

В. И. Василевич

Видовое разнообразие остепненных лугов Европейской России

V. V. Vasilevich

Species diversity of steppified meadows of European Russia

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
vvasilevich@yandex.ru

Видовое разнообразие включает две компоненты: видовое богатство — число видов на единицу площади (геоботаническое описание) и выравненность, которая выражает равномерность распределения видов по их обилию. Между видовым богатством и выравненностью существует положительная корреляция, и поэтому в большинстве случаев ограничивались анализом видового богатства как более простого показателя.

В работе использованы описания остепненных лугов из разных районов лесной зоны Европейской России. Все описания сделаны на площадках 10×10 м. Наибольшее видовое богатство отмечено в ассоциациях на карбонатных почвах с территории Северо-Запада (среднее число видов в описаниях 52 и 47). Остепненные луга из бассейна р. Вятки имеют гораздо более низкое видовое богатство, сопоставимое с тем, что было обнаружено на суходольных лугах Северо-Запада. Видовое богатство пойменных остепненных лугов ниже остепненных суходольных. В исследованных нами синтаксонах средняя выравненность меняется от 0.69 до 0.81. Это свидетельствует о том, что данные сообщества содержат много видов с близкой экологией и примерно равной конкурентоспособностью.

Ключевые слова: видовое разнообразие растительных сообществ, видовое богатство, выравненность, остепненные луга.

Изучение видового разнообразия — одно из наиболее интенсивно развивающихся направлений современной фитоценологии. Интерес к видовому разнообразию объясняется тем, что оно тесно связано с продуктивностью растительных сообществ, их устойчивостью, положением в сукцессионных сменах и степенью нарушенности. Видовое разнообразие включает две компоненты: видовое богатство — число видов на единицу площади (геоботаническое описание) и выравненность, которая выражает равномерность распределения видов по их обилию. При высокой выравненности все виды сообщества имеют примерно равное обилие, а при низкой выравненности имеется один доминирующий вид, обилие которого выше суммарного обилия всех остальных видов. Между видовым богатством и выравненностью существует положительная корреляция, и поэтому в большинстве случаев ограничивались анализом видового богатства, как более простого показателя. Однако были получены данные о низкой корреляции между

видовым богатством и выравненностью (Oksanen, 1986; Ma, 2005; Wisley et al., 2005; Bock et al., 2007; Lamb, Cahill, 2008; Hellebrand et al., 2008; Crowder et al., 2012). Несмотря на это, в литературе можно найти только отрывочные данные по выравненности растительных сообществ. Коэффициент корреляции сильно зависит от амплитуды значений сравниваемых переменных. В выборках с небольшой амплитудой значений видового богатства и выравненности связь будет слабой, а при большой амплитуде — сильной.

Для оценки выравненности используют несколько индексов, из которых наиболее часто употребляется индекс Шеннона — Вивера $H = -\sum p_i \log p_i$, где p_i — доля вида i в суммарной биомассе, суммарном покрытии и т. п. Необходимое условие — $\sum p_i = 1$. Максимально возможное значение H функции при равенстве относительных обилий всех видов сообщества равно логарифму числа видов ($\log S$). Величина $H' = H / \log S$ принимает значения от 0 до 1, что служит хорошей оценкой степени выравненности обилий видов в сообществе.

В отличие от видового богатства, выравненность можно использовать для получения представления о том, как складываются отношения конкуренции и благоприятствования между видами в том или ином сообществе. Сообщество с высокой выравненностью слагается видами, обладающими примерно равной конкурентоспособностью, близкими фитоценологическими оптимумами и равной напряженностью внутривидовой и межвидовой конкуренции.

Остепненные луга встречаются в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов в поймах рек, на карбонатных почвах, на крутых склонах южной экспозиции. Для их существования необходимы хорошо прогреваемые и относительно богатые почвы. Они обычно не занимают сколько-нибудь значительной площади в ландшафте, но отличаются высоким видовым богатством и часто включают редкие охраняемые виды.

Остепненные луга представляют собой сообщества, в составе которых при высоком обилии и разнообразии луговых мезофитов наблюдается значительное участие ксеромезофитов и мезоксерофитов. Основное отличие остепненных лугов от луговых степей в том, что на них преобладают луговые злаки, а степные виды представлены главным образом разнотравьем.

Методика

В работе использованы описания остепненных лугов из разных районов лесной зоны Европейской России, собранные во время работы Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (табл.). Все использованные в этой работе описания сделаны на площадках 10×10 м. При выполнении описаний была использована следующая шкала покрытия: + (0.5 %), 1, 2, 5, 10, 15, 20, 25, 30 % и далее через 10 %. Подобного рода шкалы часто используют в работах по детальному описанию растительных сообществ, когда шкала Браун-Бланке и производные от нее оказываются довольно грубыми. К тому же балловые оценки обилия-покрытия очень неудобны для каких-либо расчетов.

Сравнение значений видового богатства и выравненности, полученных разными исследователями, довольно сложно, если описания были сделаны на площадках разного размера. Число видов на площадке растет с увеличением площади, и невозможно определить, где выше видовое богатство, когда на площадке 1 м^2 произрастает 12 видов, а на другой, в 100 м^2 , — 35. Выравненность также должна расти с увеличением размеров площадки. Чем больше площадь, тем больше она включает пятен с преобладанием того или иного вида, тем более выравнены в среднем будут крупные площадки. Используемая шкала покрытия также окажет влияние на значение выравненности. Даже значения H' функции, полученные при разном основании логарифмов, несопоставимы. Но и на площадках одинакового размера сравнивать видовое богатство имеет смысл только в тех случаях, когда преобладающие растения имеют размеры одного и того же порядка. В лесу умеренной зоны на 100 м^2 может разместиться всего 5–6 взрослых деревьев, а на такой же площади на лугу может находиться несколько сотен тысяч рамет травянистых растений. В связи с этим J. Oksanen (1986) предлагал определять видовое богатство по отношению к фиксированному числу особей. Выполнить это условие можно только для деревьев в лесу. Там можно

учесть видовую принадлежность, например, тысячи деревьев, но такое число деревьев растет в спелом лесу на площади около двух гектаров, а найти такой однородный участок (фитоценоз) в лесах умеренной зоны весьма непросто. Для сообществ, в которых преобладают травянистые растения, это условие практически невозможно выполнить.

Объекты исследования

Ассоциация *Leontodono-Trifolietum montani* Vasilevich 2006 встречается на южной окраине Ордовикского плато, на западе Ленинградской области, где невысокие и с пологими склонами моренные холмы сложены так называемой локальной мореной, содержащей большое количество известнякового щебня. Ярко выраженные доминанты отсутствуют, в то же время более десятка видов могут достигать покрытия 10–20 %. Большое число видов (19) имеют постоянство V класса (более 80 %). Среди них ряд видов настоящих лугов, широко распространенных на Северо-Западе: *Briza media*, *Dactylis glomerata*, *Vicia cracca*, *Taraxacum officinale*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*, *Centaurea jacea*, *Plantago lanceolata*. Кроме них постоянны виды, имеющие ограниченное распространение на Северо-Западе, фитоценотические позиции которых включают и луговые степи: *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Campanula rapunculoides*, *Centaurea scabiosa*, *Carex ornithopoda*. Среди менее постоянных видов следует отметить *Helictotrichon pubescens*, *Anthyllis vulneraria*, *Agrimonia eupatoria*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia*, *Gentiana cruciata*, *Crepis praemorsa*, *Linum catharticum*, *Origanum vulgare*, *Carlina vulgaris*, *Polygala amarella*, *Echium vulgare*, *Inula salicina*, *Tragopogon pratensis*, *Gymnadenia conopsea*, *Veronica teucrium*.

Ассоциация *Filipendulo vulgaris-Trifolietum montani* Vasilevich 2006 была описана в Изборской котловине, у с. Старый Изборск в Псковской области. Остепненные луга располагаются на склонах разной экспозиции и крутизны (от 5 до 35°). Борты котловины сложены

Таблица

Видовое разнообразие остепненных лугов

Местонахождение	Синтаксоны	Число описаний	Число видов	Суммарное покрытие	Выравненность (H')
Ордовикское плато, запад Ленинградской обл.	<i>Leontodono-Trifolietum montani</i>	19	52 (32–67)	71 (61–93)	0.81 (0.69–0.92)
С. Старый Изборск, Псковская обл.	<i>Filipendulo vulgaris-Trifolietum montani</i>	8	47 (38–51)	90 (80–107)	0.80 (0.69–0.86)
Бассейн р. Вятки (материковые луга)	<i>Fragario viridis-Trifolietum montani</i>				
	Долина р. Немды	9	35 (24–45)	116 (86–167)	0.69 (0.63–0.80)
	Долина р. Уржумки	13	33 (26–47)	104 (62–176)	0.75 (0.67–0.80)
Пойма р. Вятки	<i>Fragario viridis-Agrostietum vinealis</i>				
	Вариант <i>Brachypodium pinnatum</i>	8	26 (20–32)	95 (76–140)	0.70 (0.51–0.87)
	Вариант <i>Agrostis vinealis</i>	6	28 (17–49)	103 (59–131)	0.69 (0.49–0.81)
Нижегородская обл.	<i>Pimpinello saxifragae-Fragarietum viridis</i>	10	28 (21–37)	94 (74–117)	0.70 (0.46–0.83)
	<i>Festuco valesiacae-Bromopsidetum ripariae</i>	12	30 (15–42)	92 (44–161)	0.69 (0.52–0.80)

Примечание. В поле таблицы приведены средние значения показателей (в скобках — амплитуда значений).

известняками, которые находятся довольно близко к поверхности. Из видов остепненных лугов хорошо представлены *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Anthyllis vulneraria*, *Helictotrichon pubescens*, *Campanula rapunculoides*, *Agrimonia eupatoria*, *Alchemilla glaucescens*. Основное отличие этой ассоциации — увеличение покрытия и постоянства *Fragaria viridis* и высокое постоянство *Filipendula vulgaris*, которая полностью отсутствует в асс. Leontodo-Trifolietum. Эти виды — наиболее ярко выраженные виды остепненных лугов и луговых степей из тех, что встречаются на Северо-Западе. Среди видов, дифференцирующих эту ассоциацию от предыдущей, виды остепненных лугов (*Carex caryophyllea*, *Anemone sylvestris*, *Astragalus danicus*, *Lotus corniculatus*, *Arabis gerardi*) и большое число видов сухотравных боров и боровых пустошей (*Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica*, *Sedum acre*, *Erigeron acer*, *Trifolium arvense*, *Viola rupestris*, *Poa compressa*). Эта ассоциация приурочена к более сухим местообитаниям, чем предыдущая. Интересно отметить, что в обоих районах распространения остепненных лугов на них совершенно отсутствует *Galium verum* — довольно обычный вид на сухих лугах Северо-Запада, который нередко рассматривают как один из характерных видов остепненных лугов.

Ассоциация *Fragario viridis-Trifolietum montani* Vasilevich et Bibikova 2008 объединяет все сообщества материковых остепненных лугов бассейна р. Вятки. Внутри ассоциации выделено три варианта по географическому признаку. Ассоциацию в целом характеризует высокое постоянство и обилие *Poa angustifolia*, *Origanum vulgare*, *Centaurea scabiosa*, *Agrimonia eupatoria*, *Knautia arvensis*. Все эти виды, за исключением *Knautia arvensis*, — виды остепненных лугов и луговых степей. Варианты ассоциации различаются между собой весьма значительно. Наибольшее число дифференциальных видов у варианта из долины р. Немды. Сообщества этого самого северного варианта находятся на склонах глубокой котловины, сложенной известняками, что и определяет специфику флористического состава этих лугов. Из настоящих степных видов там встречаются *Oxytropis pilosa*, *Campanula sibirica*. С обнажений известняков заходит на остепненные луга *Schivereckia podolica*. Остальные виды этой группы — виды остепненных лугов и кальцефиты.

Вариант со склонов коренного берега р. Уржумки, которая расположена ниже по течению Вятки по сравнению с р. Немдой, почти полностью лишен специфических видов. Здесь встречаются только два вида, которых нет в других местах на остепненных лугах бассейна Вятки. Первый из них — *Verbascum lychnitis* — степной вид, который не находили в Кировской области после Н. А. Буша. Второй вид — *Geranium sanguineum* — один из характерных видов класса Trifolio-Geranietae.

Третий вариант включает сообщества с нижнего течения Вятки до впадения ее в Каму в пределах Малмыжского, Вятско-Полянского районов Кировской

области и Мамадышского района Татарстана. Только в этом варианте обильны и постоянны *Galium verum*, *Artemisia campestris*, *A. austriaca*, *Trifolium arvense* (вид боровых пустошей). Появляются такие степные виды, как *Hieracium echinoides*, *Koeleria cristata*, *Genista tinctoria*, *Stipa pennata*. Это отражает более южное положение лугов данного варианта; к югу от Камы уже начинаются зональные луговые степи.

В ассоциацию *Fragario viridis-Agrostietum vinealis* Vasilevich et Bibikova 2008 включены остепненные луга в пойме Вятки. Отличает их от суходольных остепненных лугов высокое обилие и постоянство *Carex praecox* и *Agrostis vinealis*, которые можно считать дифференциальными видами ассоциации. Кроме них дифференциальными видами является ряд луговых мезофитов, отражающих высокое содержание влаги в почве в начале лета (*Allium angulosum*, *Dianthus superbus*, *Sanguisorba officinalis*).

Внутри этой ассоциации можно выделить два варианта. Первый характеризуется высоким обилием и постоянством *Filipendula vulgaris* и *Brachypodium pinnatum*. Присутствует ряд видов с южными ареалами, свойственных остепненным лугам и луговым степям (*Galatella rossica*, *Betonica officinalis*, *Asparagus officinalis*).

Второй вариант отличается доминированием *Agrostis vinealis*. Этот вариант идет по пойме Вятки дальше первого вверх по течению Вятки. Большая часть описаний была сделана в Уржумском районе в окрестностях п. Шурма. Этот вариант также отличают в основном луговые мезофиты (*Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium repens*). Различия в видовом составе луговых видов для двух вариантов не свидетельствуют о каких-то экологических различиях.

Флористический состав нижегородских лугов близок к таковому в бассейне Вятки, но появляется некоторое число видов луговых и настоящих степей, которые отсутствуют в бассейне Вятки. Постоянны и обильны *Poa angustifolia*, *Trifolium montanum*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Medicago falcata*, *Potentilla argentea*, *Galium verum*, *Centaurea scabiosa*. Появляется *Salvia stepposa*. Остепненные луга Нижегородской области четко делятся на две ассоциации, имеющие значительные флористические различия.

Дифференциальные виды ассоциации *Pimpinello saxifragae-Fragarietum viridis* Vasilevich et Bibikova 2008 — обильные *Carex praecox* (вид остепненных лугов и луговых степей) и *Pimpinella saxifraga* (вид южных и остепненных лугов). В эту группу также входят относительно постоянные степные виды (*Koeleria cristata*, *Tragopogon orientalis*, *Hieracium echinoides*) и виды остепненных лугов (*Seseli libanotis*, *Lotus corniculatus*, *Silene nutans*). Сообщества этой ассоциации встречаются на склонах коренных берегов рек, на склонах южной и юго-западной экспозиции, реже на высоких сухих гривах в поймах рек.

Оба вида, входящие в название ассоциации *Festuco valesiacaе-Bromopsidetum ripariae* Vasilevich et

Bibikova 2008, — степняки, а *Bromopsis riparia* является доминантом. Возникает вопрос, относить ли эту ассоциацию к остепненным лугам или луговым степям? Четкой границы между любыми синтаксонами (классами формаций) в природе нет, и в данном случае нужно учитывать не только дифференциальные виды, но и весь видовой состав этих сообществ. Среди дифференциальных видов нет других видов настоящих и луговых степей, а луговые мезофиты (*Poa pratensis*, *Festuca pratensis*, *Trifolium pratense*, *Centaurea jacea*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Alchemilla monticola*, *Geranium pratense*, *Dactylis glomerata*) играют весьма заметную роль в составе этих сообществ, но все же их роль несколько ниже, чем в предыдущей ассоциации. В этой ассоциации редко попадаются такие виды настоящих степей, как *Phlomis tuberosa*, *Eryngium planum*, *Thymus marschallianus*. Сообщества этой ассоциации были встречены в пойме и на надпойменной террасе р. Алатырь, в пойме р. Пьяны и на склонах коренного берега р. Теши. Более подробную информацию об этих ассоциациях можно получить из работ В. И. Василевича (2006) и В. И. Василевича и Т. В. Бибикиной (2008).

В данной работе для каждой ассоциации или варианта приведено по несколько описаний, так как видовое богатство и выравненность варьируют очень сильно. Не настолько сходны описания одной ассоциации или варианта, чтобы одно описание могло достаточно точно отразить видовое разнообразие. В ряде случаев все описания использованы для определения видового разнообразия, в других отбирали случайно число описаний около 10.

Остепненные луга встречаются в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов спорадически, занимают ограниченную площадь в каждом районе, где они обнаружены. Расстояние между пунктами произрастания остепненных лугов нередко составляет несколько сотен километров. Такая изолированность обуславливает очень существенные флористические различия между отдельными пунктами нахождения остепненных лугов, что вынуждает геоботаников описывать в каждом пункте новые синтаксоны.

Результаты и обсуждение

Наибольшее видовое богатство отмечено в асс. *Leontodo-Trifolietum montani* и *Filipendulo vulgaris-Trifolietum montani* (среднее число видов в описаниях 52 и 47 соответственно). Обе эти ассоциации встречаются на почвах, богатых карбонатами, что определяет высокое видовое богатство. Но и асс. *Fragario viridis-Trifolietum montani* из долины р. Немды, притока р. Вятки, произрастает на карбонатных почвах (рендзинах), однако видовое богатство там значительно ниже. Кроме благоприятных условий местообитания на видовом богатстве сказывается и богатство локальной флоры видами, способными существовать в условиях этих типов сообществ. Первые две ассоциации встреча-

ются на Северо-Западе (Ленинградская и Псковская области), и в них присутствует много видов, которые находятся на восточной границе ареала. Этим отчасти объясняется относительно высокое видовое богатство. Остепненные луга из бассейна р. Вятки имеют гораздо более низкое видовое богатство, сопоставимое с тем, что было обнаружено на суходольных лугах Северо-Запада (Василевич, 2014).

Остепненные луга Северо-Запада располагаются в подзоне южной тайги, а луга бассейна Вятки, за исключением варианта *Agrostis vinealis* асс. *Fragario viridia-Agrostietum vinealis*, — в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Они находятся ближе к лесостепи, что делает для них степные виды более доступными, но эта доступность не реализуется. Наиболее близки к лесостепи луга из поймы р. Вятки в ее нижнем течении, но видовое богатство пойменных лугов ниже суходольных, так как условия поемности исключают произрастание значительного числа видов (Шенников, 1930). На остепненных лугах Южного Урала порядка *Galietalia veri* в пяти ассоциациях видовое богатство варьирует от 29 до 66 видов (Ямалов и др., 2003), а на остепненных лугах Северного Алтая в асс. *Origano vulgaris-Festucetum pratensis* (Макунина, Мальцева, 2012) число видов в описаниях равно 48–69. Как можно судить по амплитудам видового богатства, *Origano vulgaris-Festucetum pratensis* с Северного Алтая несравнимо богаче видами, чем все ассоциации, приведенные в данной работе, а остепненные луга Южного Урала близки по видовому богатству к *Leontodono-Trifolietum montani*. Остальные ассоциации с Северо-Запада, из Кировской и Нижегородской областей имеют более низкое видовое богатство.

Что касается выравненности, то в литературе нет никакой информации о выравненности естественных луговых сообществ. В исследованных нами синтаксонах выравненность меняется от 0.69 до 0.81, а в одном из сообществ достигает 0.92. В сообществах суходольных лугов Северо-Запада она равна 0.54–0.73, а максимальное значение равно 0.94. Не проводилось определения существенности различий в выравненности, так как не ставилась задача найти различия между отдельными синтаксонами. Амплитуда варьирования выравненности внутри синтаксонов велика, что определяется в основном изменениями покрытия доминирующих видов. По амплитуде средних значений выравненности в синтаксонах будем считать, что в остепненных лугах она несколько выше.

О чем же говорит относительно высокая выравненность? В последнее время широко обсуждается нейтральная, или нулевая модель (теория) (Hubbell, 2006). Согласно этой гипотезе, все виды, поступающие в конкретное сообщество из местной флоры, одинаковы по их способности к распространению, продолжительности жизни, экологическим свойствам, конкурентоспособности. В результате продолжительного сосуществования таких видов возникает сообщество, в котором все виды имеют примерно равное обилие, т. е.

очень высокую выравненность. В реально существующих сообществах растений ситуация не соответствует полностью ни одной из этих гипотез. Отдельные пары видов могут иметь какие-то существенные различия в экологических нишах, другие пары нет. В сообществе с большим числом видов не все виды обладают абсолютно равной конкурентоспособностью. Вследствие этого растительные сообщества имеют разную выравненность, но в подавляющем большинстве случаев она не равна 0 или 1. О том, какова выравненность в разных условиях среды и в разных типах растительных сообществ, известно мало. В тропических лесах на юге Китая, в пров. Юннань $H' = 0.584-0.898$ (Shi, Zhu, 2009). Иногда пишут о снижении или повышении выравненности в зависимости от какого-то фактора, но не приводят конкретных данных о значениях H' .

Сообщества с высокой выравненностью обилия видов образованы видами, более или менее соответствующими представлениям нейтральной гипотезы. Нейтральная гипотеза исходит из полного равенства экологических ниш слагающих сообщество видов, которые включают большое число факторов: ресурсы, врагов, мутуализм, местообитания, временную и пространственную структуру, но многие считают, что виды не могут быть эквивалентны по всем параметрам экологической ниши (Leibold, McPeck, 2006). Согласно нейтральной гипотезе, сообщество образовано экологически эквивалентными видами, которые имеют примерно равную конкурентоспособность, замещают друг друга в случайном порядке, и колебания обилия имеют чисто стохастическую природу (Shipley et al., 2012). В результате этого возникает неравновесное сосуществование (Harrison et al., 2010). Признание нейтральной теории делает ненужным любые объяснения видового разнообразия, но различия в нишах могут быть скрыты в результате случайного варьирования (Holoayak, 2006; Holoayak, Loreau, 2006). В нейтральной модели ограничения в распространении считаются основным фактором, определяющим видовое разнообразие (May et al., 2012). В приблизительно нейтральной модели подчеркивается важная роль различий в относительной плодовитости видов, а ограничениям в пространстве отводится гораздо меньшая роль (Zhou, Zhang, 2008).

Сообщества с высокой выравненностью называют полидоминантными, хотя их правильнее считать бездоминантными. Такие сообщества образованы видами с примерно равной конкурентоспособностью, экологически эквивалентными. Внутривидовая конкуренция не отличается по интенсивности от межвидовой, и соседи не «различают» растения своего и других видов. На стационаре БИН в п. Отрадное на Карельском перешейке на разнотравно-мелкозлаковом лугу в течение 10 лет удаляли один их доминантов — *Alchemilla monticola* (Макаревич и др., 1968). В результате среднее число видов на площадку 0.1 м² не увеличилось, хотя общее число видов возросло с 44 до 62. Удаление манжетки вызвало появление ряда новых видов, но с

крайне низкой встречаемостью. Не изменился средний процент флористической общности с контролем. Эти данные не свидетельствуют о высокой эдификаторной роли манжетки.

Эксперименты с удалением по одному из обильных видов в сообществе прерии показали, что удаление одного обильного вида не приводит к заметным изменениям флористического состава, а это говорит о том, что существуют слабые конкурентные взаимодействия, примерно равные между всеми видами (Fowler, 1981).

Сообщества остепненных лугов образованы невысокими травами, в таких сообществах идет конкуренция за почвенные ресурсы, а конкуренция за свет не имеет существенного значения. Корневая конкуренция симметрична, т. е. конкурентное воздействие пропорционально размерам корневой системы, а корневые системы у многолетних трав остепненных лугов примерно одинаковы. Виды остепненных лугов обладают примерно равной конкурентоспособностью и не «различают» соседей своего и других видов. Это обеспечивает сосуществование большого числа экологически эквивалентных видов. Такие сообщества могут существовать неопределенно долго, пока не изменятся условия местообитания или характер использования. Остепненные луга часто используются как пастбища.

Список литературы

- Василевич В. И. Остепненные луга Северо-Запада Европейской России // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 6. С. 841–855.
- Василевич В. И., Бибикова Т. В. Остепненные луга бассейна реки Вятки и юга Нижегородской области // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 12. С. 1863–1877.
- Василевич В. И. Видовое богатство суходольных лугов Северо-Запада Европейской России // Ботан. журн. 2014. Т. 99, № 2. С. 226–236.
- Макунина Н. И., Мальцева Т. В. Луга Северного Алтая // Растительность России. 2012. № 20. С. 48–66.
- Макаревич В. Н., Джалилова А. О., Игнатенко И. В. и др. Экспериментальное изучение реакции лугового сообщества на различные формы воздействия // Проблемы ботаники. 1968. Т. 10. С. 193–213.
- Шенников А. П. Волжские луга Средне-Волжской области. Л., 1930. 386 с.
- Ямалов С. М., Филиппов А. А., Соломец А. И. Остепненные луга порядка *Galietales veri* на Южном Урале // Растительность России. 2003. № 5. С. 29–54.
- Bock C. E., Jones Z. F., Bock J. H. Relationships between species richness, evenness, and abundance in southwestern savanna // Ecology. 2007. Vol. 88, № 5. P. 1322–1327.
- Crowder D. W., Northfield T. B., Gomulkiewicz R. et al. Conserving and promoting evenness: organic farming and fire-based wildland management as case studies // Ecology. 2012. Vol. 93, № 9. P. 2001–2007.
- Fowler N. Competition and coexistence in a North Carolina grasslands II // J. Ecol. 1981. Vol. 69, № 3. P. 843–854.
- Harrison S., Cornell H., Moore K. A. Spatial niches and coexistence: testing theory with tarweeds // Ecology. 2010. Vol. 91, № 7. P. 2141–2150.

- Hellebrand H., Bennet D. M., Cadotte M. W.* Consequence of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // *Ecology*. 2008. Vol. 89, № 6. P. 1510–1520.
- Holyoak M.* Neutral community ecology // *Ecology*. 2006. Vol. 87, № 6. P. 1368–1369.
- Holyoak M., Loreau M.* Reconciling empirical ecology with neutral community models // *Ecology*. 2006. Vol. 87, № 6. P. 1370–1387.
- Hubbell S. P.* Neutral theory and the evolution of ecological equivalence // *Ecology*. 2006. Vol. 87, № 6. P. 1387–1398.
- Lamb E. G., Cahill J. F.* When competition does not matter: grassland diversity and community composition // *Amer. Naturalist*. 2008. Vol. 171, № 6. P. 777–787.
- Leibold M. A., McPeck M. A.* Coexistence of niche and neutral perspective in community ecology // *Ecology*. 2006. Vol. 87, № 6. P. 1399–1410.
- Ma M.* Species richness versus evenness: independent relationships and different responses to edaphic factors // *Oikos*. 2005. Vol. 111, № 1. P. 192–198.
- May F., Gilardi I., Ziv Y. et al.* Dispersal and diversity — unifying scale-dependent relationships within the neutral theory // *Oikos*. 2012. Vol. 121, № 6. P. 942–951.
- Oksanen J.* Succession, dominance and diversity in lichen-rich pine forest vegetation in Finland // *Holarct. Ecol.* 1986. Vol. 9. P. 261–266.
- Shi J. P., Zhu H.* Tree species composition and diversity of tropical mountain cloud forest in Yunnan, southwestern China // *Ecol. Res.* 2009. Vol. 24, № 1. P. 83–92.
- Shipley B., Paine C. E. T., Baroloto Ch.* Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly // *Ecology*. 2012. Vol. 93, № 4. P. 760–769.
- Wisley B. J., Chalcraft D. R., Bowles Ch. M. et al.* Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity // *Ecology*. 2005. Vol. 86, № 5. P. 1178–1184.
- Zhou Sh.-R., Zhang D.-Y.* A neutral model of biodiversity // *Ecology*. 2008. Vol. 89, № 1. P. 248–258.