

УДК 581.5

DOI 10.36305/0201-7997-2019-149-7-16

**ВОЗДЕЙСТВИЕ ДОМИНАНТОВ НА ВИДОВОЕ И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ
РАЗНООБРАЗИЕ ТРАВЯНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ****Валерий Владимирович Акатов¹, Татьяна Владиславовна Акатова²,
Сергей Георгиевич Чефранов¹**¹Майкопский государственный технологический университет,
385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул. Первомайская, 191

e-mail: akatovmgti@mail.ru

e-mail: chefranov@pochta.ru

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник
им. Х.Г. Шапошникова,

385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул. Советская 187

e-mail: hookeria@mail.ru

Аннотация. Рассмотрены вопросы: 1. Как отличается структура доминирования в травяных сообществах с разными моделями организации? 2. Как связь между степенью доминирования и видовым богатством отличается в ценозах организованных разным способом? 3. Каковы причины этой связи в растительных сообществах данных типов? 4. Каковы региональные последствия воздействия доминантов на микроучастки травяных сообществ? Объектами исследования явились: 1) участки растительности, включающие сообщества определенного типа (низкогорных, субальпийских и альпийских лугов, субальпийских болот, альпийских ковров и пустошей, степей, пастбищ, прирусловых отмелей рек, вытопанных и рудеральных местообитаний, травяной ярус лесов и др.); 2) участки растительности, включающие сообщества разных типов. Видовое богатство и относительное участие видов оценивали на площадках 0,25 м², участие видов – через сырую фитомассу, ценотическое разнообразие участков растительности – путем выделения типов сообществ на основе комбинаций диагностических видов.

Ключевые слова: травяные сообщества; модели организации; инфраценотические системы; видовое богатство; бета-разнообразие; доминирование

Введение

Доминирующие виды являются одним из наиболее важных внутренних факторов, определяющих видовой состав, богатство, продуктивность и структуру растительных сообществ [7, 8, 15]. Поэтому рост их участия в растительном покрове в результате глобальных изменений среды, например потепления климата или эвтрофирования местообитаний, может негативно сказаться как на видовом, так и на ценотическом разнообразии регионов. Смена аборигенных доминантов на инородные может иметь для растительности те же последствия [15].

Высказано мнение, что в растительных сообществах степень доминирования, а также теснота и причины ее связи с видовым богатством могут зависеть от жизненной стратегии доминирующих видов и модели организации ценозов в целом: конкурентной – CSR, стресс-толерантной – S, рудеральной – R [8, 9, 10, 12, 24]. Однако оно не было подвергнуто широкой проверке. Поэтому представления об этом аспекте организации ценозов оставались неопределенными, особенно относительно преобладающих тенденций в растительном покрове. Целью нашей работы было восполнение этого пробела. Мы постарались ответить на ряд вопросов: 1. Как отличается структура доминирования в природных сообществах с разными моделями организации? 2. В какой мере теснота связи между степенью доминирования и видовым богатством определяется способом организации ценозов? 3. Каковы причины этой связи в

растительных сообществах данных типов? 4. Каковы региональные последствия локального воздействия доминантов на видовой состав и богатство сообществ?

Материал и методика

Мы рассмотрели эту проблему на основе анализа более 1500 проб фитомассы, собранных на Западном Кавказе и в Предкавказье (Краснодарский край, Республика Адыгея, Республика Карачаево-Черкесия, Ставропольский край; 30-2800 м над ур. моря) в пределах широкого спектра растительных сообществ: нижнегорных и высокогорных лугов (предположительно *CSR*-модель), альпийских ковров и пустошей, субальпийских болот, степей и травяного яруса лесов, пастбищ, старых газонов и вытопанных местообитаний (*S*- или *SR*-модели), промежуточных стадий первичных и вторичных сукцессий с доминированием как однолетних, так и многолетних видов (пустыри, полурудеральные сообщества) (предположительно *CSR*-модель), сообществ прирусловых отмелей и рудеральных местообитаний (на песке, гравии, глине, почве, строительном мусоре) с доминированием одно- и двулетников (*R*- или *RS*- модели).

Пробы были взяты на типичных участках сообществ в период максимального развития травостоя. Часть проб была отобрана регулярным способом в виде трансект, включающих 10-20 площадок по 0.25 м², другие – сплошным способом или сериями по 3-6 проб на участок. Пробы разбирали по видам и взвешивали.

Структуру доминирования оценивали через соотношение относительного участия (биомассы) видов первых двух-пяти рангов. С этой целью использовали показатели $D_1, D_2 \dots D_5$ и $K_1 (=D_1), K_2 \dots K_5$. Показатели D отражают соотношение между влажной биомассой вида того или иного ранга и общей влажной биомассой травостоя на 0.25 м². Величина D_1 рассматривается как степень доминирования (индекс Бергера-Паркера: [16], а разница между D_1 и D_2 может отражать общую структуру доминирования в сообществах. Строгих границ для определения ее типов не существует, однако условно, если эта разница превышает 50%, то доминанты называют абсолютными [8], а сообщества можно рассматривать как сверхдоминантные, если она составляет 15-50% – монодоминантные, менее 15% – олиго- или полидоминантные. Величина K показывает, какую часть оставшейся биомассы сообщества (после удаления из него биомассы видов более высокого ранга) составляет каждый вид в порядке снижения их участия в сообществе (увеличения ранга). Ценоотическое разнообразие участков растительности оценивали путем выделения типов сообществ на основе комбинаций диагностических видов.

Анализ данных выполнялся с использованием статистических методов (корреляционного, регрессионного и дисперсионного). Для решения конкретных задач разрабатывали специальные тесты и модельные ценозы, сформированные из видов, относительная значимость которых является случайным событием (нулевые модели). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2007, Statistica 6.0 и SPSS.

Основные результаты

1. Для того, чтобы ответить на первый вопрос, мы рассмотрели связь структуры доминирования, оцененной на основе показателей D_1 и $(D_1 - D_2)$, так же как $(K_1 - K_2)$, с продуктивностью на площадках 0.25 м² в растительных сообществах пятнадцати типов (альпийские, субальпийские и нижнегорные луга, альпийские ковры и пустоши, степи и др.), а также в двух группах сообществ. Первая группа объединяет сообщества преимущественно многолетних видов стабильных природных местообитаний (*CSR*- и *S*-модели), вторая – преимущественно малолетних видов часто нарушаемых местообитаний (*R*-модель). Результаты показали, что связь между значениями $D_1, (D_1 -$

D_2) и продуктивностью отсутствует как в случае, если рассматриваются сообщества определенных типов, так и их группы. Доминирующие виды в сообществах большинства типов природных и антропогенных местообитаний способны достигать как высокого (несколько менее или более 90%), так и относительно низкого участия. При этом в среднем наиболее высокой степенью доминирования (то есть преобладают сверх- и монодоминантные ценозы) характеризуются сообщества лугов, солончаков, травяного яруса лесов, пустырей, вытопанных местообитаний; более низкой – альпийских ковров, субальпийских болот, степей, старых газонов, прирусловых отмелей рек и рудеральных местообитаний (в равной степени представлены разные типы структуры доминирования); наиболее низкой – альпийских пустошей, пастбищ и лесных эфемероидов (преобладают олигодоминантные ценозы) [1, 3, 5].

Более определенным оказалось варьирование соотношения между значениями величины K для видов первого и второго рангов ($K_1 - K_2$). В травяных сообществах *CSR*-модели (лугов и залежей) значения K_1 в среднем оказались существенно выше, чем K_2 ; в *S*- и *R*-ценозах они в среднем оказались примерно одинаковыми. Сделано предположение, что величину ($K_1 - K_2$) можно рассматривать в качестве ценотического показателя степени выраженности у доминантов черт *C*-стратегии, а значит и в качестве критерия при отнесении растительных сообществ к *CSR*- модели. Использование данного подхода позволило уточнить ареалы *S*- и *CSR*-ценозов на градиенте продуктивности местообитаний и сделать вывод, что они существенно перекрываются [5].

2. Для того, чтобы ответить на второй вопрос, мы рассмотрели связь доминирования D_1 с видовым богатством S на площадках 0.25 м^2 в растительных сообществах перечисленных выше типов. Результаты показали, что в сообществах лугов и залежей (предположительно *CSR*-модель) она умеренная или сильная (значения коэффициента корреляции Спирмена превышают -0.6); в природных сообществах стабильных суровых местообитаний (*S*-модель) – слабая или умеренная; малолетних растений (первые стадии сукцессий, *R*- или *RS*-модели) – слабая. Сообщества пастбищ и вытопанных местообитаний характеризуются умеренной теснотой связи между этими параметрами, старых газонов – ее отсутствием [3].

Дополнительно была рассмотрена связь степени доминирования с видовым богатством в растительных сообществах с преобладанием определенных видов (то есть относящихся к одной формации). В качестве объекта выступили травяные сообщества 40 формаций. Из них сообщества девяти формаций были отнесены к *CSR*-модели, семнадцати – к *S*-, четырнадцати – к *R*- и *RS*-моделям. Умеренная или высокая (статистически значимая) корреляция между D_1 и S была выявлена преимущественно в формациях лугового типа (*CSR*-модель). Сообщества стабильных относительно суровых местообитаний (*S*-модель) характеризуются значительным варьированием ее уровня. Среди них статистически значимая корреляция между D_1 и S была выявлена только в двух из семнадцати формаций. В целом, чем выше продуктивность сообществ стабильных местообитаний, тем более тесной является связь между степенью доминирования и видовым богатством [4, 5]. Из четырнадцати формаций *R*- и *RS*-ценозов статистически значимая связь между D_1 и S была обнаружена в пяти, причем тесная только в двух. При этом теснота связи между D_1 и S в сообществах такого типа не зависит от их продуктивности.

3. Связь между доминированием и видовым богатством в растительных сообществах, если она имеет место, может быть обусловлена как биологическими, так и случайными процессами. Для того, чтобы определить ее причину в травяных сообществах разных типов, мы сопоставили их с модельными ценозами, сформированными из видов, относительное обилие которых является случайным

событием [6]. В качестве таких сообществ 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 ($\varphi = \alpha \cdot x^\beta$, где x – равномерно 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'), 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. Были сопоставлены характеристики, отражающие ценотические позиции доминирующих видов: 1) соотношение между относительной значимостью первого по рангу вида (доминанта) K_1 ($=D_1$) и нескольких других наиболее обильных видов ($K_2 \dots K_5$); 2) теснота связи между относительной значимостью доминанта K_1 , а также нескольких других видов наиболее высоких рангов ($K_2 \dots K_5$), с видовым богатством S . Мы предположили, что если по данным позициям модельные и реальные сообщества не демонстрируют существенных отличий, роль биологических процессов в определении связи между K_1 и S в реальных ценозах можно считать несущественной.

Результаты сравнения показали, что в сообществах *CSR*-модели относительная значимость доминантов K_1 ($=D_1$) и ее связь с видовым богатством S выражены в большей степени, чем в модельных ценозах (массивах случайных величин), а в сообществах остальных типов (*SR*- и *RS*-моделей) отклонения от модельных структур практически отсутствуют. Это может означать, что низкую и умеренную тесноту связи между степенью доминирования и видовым богатством в сообществах *CSR*-модели (лугов и пустырей), в отличие от *SR*- и *RS*-ценозов, нельзя объяснить только случайными процессами, и соответственно она обусловлена, в том числе, биологическими причинами, например, способностью *C*-доминантов вытеснять другие виды и/или трансформировать местообитания. Синантропные сообщества, испытывающие воздействие выпалывания, выпаса и частого скашивания по характеру структуры доминирования и ее связи с видовым богатством более близки к *S*-, чем *CSR*-модели организации [6].

4. Каковы возможные региональные последствия локального воздействия доминантов на видовое богатство сообществ? Можно предположить, что это должно зависеть от степени дифференцированности видов в отношении их устойчивости к такому воздействию (к прямому вытеснению, затенению, накоплению ветоши и т.д.) [2, 17, 18]. Если преимущества в этом отношении одних видов перед другими выражены хорошо, то рост степени доминирования на разных небольших участках сообществ будет сопровождаться исчезновением из них главным образом одних и тех же (менее устойчивых) видов растений (упорядоченное вымирание [12, 23], что приведет к снижению их числа на крупных участках (в актуальном видовом пуле). Если же такие преимущества выражены плохо, то рост численности доминантов приведет к исчезновению на разных участках главным образом разных видов (случайное вымирание), и это не окажет существенного влияния на региональное видовое богатство.

Так случайное или упорядоченное исчезновение видов наблюдается при росте степени доминирования? Для ответа на этот вопрос на ряде однородных участков сообществ с доминированием определенного вида было отобрано по 20-30 проб травостоя. Для каждой из серий проб определен характер и сила связи между D_1 и S . Серии проб, где корреляция между этими характеристиками оказалась статистически

незначимой, были исключены из анализа. В результате в качестве непосредственного объекта анализа были использованы данные по пятнадцати участкам сообществ (два – альпийские луга, два – нижнегорные луга, три – травяной ярус леса, два – залежь, три – значительно нарушенные участки пойменного леса, три – прирусловые отмели рек). На семи участках в качестве доминантов выступали аборигенные растения *Alchemilla retinervis* Buser, *Kobresia macrolepis* Meinsh., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Allium ursinum* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv. и *Setaria viridis* (L.) P.Beauv., на восьми – чужеродные *Solidago canadensis* L. (5 участков), *Duchesnea indica* (Andr.) Focke (2 участка), *Xanthium strumarium* L. (1 участок).

Для каждой серии реальных сообществ (проб) были сформированы серии модельных. Для этого использовался генератор случайных чисел с законом распределения, соответствующим фактическому распределению видов в сериях реальных ценозов (соотношению их встречаемости в пробах серии). Этим способом для каждого вида распределения было продуцировано множество вариантов модельных сообществ с разным числом значений (условно видов). Отбор модельных ценозов для каждой серии производился таким образом, чтобы соотношение видового богатства этих ценозов (числа значений) было таким же, как и у реальных проб соответствующих серий. Таким образом, серии модельных ценозов соответствовали сериям реальных одновременно и по характеру распределения видов, и по их количеству в ценозах. При этом в модельных сериях размер видового пула у всех участков ценозов, независимо от их видового богатства (соответственно, степени доминирования), был одним и тем же. То есть, каждый вид модельной серии, независимо от его встречаемости, имел шанс быть обнаруженным на любом ее участке.

Мы предположили, что в случае упорядоченного исчезновения видов в ответ на рост степени доминирования следует ожидать, что размер видового пула реальных сообществ с высокой степенью доминирования будет меньше, чем с низкой. В результате среднее видовое сходство участков реальных сообществ с высокой степенью доминирования будет выше, чем можно было бы ожидать при случайном распределении видов (то есть, чем сходство модельных ценозов с таким же числом видов). Проверка этого предположения заключалась в сопоставлении каждой серии реальных сообществ с тремя сериями модельных. Она показала, что низкое видовое богатство сообществ с высокой степенью доминирования на большинстве участков является результатом преимущественно случайного, а не упорядоченного исчезновения видов. Признаки избирательного исключения видов были обнаружены лишь на двух из пяти участков с доминированием *Solidago canadensis* и на одном из двух участков с доминированием *Duchesnea indica*. Это может означать, что в большинстве случаев на небольших участках сообществ с низкой степенью доминирования потенциально может произрастать столько же видов, сколько и на более крупных участках с высокой степенью доминирования.

В ранее опубликованных работах приводятся аргументы как в пользу, так и против точки зрения, что доминирующие виды способны оказывать влияние на видовое разнообразие крупных участков растительного покрова [11, 13, 17, 18, 21, 25]. Сделано предположение, что неоднозначность этих результатов может быть связана с разным способом воздействия тех или иных доминантов на сопутствующие виды растений. В одних случаях это выражается в сокращении ими пространства и ресурсов, в других – еще и в трансформации местообитаний. Доминантов, способных существенно изменять условия произрастания для других видов называют эдификаторами [9], в инвазионной экологии – «видами-трансформерами» [19]. Сделано предположение, что среди инвазивных видов растений «трансформеры» составляют около 10% [19]. Доля эдификаторов среди аборигенных доминантов травяных сообществ неизвестна. Кроме

того, результаты воздействия доминирующих видов на крупные участки растительных сообществ могут определяться не только особенностями их биологии (эдификаторными возможностями), но и уязвимостью к ним самих сообществ [13]. В частности, известно, что местные виды растений более устойчивы к воздействию аборигенных доминантов, чем чужеродных, поскольку имеют длительный период совместного существования [14, 20, 22].

Поскольку доминанты могут снижать встречаемость (постоянство) других видов, можно ожидать, что рост их участия в ценозах может изменить степень дифференциации участков растительности, если она оценивается путем выделения типов сообществ (фитоценозов) на основе комбинаций диагностических видов. Мы проверили это предположение на примере пяти участков растительного покрова (инфраценоотических систем – ИЦС), расположенных в предгорной и высокогорной зонах Западного Кавказа (бассейн р. Белая). Два участка включали сообщества с доминированием разных видов на местообитаниях разных типов (сообщества альпийского пояса и травяного яруса широколиственных лесов), два – с доминированием разных видов на местообитаниях одного типа (прирусловых отмелей и рудеральных местообитаний), один – сообщества, расположенные на местообитаниях разных типов, но с доминированием одного вида (*Solidago canadensis*).

На каждом участке в пределах сообществ с доминированием определенных видов или местообитаний определенных типов были отобраны серии проб биомассы, которые затем были разделены на две примерно равные группы с относительно высоким и низким участием доминирующих видов. На этой основе для каждого из пяти участков были разработаны два варианта классификационной схемы, отражающих характер дифференциации растительности при разном участии в ее формировании доминантов. Их сравнение показало, что рост степени доминирования ведет к снижению числа видов, которые можно рассматривать как диагностические, и упрощению ИЦС в целом (гомогенизации растительного покрова). В частности, сообщества с высокой степенью доминирования *S. canadensis*, расположенные на разных местообитаниях, практически не дифференцируются на типы на основе комбинаций диагностических видов, в отличие от ценозов с низким участием этого вида. При этом интересно отметить, что значения показателя бета-разнообразия Уиттекера ($\beta_w = \hat{S}/\alpha$, где $\hat{S}$ – общее число видов, зарегистрированных в системе, α – среднее число видов в пробе (Magguran, 1988) на трех из пяти участков оказались выше в варианте ИЦС с более высоким участием доминирующих видов. Этот факт согласуется с предположением о более значительном их воздействии на локальное (α), чем региональное ($\hat{S}$) видовое богатство [11, 17].

Выводы

1. Если структуру доминирования оценивать на основе величины D , то она варьирует в широких пределах и почти не связана с продуктивностью и степенью нарушенности местообитаний. Более определенным является варьирование соотношения между значениями величины K для видов первого и второго рангов. В CSR-ценозах, независимо от запаса их биомассы, значения K_1 в среднем существенно выше, чем K_2 ; в S-, SR- и R-ценозах, независимо от их биомассы – они в среднем примерно одинаковы. Сделано предположение, что величину $(K_1 - K_2)$ можно рассматривать в качестве ценотического показателя степени выраженности у доминантов черт C-стратегии, а значит и в качестве критерия при отнесении растительных сообществ к CSR- модели.

2. Сообщества относительно благоприятных местообитаний (лугов и старых залежей – CSR-модель) характеризуются умеренной и высокой теснотой связи между

степенью доминирования и видовым богатством на микроучастках, которую нельзя объяснить только случайными процессами. Сделано предположение, что она обусловлена, в том числе, и биологическими причинами.

3. Сообщества, испытывающие воздействие стрессовых факторов и/или частые нарушения (вытаптывание, выпас, а также недостаток тепла, воды, света и др. – *S*-, *SR*- и *R*-модели), характеризуются низкой или умеренной теснотой такой связи, которую вполне можно объяснить случайными процессами. Таким образом, наличие значимой связи между данными характеристиками на небольших участках этих сообществ не является достаточным основанием для вывода о существенной роли доминирующих видов в их формировании.

4. По-видимому низкое видовое богатство сообществ с высокой степенью доминирования является результатом преимущественно случайного, а не упорядоченного исчезновения видов. Это означает, что для растительных сообществ многих типов рост относительного участия доминантов может угрожать другим видам только в случае, если площадь этих сообществ существенно ограничена. Однако доминанты могут значительно снизить их численность и встречаемость, а, соответственно, сделать их более уязвимыми к воздействию других факторов, например, фитофагов, флуктуаций условий среды, фрагментации и т.д. Усиление позиции доминирующих видов в ценозах может иметь и другие негативные последствия для растительного покрова, например, рост степени его однородности (снижение ценотического разнообразия), если она оценивается путем выделения типов сообществ на основе комбинаций диагностических видов. Однако выводы относительно регионального воздействия доминантов на растительность сделаны на основе относительно небольшого числа объектов (доминирующих видов, участков сообществ, ИЦС) и могут рассматриваться только как предварительные.

Благодарности

Приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-00228).

Acknowledgements

The results of studies carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (grant No. 16-04-00228) are presented.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Акатов В.В., Акатова Т.В.* Уровень доминирования в травяных сообществах с разными моделями организации // Сборник научных трудов ГНБС. Ялта: Редакция научных изданий Никитского ботанического сада, 2016. Т. 143. С. 16-24.

2. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г.* Степень доминирования и видовое богатство в растительных сообществах с высокой и низкой интенсивностью межвидовой конкуренции // Журнал общей биологии. 2017. Т. 78. № 4. С. 52–64.

3. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г.* Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. 2018а. № 4. С. 264–274. DOI: 10.7868/S0367059718040030.

4. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г.* Связь между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью // Сибирский экологический журнал. 2018б. № 4. С. 397-410. DOI: 10.15372/SEJ20180402.

5.Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Растительные сообщества суровых и благоприятных местообитаний: особенности организации, структура доминирования и ее связь с видовым богатством // Журнал общей биологии. 2019а. Т. 80. № 2. С. 145–160. DOI: 10.1134/S0044459619020039.

6.Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г. Природа связи между степенью доминирования и видовым богатством в растительных сообществах разных типов: биологические или случайные процессы? // Экология. 2019б. № 5. С. 332 – 340. DOI: 10.1134/S0367059719040036

7.Василевич В.И. Проблема классификации растительности // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 9. С. 1201–1217.

8.Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.

9.Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.

10.Csergő A.M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? // PLoS ONE. 2013. Vol. 8(8). e73533. doi:10.1371.

11.Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. Progress in Physical Geography. 2009. Vol. 33. P. 319 – 338 . <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>

12.Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Natur. 1977. Vol. 111(982). P. 1169–1194.

13.Gross K., Cardinale B.J. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. P. 409–418. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00733.x>

14.Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 3393– 3403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>

15.Hejda M., Stajerova K., Pyšek P. Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than an native range? // J. Biogeogr. 2016. Vol. 44(1). P. 18–27.

16.Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology. 2008. Vol. 89(6). P. 1510–1520.

17.Magguran A. Ecological diversity and its measurement. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1988. 181 p.

18.Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // Am J Bot. 2011. Vol. 98(3). P. 539-548. DOI:10.3732/ajb.1000402.

19.Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // SCIENCE. 2013. Vol. 339. P. 316–318.

20.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.

21.Rejmánek M., Simberloff D. Comment. Origin matters // Environmental Conservation. 2017. Vol. 44(2). P. 97–99. DOI:10.1017/S0376892916000333

22.Rejmánek M., Stohlgren T.J. Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. Biol. Lett. 2015. Vol. 11. 20150402. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0402>.

23. Shah M.A., Callaway R.M., Shah T., Houseman G.R., Pa R.W., Wenbo L.S., Rosche C., Reshi Z.A., Khasa D.P., Chen S. *Conyza canadensis* suppresses plant diversity in its nonnative ranges but not at home: a transcontinental comparison. *New Phytologist*. 2014. Vol. 202. P. 1286–1296. DOI: 10.1111/nph.12733.

24. Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S. Extinction and ecosystem function in the marine benthos // *Science*. 2004. Vol. 306. P. 1177–1180. DOI: 10.1126/science.1103960

25. Stirling G., Wilsey B. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *Am. Nat.* 2001. Vol. 158. P. 286–300.

26. Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness. *Biol. Lett.* 2014. Vol. 10: 20130939. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0939>.

REFERENCES

1. Akatov V.V., Akatova T.V. The domination level in grassy communities with different organization models. *Works of Nikit. Botan. Gard.* 2016. 143: 16-24 [In Russian]

2. Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Degree of dominance and species richness in plant communities with high and low intensity of interspecies competition. *Biology Bulletin Reviews*. 2018. 8(5): 389–400. DOI: 10.1134/S207908641805002X. [In Russian]

3. 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. *Russian Journal of Ecology*. 2018. 49(4): 296–305. DOI: 10.1134/S1067413618040021. [In Russian]

4. 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. 11(4): 355–365. DOI: 10.1134/S1995425518040029. [In Russian]

5. Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Plant communities of harsh and favorable environments: peculiarities of the organization, dominant structure and its relation to species richness. *Jurnal obcheji biologii*. 2019. 80(2): 145–160. DOI: 10.1134/S0044459619020039 [In Russian]

6. Akatov V.V., Akatova T.V., Afanas'ev D.F., Sazonetsa N.M., Sushkova E.G., Chefranov S.G. The nature of correlation between the degree of dominance and species richness in plant communities of different types: are the processes biological or stochastic? *Russian Journal of Ecology*. 2019. 50(5): 332–341. DOI: 10.1134/S1067413619040039 [In Russian]

7. Vasilevich V.I. The problem of vegetation classification. *Botanical journal*. 2010. 95(9): 1201–1217. [In Russian]

8. Mirkin B.M., Naumova L.G. *The current state of the basic concepts of vegetation science*. Ufa: Academy of Sciences of the Republic of Bashkortostan, Gilem, 2012. 488 p. [In Russian]

9. Rabotnov T.A. *Phytocenology*. Moscow: Publishing House of Moscow State University, 1983. 296 p. [In Russian]

10. Csergő A.M., Demeter L., Turkington R. Declining diversity in abandoned grasslands of the Carpathian Mountains: do dominant species matter? *PLoS ONE*. 2013. 8(8): e73533. doi:10.1371.

11. Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*. 2009. 33: 319 – 338. DOI: 10.1177/0309133309341607.

12. *Grime J.P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.* 1977. 111(982): 1169–1194.

13. *Gross K., Cardinale B.J.* The functional consequences of random vs. ordered species extinctions. *Ecology Letters.* 2005. 8: 409–418. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00733.

14. *Hejda M., Pyšek P., Jarošík V.* Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities. *J. Ecol.* 2009. 97: 3393–3403. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01480.

15. *Hejda M., Stajerova K., Pyšek P.* Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than an native range? *J. Biogeogr.* 2016. 44(1): 18–27.

16. *Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W.* Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology.* 2008. 89(6): 1510–1520.

17. *Magguran A.* *Ecological diversity and its measurement.* Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1988. 181 p.

18. *Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M.* A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *Am J Bot.* 2011. 98(3): 539–548. DOI: 10.3732/ajb.1000402.

19. *Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M.* Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *SCIENCE.* 2013. 339: 316–318.

20. *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 (Eds.). Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013: 387–424.

21. *Rejmánek M., Simberloff D.* Comment. Origin matters. *Environmental Conservation.* 2017. 44(2): 97–99. DOI: 10.1017/S0376892916000333

22. *Rejmánek M., Stohlgren T.J.* Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. *Biol. Lett.* 2015. 11. 20150402. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0402.

23. *Shah M.A., Callaway R.M., Shah T., Houseman G.R., Pa R.W., Wenbo L.S., Rosche C., Reshi Z.A., Khaza D.P., Chen S.* *Conyza canadensis* suppresses plant diversity in its nonnative ranges but not at home: a transcontinental comparison. *New Phytologist.* 2014. 202: 1286–1296. DOI: 10.1111/nph.12733.

24. *Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S.* Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science.* 2004. 306: 1177–1180. DOI: 10.1126/science.1103960

25. *Stirling G., Wilsey B.* Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity // *Am. Nat.* 2001. 158: 286–300.

26. *Stohlgren T.J., Rejmánek M.* No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness. *Biol. Lett.* 2014. 10: 20130939. DOI: 10.1098/rsbl.2013.0939.

Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Impact of dominants on species and cenotic diversity of grass vegetation // Works of the State Nikit. Botan. Gard. 2019. Vol. 149. P. 7–16.

Abstract. Questions considered: 1. How is the structure of dominance in grass communities different with different models of organization? 2. How does the relationship between the degree of domination and species wealth differ in coenoses organized in different ways? 3. What are the reasons for this connection in the plant communities of these types? 4. What are the regional implications of the impact of dominants on the microsites of communities? The objects of research were: 1) communities of low mountain, subalpine and alpine meadows, steppes, subalpine swamps, alpine carpets and heathlands, grass tier of forests, pastures, river banks, trampled and ruderal habitats, and others; 2) areas of vegetation, including communities of different types. Species richness and relative abundance of species were estimated in plots 0.25 m². Abundance of the species was estimated through their fresh mass. The coenotic diversity of vegetation areas was assessed by identifying community types based on combinations of diagnostic species.

Key words: grass communities; organization models; infracenotic systems; species richness; beta diversity, dominance