40	10	30		30	30	10				
<i>Trifolium repens</i>	40	40		30		30						20
<i>Prunella vulgaris</i>	70	90					10	50				
<i>Verbena officinalis</i>	60	60		10								
<i>Viola sp.</i>		70	40					50				
<i>Daucus carota</i>		100		90	50		10	20		20	10	
<i>Potentilla recta</i>		30	40	60	50	10	20	10	30	30	20	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	10		10	50	20	40	20		10	50	10	10
<i>Galium verum</i>					50	80					40	

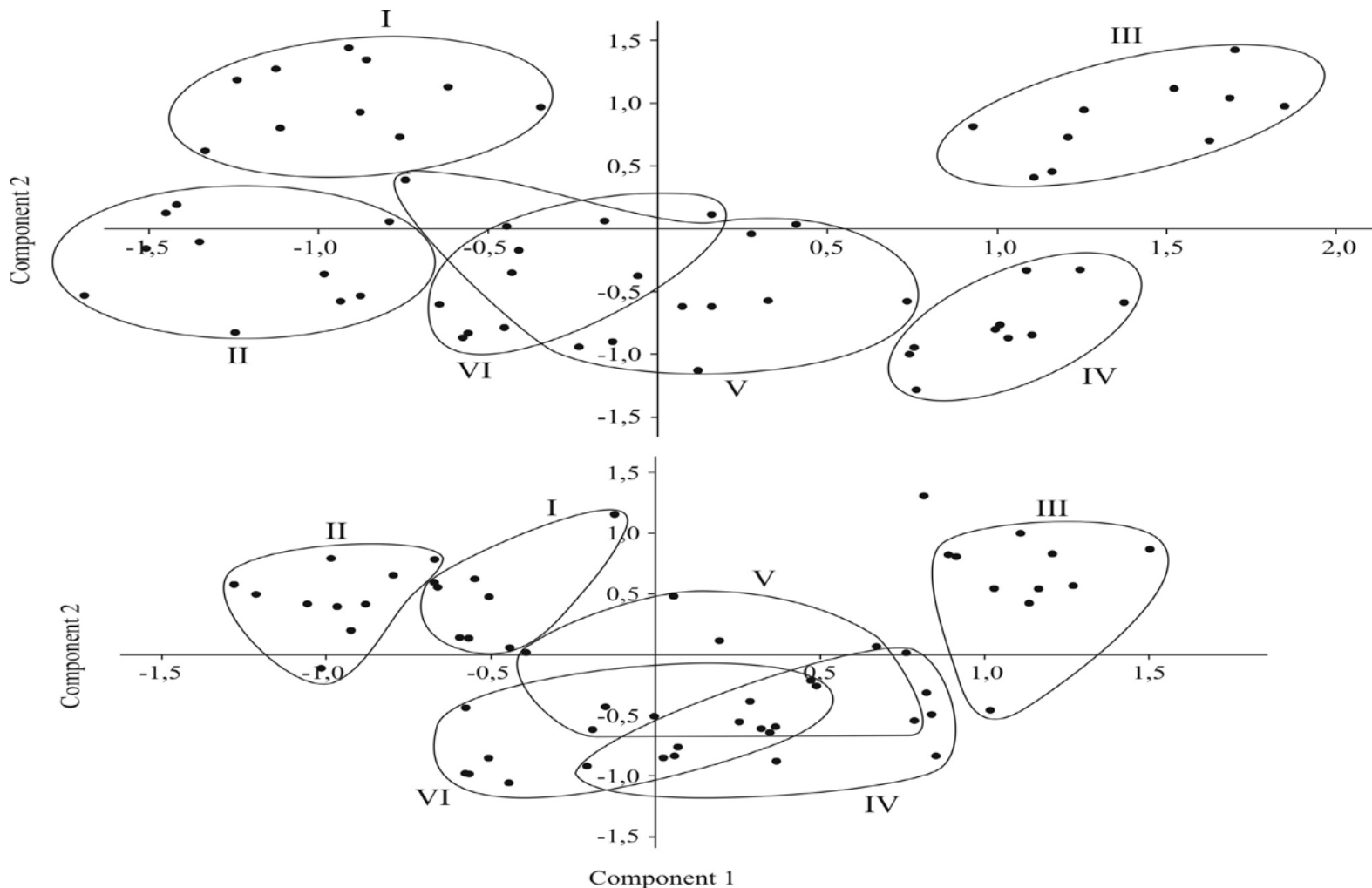
Продолжение таблицы

<i>Cynodon dactylon</i>				40					
<i>Salvia tesquicola</i>				70					
<i>Medicago falcata</i>				80					
<i>Inula germanica</i>				40	10			60	
<i>Equisetum telmateia</i>				80					
<i>Eringium campestre</i>					80				
<i>Fragaria viridis</i>					80			10	60
<i>Coronilla varia</i>					50				
<i>Glechoma hederacea</i>		20	10				50	30	
<i>Lathyrus tuberosus</i>	10		20					40	10

Значения коэффициентов видового сходства для сообществ с низким и высоким уровнем доминирования *Solydago canadensis* (значения выше среднего выделены желтым)

		HPD				
		1	2	3	4	5
LPD	1	0.51	0.4	0.48	0.3	0.38
LPD	2	0.63	0.47	0.57	0.36	0.29
LPD	3	0.44	0.59	0.53	0.46	0.34
LPD	4	0.59	0.59	0.55	0.44	0.47
LPD	5	0.5	0.44	0.45	0.52	0.54
LPD	6	0.3	0.22	0.27	0.36	0.39

Верхняя часть рисунка – ординация сообществ с низким уровнем доминирования *Solydago canadensis*, нижняя – с **ВЫСОКИМ.**



- Результаты показывают, что рост участия в фитоценозах *Solydago canadensis* ведет к тому, что одни виды перестают быть диагностическими, а другие, напротив, становятся ими. К первым относятся виды, имеющие в ИЦС с LD постоянство равное или выше чем 40% только на одном из участков. Многие из них на участках сообществ с HD имеют постоянство ниже этого значения. Ко вторым – виды, имеющие в ИЦС с LD постоянство $\geq 40\%$ на 2-3 участках.
- В результате этих процессов в ИЦС с низким и высоким уровнем доминирования *Solydago canadensis* число видов, которые можно рассматривать как диагностические, оказывается близким (8 и 10). При этом только два вида являются диагностическими для сообществ с LD и HD, расположенных на одних и тех же участках.

- Видовое сходство сообществ с низким и высоким уровнем доминирования *Solydago canadensis* в среднем примерно одинаково.
- Результаты PCA-ординации сообществ с низким и высоким уровнем доминирования *Solydago canadensis* показывают несколько более высокую степень дифференцированности первых, чем вторых.

Постоянство видов на участках с высоким и низким уровнем доминирования *Rubus caesius*

Средний уровень доминирования

	0.3	0.2	0.3	0.3	0.2		0.8	0.8	0.7	0.7	0.7
<i>Rubus caesius</i>	100	100	100	100	100		100	100	100	100	100
<i>Elytrigia repens</i>	100	50	100				100	20	100		20
<i>Poa angustifolia</i>	100	90	20	40			100		20	50	
<i>Erigeron annuus</i>	40	80	20	40	70					10	10
<i>Carex spicata</i>		10	40	40	50			40		40	10
<i>Carex hirta</i>		80	50	10	30			100	20	50	40
<i>Calamagrostis epigeios</i>	20	30		50	50		20			40	90
<i>Calystegia silvatica</i>	60		60				100		10		
<i>Potentilla reptans</i>			80	10	50				20		10
<i>Poa compressa</i>				50	100					30	100
<i>Viola odorata</i>				10	20					50	60

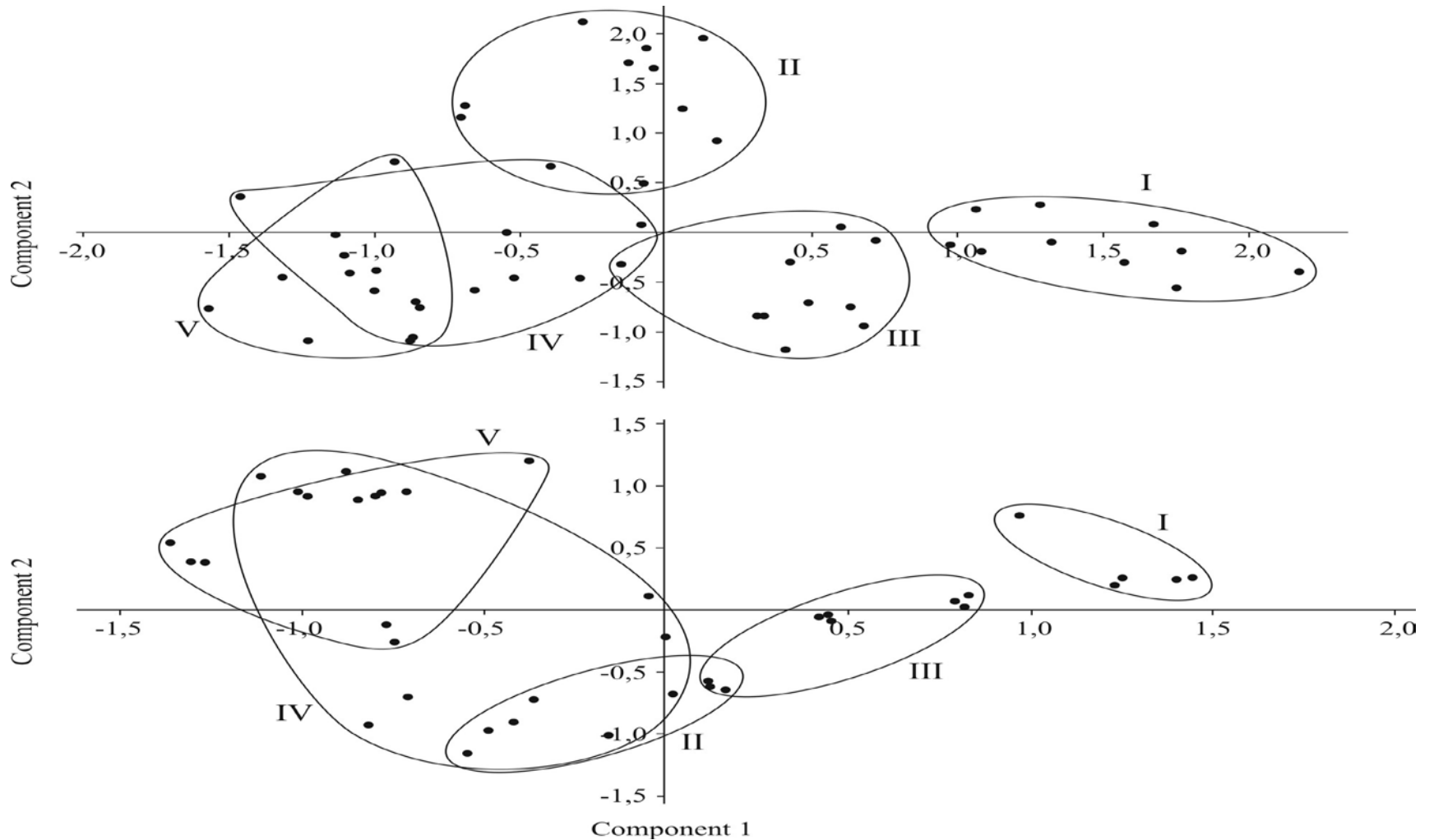
Продолжение таблицы

<i>Achillea millefolium</i>	40		20	30	
<i>Coronilla varia</i>	60				10
<i>Convolvulus arvensis</i>	90				
<i>Vicia villosa</i>	40	30			
<i>Cirsium incanum</i>	40				30
<i>Poa sp.</i>	60				
<i>Stellaria holostea</i>					60
<i>Trifolium repens</i>	80	10	30	30	
<i>Taraxacum officinale</i>	80		10	20	
<i>Picris hieracioides</i>	50				40
<i>Plantago intermedia</i>	60				
<i>Festuca orientalis</i>	40				
<i>Glechóma hederácea</i>		40			30
<i>Agrimónia eupatória</i>	10	60	10	10	10
<i>Potentilla argentea</i>			10	40	
<i>Sanguisorba minor</i>			20	40	10

Значения коэффициентов видового сходства для сообществ с низким и высоким уровнем доминирования *Rubus caesius* (значения выше среднего выделены жирным)

	HPD	HPD	HPD	HPD	HPD	
		1	2	3	4	5
LPD	1		0.15	0.24	0.15	0.17
LPD	2	0.23		0.2	0.19	0.33
LPD	3	0.22	0.34		0.12	0.2
LPD	4	0.2	0.39	0.36		0.71
LPD	5	0.17	0.36	0.33	0.81	

Верхняя часть рисунка – ординация сообществ с низким уровнем доминирования *Rubus caesius*, нижняя – с высоким



- Для ИЦС с низким уровнем доминирования *Rubus caesius* можно выделить 15 видов, которые можно рассматривать как диагностические для тех или иных участков сообществ. Для групп проб с высоким уровнем доминирования этого вида можно выделить только три диагностических вида. Причем, только один из них является одновременно диагностическим и для сообщества с LD с того же участка.
- Видовое сходство сообществ с низким уровнем доминирования *Rubus caesius* в среднем несколько выше, чем с высоким.
- При этом, результаты PCA-ординации сообществ с LD и с HD показывают несколько более высокую дифференциацию первых, чем вторых.

В следующих двух таблицах представлены результаты по всем изученным участкам сообществ. В первой из них показано **число диагностических видов в сообществах (группах проб биомассы) с низким и высоким участием доминантов.**

Сообщества с доминированием:	n	dS_L	dS_H	dS_S	dS_S/dS_H
<i>Botriochloa ischaetum</i>	5	33	25	12	48%
<i>Rubus caesius</i>	5	15	3*	1	33%
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5	28	14*	8	50%
<i>Medicago falcata</i>	5	23	10*	5	50%
<i>Calamagrostis epigeios</i>	5	20	7*	5	71%
<i>Solidago canadensis</i>	6	8	10	2	20%
<i>Zostera noltei</i> + <i>Z. marina</i>	5	6	4	1	25%
<i>Cystoseira crinita</i> + <i>C. barbata</i>	7	11	8	4	50%

Обозначения:

- n – число групп проб, отобранных с участков сообществ с доминированием определенного вида; dS_L и dS_H – число диагностических видов в сообществах с LD и HD, соответственно (* - разница является статистически значимой на уровне $P < 0.01$, Z-критерий); dS_S – число видов, которые дифференцируют одни и те же участки сообществ с LD и HD; dS_S/dS_H - доля таких видов от общего числа диагностических видов в сообществах с HD, %.

Среднее сходство видового состава групп проб (ИЦС) с низким и высоким участием доминирующих видов (с LD и HD).

W_f – фактические значения W -критерия Вилкоксона (Wilcoxon Rank Sum Test), * - значения W_f ниже критических на уровне $P < 0.01$.

ИЦС	n	LD		HD		W_f
		K_s (mean)	SE	K_s (mean)	SE	
с доминированием одного вида						
<i>Botriochloa ischaetum</i>	10	0.28	0.03	0.13	0.01	0*
<i>Rubus caesius</i>	10	0.342	0.06	0.248	0.05	3*
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	10	0.393	0.04	0.359	0.04	11
<i>Medicago falcata</i>	10	0.406	0.02	0.391	0.02	18
<i>Calamagrostis epigeios</i>	10	0.234	0.03	0.178	0.03	12
<i>Solidago canadensis</i>	15	0.43	0.02	0.46	0.03	44
<i>Zostera noltei</i> + <i>Z. marina</i>	15	0.522	0.03	0.556	0.04	27
<i>Cystoseira crinita</i> + <i>C. barbata</i>	21	0.578	0.03	0.584	0.03	97

Заключение

Наши результаты показали, что ИЦС, включающие сообщества с LD, характеризуются преимущественно более высокой степенью дифференцированности, чем ИЦС с HD, если ее оценивать на основе диагностических видов. Кроме того, группы проб с LD и HD, отобранные на одних и тех же участках сообществ, дифференцируются в значительной степени разными видами. Это может означать, что результаты классификации растительных сообществ, если она разрабатывается на основе эколого-флористического подхода, могут определяться, в том числе, степенью участия доминантов на описанных пробных участках.

A scenic mountain landscape featuring a prominent, craggy grey rock formation in the background. The sky is bright with scattered white clouds. In the foreground, there are lush green plants with thick, pointed leaves and clusters of brown, unopened flower buds. The overall scene is bright and natural.

Благодарю за внимание!