

УДК 581.5

## УРОВЕНЬ ДОМИНИРОВАНИЯ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ С РАЗНЫМИ МОДЕЛЯМИ ОРГАНИЗАЦИИ

Валерий Владимирович Акатов<sup>1</sup>, Татьяна Владиславовна Акатова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Майкопский государственный технологический университет, г. Майкоп  
385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул. Первомайская, 191  
akatovmgti@mail.ru

<sup>2</sup>Кавказский государственный природный биосферный заповедник  
им. Х.Г. Шапошникова, г. Майкоп 385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул.  
Советская 187  
hookeria@mail.ru

Оценен уровень доминирования в травяных сообществах Западного Кавказа и Предкавказья с разными моделями организации. Объектами исследования явились низкогорные, среднегорные и субальпийские луга и крупнотравье (*C-S-R*-модель); сообщества степей, субальпийских болот, альпийских ковров и пустошей (*S*-модель); рудеральные сообщества (*R*-модель). Участие видов оценивали через сырую фитомассу на 0.25 м<sup>2</sup>. Результаты показали, что сообщества *C-S-R*-модели характеризуются в среднем более высоким уровнем доминирования, чем стресс-толерантные ценозы и более низким, чем рудеральные.

**Ключевые слова:** травяные сообщества, модели организации, видовое богатство, продуктивность, доминирование.

### Введение

Доминирующие виды оказывают значительное влияние на среду обитания, формирование продукции, видового богатства и консортивных связей в сообществах, скорость первичных и вторичных сукцессий. Большую часть XX века отечественные фитоценологи активно использовали доминанты для объединения сообществ в типы. В последние десятилетия при разработке классификации растительного покрова чаще используют другие признаки, но доминирующие виды не исключены из этого процесса. Их роль остается высокой при выделении многих синтаксонов, особенно маловидовых сообществ, в том числе экстремальных местообитаний [1, 2, 5]. Однако, несмотря на важность доминантов для растительных сообществ, представления о них остаются неполными. Это касается, в том числе, их участия в фитоценозах с разным способом (моделью) организации. При этом считается, что разная выраженность и устойчивость доминантов в сообществах, организованных разным способом, существенно осложняют построение классификационных схем [5].

Применительно к растительным сообществам наиболее известны два подхода к выделению моделей организации: Дж. Грайма и Б.М. Миркина [5, 12]. Так, Грайм выделил три типа местообитаний, на которых реализуются разные способы организации фитоценозов: 1) стабильные высокопродуктивные; 2) стабильные низкопродуктивные; 3) часто нарушаемые высокопродуктивные. В сообществах, сформированных на местообитаниях первого типа, доминируют многолетние конкурентно мощные виды, способные захватывать и удерживать пространство, но отрицательно реагирующие на нарушения (*C*-стратегии) – конкурентная модель. На местообитаниях второго типа доминируют многолетние виды, которые являются слабыми конкурентами, но более других устойчивы к воздействию абиотических (стрессовых) факторов (*S*-стратегии) – стресс-толерантная модель. Наконец, на часто нарушаемых местообитаниях доминируют преимущественно однолетники с высоким репродуктивным усилием, способные быстро

использовать освобождающееся пространство и ресурсы (*R*-стратегии). Такие сообщества структурируются, главным образом, процессами расселения видов – рудеральная модель. Отметим, что *C*-стратегии примерно соответствуют виолентам Л.Г. Раменского, *S*-стратегии – пациентам и *R*-стратегии – эксплорентам [5, 16].

Полимодельная концепция Б.М. Миркина является развитием системы Дж. Грайма. Она предполагает существование шести способов организации ценозов, различающихся по типу стратегии преобладающих видов [5]. В соответствии с ней, сообщества, характеризующиеся низкой интенсивностью взаимодействия между видами, относятся либо к абиотической *S*-модели (сообщества экстремальных условий), либо к *R*-модели (часто нарушаемые сообщества); с высокой интенсивностью таких взаимодействий – к *C-R*-модели (лесные сообщества), *C-R-S*-модели (послелесные луга), либо к биотической *S*-модели (сообщества верховых болот); со значительной ролью в их организации крупных животных фитофагов – к *G-B*-модели. В соответствии с обоими подходами, основные типы сообществ связаны множеством переходов [5,12].

Но насколько отличается уровень доминирования в растительных сообществах с разными моделями организации? Опубликованные данные не позволяют однозначно ответить на этот вопрос. В частности, считается, что уровень доминирования обычно выше в сообществах (как растений, так и животных) экстремальных (низкопродуктивных) и нестабильных местообитаний (*S*- и *R*-модели), чем благоприятных и стабильных (*C*-, *C-R*- и *C-R-S*-модели) [1, 4, 8, 11]. Так, по мнению В.И. Василевича [1], в зоне крайних условий существования растительности произрастает лишь весьма небольшой набор видов, что автоматически ограничивает число тех из них, которые способны достигать в данных условиях высокого обилия и доминировать. Поэтому в таких сообществах доля ресурсов, используемых наиболее успешным *S*-стратегом, обычно весьма значительна. В свою очередь, наиболее успешные *R*-стратегии, первыми занявшие освободившееся после нарушений пространство, могут очень быстро достигать высокого обилия, хотя и не способны удерживать доминирующую позицию долго [15].

С другой стороны, известно, что высокая продуктивность и стабильность местообитаний способствуют росту интенсивности межвидовой конкуренции и в результате снижению выравненности структуры обилия видов (evenness). Участки, где конкуренция достигает высокой интенсивности, могут быть почти полностью заняты наиболее успешным *C*-стратегом [5, 10, 14]. Напротив, сообщества, сформированные на участках со средней продуктивностью, умеренными нарушениями или находящиеся на средних стадиях восстановительных сукцессий (переходные модели), будут включать виды с разной жизненной стратегией, и ни один из них не будет иметь явных преимуществ перед другими [18].

Следует отметить, однако, что представление об отсутствии или слабой выраженности конкуренции в низкопродуктивных ценозах нередко оспаривается [см. обзор: 6]. Кроме того, независимо от интенсивности межвидовой конкуренции уровень доминирования будет не высоким, если сообщества сформированы экологически эквивалентными (симметричными) видами [9, 13]. В результате различие в уровне доминирования в сообществах, структурированных разным способом, может определяться не столько интенсивностью межвидовой конкуренции, сколько разной степенью выраженности ее асимметрии среди *C*-, *S*- и *R*- стратегов. Однако информация об этом очень ограничена. Известно также, что характер конкуренции может зависеть от типа ресурса. Например, конкуренция за минеральные ресурсы считается преимущественно симметричной, а за свет – асимметричной [17, 19]. Последнее предполагает, что уровень доминирования в высокопродуктивных сообществах должен быть в среднем выше, чем в низкопродуктивных.

Неопределенность теоретических представлений о возможном уровне доминирования в растительных сообществах, организованных разным способом, осложняется отсутствием необходимых фактических данных по этой проблеме. Применительно к травяным сообществам информация по участию доминантов в их формировании сводится главным образом к результатам глазомерной оценки проективного покрытия видов с использованием балльных шкал. Целью наших исследований явилось, по-возможности, восполнение этого пробела на основе более точных количественных данных. Мы постарались определить, как и насколько в среднем различается уровень доминирования на небольших участках фитоценозов различных типов с разными моделями организации. Относительную значимость доминирующих видов оценивали через фитомассу. По мнению Т.А. Работнова [7], этот показатель дает более точное представление о степени дифференциации участия видов в сообществах по сравнению с числом особей (или побегов), проективным покрытием или другими признаками.

### Материал и методика

Объектами исследований явились сомкнутые травяные фитоценозы природных (полуприродных) и антропогенных местообитаний различных районов и высотных поясов Западного Кавказа и Предкавказья: альпийские ковры и пустоши, субальпийские луга и болота, крупнотравные сообщества лесных полей, опушек и верхней границы леса, мезофитные и слабо остепненные луга низкогорного и среднегорного поясов, разнотравно-ковыльные и типчаково-ковыльные степи, сухие степи на солонцеватых почвах, рудеральные сообщества.

Фактический материал по рудеральным сообществам был собран в пределах города Майкопа и в его окрестностях (200 – 250 м над ур. м.). Данные по крупнотравным сообществам, лугам, субальпийским болотам, альпийским коврам и пустошам были собраны на хребтах и горных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, Мзымта (300 – 2800 м); по сообществам степей – на Ставропольской возвышенности, хребте Маркотх и в районе озера Маныч (200 – 700 м).

При определении модели организации природных сообществ мы руководствовались характером местообитаний, продуктивностью сообществ, а также представлениями относительно конкретных типов ценозов, изложенными в публикациях, касающихся данного вопроса. В соответствии с ними крупнотравные сообщества и сообщества лугов можно отнести к конкурентной (*C*- или *C-S-R*) модели. Доминанты этих сообществ характеризуются значительной биомассой и относительно низкой скоростью роста, что соответствует *C*-стратегии. Сопутствующие виды имеют черты *C*-, *S*- и *R*-стратегий [5, 7, 16]. Среди описанных нами растительных сообществ к стресс-толерантной (*S*) модели организации можно отнести низкотравные ценозы альпийских пустошей (сформированы на малоснежных местообитаниях) и коврах (на долгоснежных участках), субальпийских болот, степей, в том числе сухих на солонцеватых почвах. Все они испытывают стрессовое воздействие какого-то фактора: низких температур, короткого вегетационного периода, избытка или недостатка влаги [5, 7, 12, 16]. Сообщества недавно нарушенных антропогенных местообитаний можно отнести к рудеральному (*R*) типу [5, 7, 12].

В основу работы были положены пробы надземной фитомассы (укосы), отобранные на площадках 0.25 м<sup>2</sup>. Их отбирали в период цветения доминирующих видов и массового цветения сопутствующих видов. Площадки для отбора проб закладывали на наиболее типичных участках сообществ определенного типа преимущественно сериями по 3 – 10 штук. Причем в пределах этих участков площадки закладывали в местах с разным проективным покрытием доминирующих видов. Укосы разбирали по видам и взвешивали в сыром виде. Затем 1 – 3 наиболее типичные пробы из серии высушивали и взвешивали.

Сухой вес для остальных проб серии определяли на основе значений коэффициента усушки. Общее число проб, используемых в данной работе, составило 390. На основе собранного фактического материала были определены значения следующих показателей:  $W$  – общий сырой вес на  $0.25 \text{ м}^2$ ;  $W_d$  – общий сухой вес на  $0.25 \text{ м}^2$ ;  $W_1$  – сырой вес доминирующего вида;  $W_s$  – сырой вес каждого из сопутствующих видов;  $S$  – число видов растений на  $0.25 \text{ м}^2$ ;  $D = W_1/W$  – уровень доминирования (относительное участие вида первого ранга в формировании сообщества).

### Результаты

Результаты исследований представлены на рис. 1 и 2 и в табл. 1 – 3. Как следует из табл. 1, растительные сообщества всех типов характеризуются значительным числом доминирующих видов. Причем наибольшее их число было выявлено в сообществах крупнотравья, альпийских ковров и рудеральных местообитаний, характеризующихся разными моделями организации. Как видно из таблицы 2, сообщества  $C$ - $R$ - $S$ -модели организации ожидаемо характеризуются в среднем существенно более значительной фитомассой, чем  $S$ -ценозы, но несколько меньшей фитомассой, чем рудеральные сообщества. Причем, последние по этому признаку могут быть объединены в две группы: крупнотравные и среднетравные. Первые по продуктивности близки к природным крупнотравным сообществам, вторые – к среднетравным лугам. По видовому богатству изученные сообщества можно также объединить в две группы. Более высоким богатством характеризуются фитоценозы лугов, альпийских ковров, пустошей и степей (2 – 35 видов на  $0.25 \text{ м}^2$ ); более низким – крупнотравья, субальпийских болот и рудеральных местообитаний (2 – 18 видов) (табл. 2). Таким образом, обе группы включают сообщества с разной продуктивностью и разными моделями организации.

Таблица 1

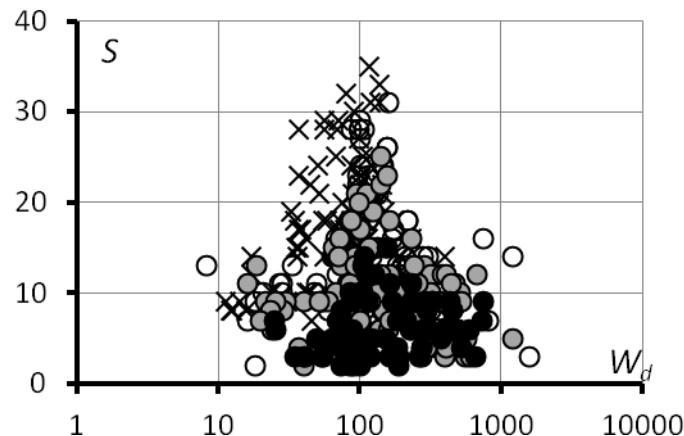
#### Доминирующие виды в растительных сообществах с разными моделями организации

Сообщества, высота над ур. м.	$n$	Доминирующие виды*
1	2	3
$C$ - или $C$ - $R$ - $S$ - модель		
крупнотравья; 500-1700 м	67	<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Campanula lactiflora</i> , <i>Cephalaria gigantea</i> , <i>Equisetum telmateia</i> , <i>Galega orientalis</i> , <i>Heracleum mantegazzianum</i> , <i>H. asperum</i> , <i>Inula magnifica</i> , <i>Petasites albus</i> , <i>Sambucus ebulus</i> , <i>Senecio rhombifolius</i> , <i>Symphytum asperum</i> , <i>Telekia speciosa</i> , <i>Angelica purpurascens</i>
лугов нижнегорного и среднегорного поясов 300-1100 м	88	<i>Botriochloa ischaemum</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Chrysopogon gryllus</i> , <i>Geranium sanguineum</i> , <i>Inula salicina</i> subsp. <i>aspera</i> , <i>Salvia verticillata</i>
лугов субальпийского пояса; 1700-2450 м	53	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Festuca woronowii</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Inula grandiflora</i> , <i>Onobrychis biebersteinii</i> , <i>Senecio platyphylloides</i> , <i>Alchemilla retinervis</i> aggr., <i>Geranium gymnocaulon</i> , <i>Hedysarum caucasicum</i>
$S$ - модель		
альпийских пустошей; 2250-2800 м	16	<i>Campanula tridentata</i> , <i>Carex tristis</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Kobresia persica</i>
альпийских ковров; 2000-2650 м	18	<i>Carum caucasicum</i> , <i>Leontodon hispidus</i> , <i>Pedicularis nordmanniana</i> , <i>Plantago atrata</i> , <i>Ranunculus crassifolius</i> , <i>Sibbaldia parviflora</i> , <i>Silene dianthoides</i> , <i>Trifolium ambiguum</i> , <i>T. badium</i> , <i>Veronica gentianoides</i>
субальпийских болот; 1800-2150 м	20	<i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Carex rostrata</i> , <i>C. transcaucasica</i> , <i>Cirsium simplex</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Primula auriculata</i>
степей	54	<i>Allium albidum</i> , <i>Artemisia austriaca</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Stipa lessingiana</i> , <i>S. pulcherrima</i> , <i>Salvia verticillata</i> , <i>Theucrium chamaedrys</i>

Продолжение таблицы 1

1	2	3
R- модель		
рудеральные; 200-280 м	74	<i>Acalypha australis</i> , <i>Amaranthus blitoides</i> , <i>Bidens frondosa</i> , <i>Bromopsis benekenii</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Phalacrolooma septentrionale</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Polygonum hydropiper</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Ranunculus repens</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Sonchus oleraceus</i> , <i>Urtica dioica</i>
Примечание <i>n</i> – число площадок; *Названия видов приводятся по: Зернов, 2006.		

На рис. 1 и 2 показано соотношение между продуктивностью, видовым богатством и уровнем доминирования в изученных сообществах. На рис. 1 – для сообществ в целом, на рис. 2 – отдельно для сообществ разных моделей организации. Из рис. 1 видно, что высокое видовое богатство наблюдается на участках сообществ со средней продуктивностью и низким уровнем доминирования. В свою очередь, высокий уровень доминирования наблюдается преимущественно на участках с низким и средним видовым богатством ( $n = 390$ ,  $r = -0.607$ ,  $P < 0.001$ ), а также со средней и высокой продуктивностью ( $n = 390$ ,  $r = 0.251$ ,  $P < 0.001$ ). При этом в сообществах с сухой надземной фитомассой менее 50 г на 0.25 м<sup>2</sup> уровень доминирования более 0.8 встречается редко; менее 20 г его значения не превышают 0.6, на ряде участков они менее 0.4.



**Рис.1 Соотношение между продуктивностью, видовым богатством и уровнем доминирования в растительных сообществах Западного Кавказа и Предкавказья**  
Здесь и далее: черные кружки – уровень доминирования более 0.8, серые – 0.6-0.8, белые – 0.4-0.6, крестики – менее 0.4

Из рис. 2 и табл. 2 видно, что доминирующие виды в сообществах всех рассматриваемых типов способны достигать как низкого (менее 40%), так и высокого участия (более 70-90%), по крайней мере, на некоторых участках. В среднем рудеральные сообщества характеризуются более высоким уровнем доминирования, чем ценозы двух других моделей организации, а стресс-толерантные – наиболее низким. При этом среди сообществ S-модели более высоким относительным участием доминантов характеризуются болота. Они же имеют и наиболее низкое видовое богатство. Если уравнивать сообщества по данному признаку, например, рассматривать только маловидовые ценозы (10 и менее видов на 0.25 м<sup>2</sup>), то характер различия в среднем уровне доминирования между сообществами разных способов организации остается примерно тем же. При этом различие между C- и R-ценозами в этом случае менее значительно. Более того, уровень доминирования в маловидовых сообществах субальпийских лугов оказался выше, чем в

рудеральных ценозах (табл. 3). Отметим также, что среди маловидовых конкурентных сообществ наиболее низким уровнем доминирования характеризуется высокопродуктивное крупнотравье. Однако статистически значимую связь между продуктивностью и уровнем доминирования в маловидовых сообществах с определенным способом организации мы не обнаружили: *C*- модель –  $n = 79$ ,  $r = -0.175$ ; *S*-модель –  $n = 43$ ,  $r = 0.022$ ; *R*-модель –  $n = 64$ ,  $r = -0.078$ .

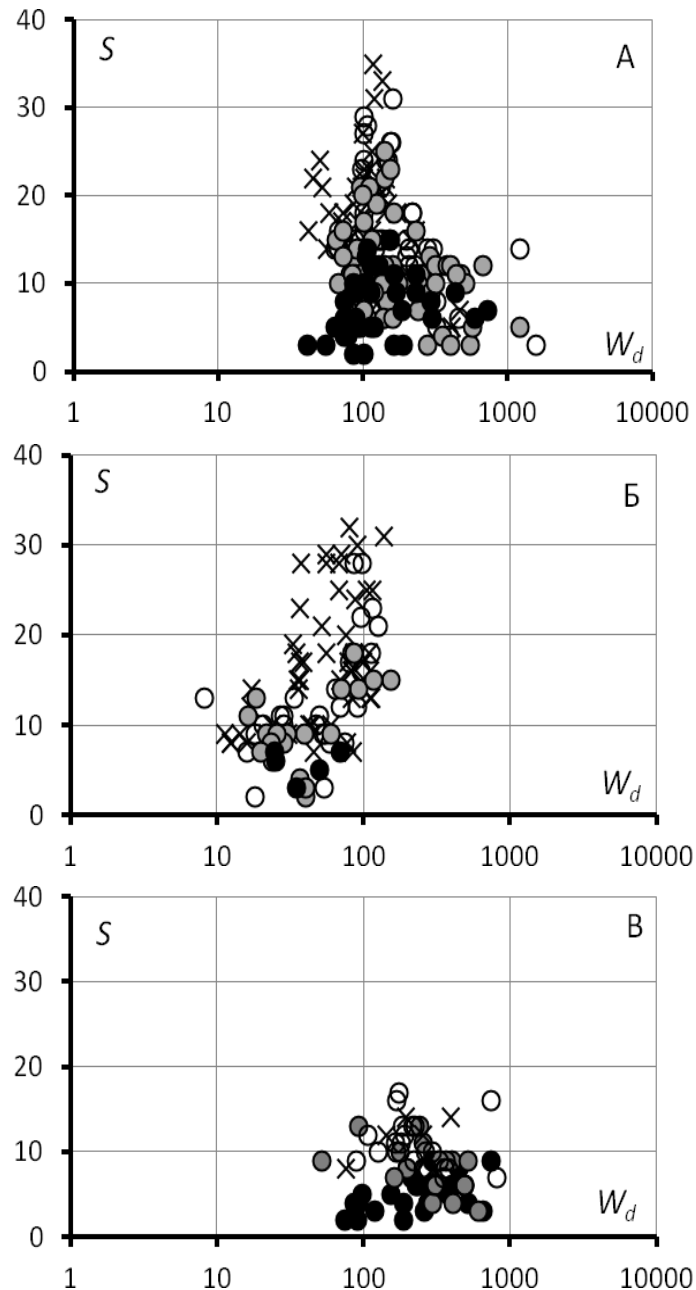


Рис. 2 Соотношение между продуктивностью, видовым богатством и уровнем доминирования в растительных сообществах с *C-R-S*- (А), *S*- (Б) и *R*- (В) моделями организации

Таблица 2

## Уровень доминирования, продуктивность и видовое богатство в сообществах с разными моделями организации

Сообщества	<i>n</i>	Средние и предельные значения параметров		
		$W_d$	<i>S</i>	<i>D</i>
<i>C</i> - или <i>C-R-S</i> - модель				
крупнотравья	67	337.5 (84.8-1574.0)	9.6 (3-18)	0.63 (0.30-0.99)
лугов (300-1100 м)	88	106.9 (54.9-163.6)	14.4 (3-29)	0.56 (0.17-0.93)
лугов (1700-2450 м)	53	103.8 (41.4-208.0)	15.5 (2-35)	0.59 (0.19-0.99)
в целом	208	180.8 (41.4-1574.0)	13.1 (2-35)	0.59 (0.17-0.99)
<i>S</i> - модель				
ковров и пустошей	34	36.8 (8.2-80.4)	14.1 (6-28)	0.42 (0.19-0.73)
субальпийских болот	20	51.6 (18.2-95.6)	7.5 (2-16)	0.57 (0.35-0.89)
степей	54	68.4 (11.3-139.5)	16.1 (6-32)	0.43 (0.16-0.98)
в целом	108	55.3 (8.2-139.5)	13.9 (2-32)	0.45 (0.16-0.98)
<i>R</i> - модель				
рудеральные	46	370.1 (214.5-808.1)	8.8 (3-16)	0.69 (0.32-0.97)
рудеральные	28	141.3 (51.8-199.5)	8.6 (2-17)	0.67 (0.29-0.99)
в целом	74	293.5 (51.8-808.1)	8.1 (2-17)	0.68 (0.29-0.99)
Примечание				
<i>n</i> – число площадок; $W_d$ – общий сухой вес на 0.25 м <sup>2</sup> ; <i>S</i> – число видов растений на 0.25 м <sup>2</sup> ; <i>D</i> – уровень доминирования.				

Таблица 3

## Уровень доминирования, продуктивность и видовое богатство в маловидовых сообществах с разными моделями организации

Сообщества	<i>n</i>	Средние и предельные значения параметров		
		$W_d$	<i>S</i>	<i>D</i>
<i>C</i> - или <i>C-R-S</i> - модель				
крупнотравья	38	370.0 (99.2-1574.0)	6.9 (3-10)	0.66 (0.30-0.99)
лугов (300-1100 м)	27	106.0 (54.9-159.8)	7.7 (3-10)	0.70 (0.34-0.93)
лугов (1700-2450 м)	14	91.5 (41.4-171.4)	6.4 (2-10)	0.87 (0.68-0.99)
в целом	79	230.4 (41.4-1574.0)	7.1 (2-10)	0.71 (0.30-0.99)
<i>S</i> - модель				
ковров и пустошей	7	36.1 (20.8-55.4)	8.9 (6-10)	0.54 (0.30-0.63)
субальпийских болот	17	45.5 (18.2-84.4)	6.1 (2-10)	0.60 (0.35-0.97)
степей	19	26.7 (11.3-68.9)	8.4 (6-10)	0.55 (0.26-0.98)
в целом	43	35.7 (11.3-84.4)	7.5 (2-10)	0.57 (0.26-0.98)
<i>R</i> - модель				
рудеральные	39	376.3 (214.5-808.1)	6.8 (3-10)	0.73 (0.32-0.97)
рудеральные	18	130.4 (51.8-199.5)	6.1 (2-10)	0.78 (0.38-0.99)
в целом	57	298.7 (51.8-808.1)	6.5 (2-10)	0.75 (0.32-0.99)

## Обсуждение и выводы

Итак, наши результаты показали, что растительные сообщества с разными моделями организации характеризуются в среднем разным уровнем доминирования: наиболее высоким – *R*-ценозы, средним – *C*- и наиболее низким – стресс-толерантные сообщества. Определение причин данного явления не входит в задачи настоящей публикации. Можно лишь предположить, что они могут быть, как аутоэкологического (биоэкологические особенности видов разных жизненных стратегий), так и ценологического (разные продуктивность, размер видового пула и др.) характера. По нашему мнению, следует обратить внимание на степень выраженности конкурентной асимметрии у видов разных стратегий (*S*-, *C*- и *R*-).

При этом мы не нашли подтверждения некоторым представлениям, описанным во введении. В частности, наши данные свидетельствуют о том, что в отличие от сообществ организмов других систематических групп [8, 11, 14], ухудшение условий среды не сопровождается ростом степени дифференциации участия видов, а, соответственно, и ростом относительного обилия доминантов. Второе: поскольку конкуренция за свет является более ассиметричной, чем за минеральные ресурсы [17, 19], можно было бы ожидать, что уровень доминирования в крупнотравных сообществах будет выше, чем в среднетравных. Однако мы не обнаружили этого эффекта. Кроме того, мы не получили данных в пользу предположения, что уровень доминирования в сообществах со средней продуктивностью, включающих виды с разной жизненной стратегией (переходные модели), должен быть ниже, чем в тех, которые сформированы на низко- или высокопродуктивных местообитаниях.

В завершение отметим, что сделанные нами выводы могут быть скорректированы по мере увеличения объема фактического материала и расширения спектра типов сообществ. Кроме того, структура обилия видов зависит от пространственного масштаба. В частности, в пределах относительно крупных участков, которые обычно используются для геоботанических описаний, в разных местах могут доминировать разные виды, и поэтому уровень доминирования на них в целом может существенно отличаться от средних значений этой характеристики на маленьких площадках. Причем, эти различия в зависимости от жизненной стратегии доминантов могут отличаться в сообществах, организованных разным способом. Поэтому представляет интерес рассмотреть данную проблему с использованием большого числа серий пробных площадок разного размера. Наконец, сообщества с разными моделями организации могут иметь и другие отличия, имеющие отношение к рассматриваемой проблеме. Например, характер соотношения между уровнем доминирования и видовым богатством, природа связи между этими характеристиками, роль в формировании сообществ субдоминантов, характер компенсационных реакций на снижение обилия доминирующих видов и другие. Мы предполагаем, что более определенные представления по этим вопросам могут повысить эффективность и практическую значимость синаксономических исследований.

**В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-00228).**

#### Список литературы

1. *Василевич В.И.* Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 12. – С. 1674–1681.
2. *Василевич В.И.* Проблема классификации растительности // Бот. журн. – 2010. – Т. 95, № 9. – С. 1201–1217.
3. *Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 664 с.
4. *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 / Под. ред. А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеевой, О.Л. Макарова, С.И. Головач. – Москва-София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT РЫ, 2009. – С. 412–429.
5. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // Успехи современной биологии. – 2012. – Т. 132, №3. – С. 227–238.



6. *Онипченко В.Г.* Функциональная фитоценология: синэкология растений. – М.: Красанд, 2013.–640 с.
7. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.
8. *Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. – 2005. – Т. 84. № 10. – С. 1221–1238.
9. *Bell G.* The distribution of abundance in neutral communities // *Am. Nat.* – 2000. – Vol. 155, N. 5. – P. 606–617.
10. *Bengtsson J., Fagerstram T., Rydin H.* Competition and coexistence in plant communities // *TREE.* – 1994. – Vol. 9, N. 7. – P. 246–250.
11. *Caruso T., Pigo G., Bernini F., Bargagli R., Migliorin M.* The Berger–Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: a case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages // *Biodivers. Conserv.* – 2007. – Vol.16. – P. 3277–3285.
12. *Grime J.P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Am. Nat.* – 1977. – V. 111, № 982. – P. 1169–1194.
13. *Hubbell S.P.* Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecol.* – 2005. – Vol. 19. – P. 166–172.
14. *Huston M.A.* General hypothesis of species diversity // *Am. Natur.* – 1979. – Vol. 113. N. 1. – P. 81–101.
15. *Oloff H., Bakker J.P.* Do intrinsically dominant and subordinate species exist? A test statistic for field data // *Applied Vegetation Science.* – 1998. – Vol. 1. – P. 15–20.
16. *Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E.* Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veg. Sci.* – 1998. – V. 9. P. 27–40.
17. *Peet R.K., Christensen N.L.* Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina piedmont // *Diversify and pattern in plant communities / Eds During H.I., Werge M.I.A., Willems J.H.* – Hague, Netherlands: SPB Academic Publishing, 1988. – P. 233–245.
18. *Šímová I., Li Y.M., Storch D.* Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *Journal of Ecology.* – 2013. – Vol. 101. – P. 161–170.
19. *Weiner J.* Size hierarchies in experimental populations of annual plants // *Ecology.* – 1985. – Vol. 66. – P. 745–752.

**Akatov V.V., Akatova T.V. The domination level in grassy communities with different organization models // Works of Nikit. Botan. Gard. – 2016. – Vol. 143. – P. 16-24.**

The domination level in grassy communities of the Western Caucasus and Ciscaucasia with different organization models has been evaluated. The investigation objects are represented by low-, middle-mountain and subalpine meadows and tall herbaceous vegetation (*C–S–R* model); alpine heaths and snowbed communities, subalpine mires and steppes (*S*-model); ruderal communities (*R*-model). Abundance of the species was estimated through their fresh mass in plots 0.25 m<sup>2</sup>. The data show that the domination level in the grass communities of the *C–S–R* model is on the average higher than in stress-tolerant communities and lower than in ruderal communities.

**Key words:** grassy communities; organization models; species richness; productivity; domination