

УДК 581.5

60 ЛЕТ ТЕОРИИ ДИНАМИЧЕСКОГО РАВНОВЕСИЯ ОСТРОВНОЙ БИОГЕОГРАФИИ: ПРОБЛЕМЫ ТЕСТИРОВАНИЯ, РЕЗУЛЬТАТЫ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ, ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2012 г. В. В. Акатов

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

Поступила в редакцию 22.08.2011 г.

Представлен обзор публикаций, посвященных анализу видового богатства биологических сообществ островов и островных местообитаний с позиции теории динамического равновесия островной биогеографии Макарура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1963). Кратко рассматриваются основные положения этой теории, проблемы и результаты ее тестирования, последствия антропогенной фрагментации сообществ, а также возможности использования разработанных на основе теории рекомендаций в природоохранной практике.

Усиление антропогенного воздействия на природную среду может привести к тому, что в недалеком будущем большинство природных ландшафтов будут фрагментированы и биологические сообщества, в том числе и охраняемые, станут изолятами с ограниченным числом внешних источников колонизации (Малышев, 1980; Уилкоккс, 1983). Данное обстоятельство привлекло внимание биологов к прикладным аспектам островной экологии, основу которой составляет теория динамического равновесия – equilibrium theory of island biogeography (Munroe, 1948, 1953 – цит. по: Brown, Lomolino, 1989, 2000; MacArthur, Wilson, 1963). Однако хотя первый вариант этой теории был опубликован уже около 60 лет назад, а практические рекомендации, разработанные на ее основе, были приняты международными организациями по охране природы (Симберлофф, 1982; Руководящие принципы..., 2000), ее правомерность и значимость для природоохранной практики периодически ставятся под сомнение (Симберлофф, 1982, 1988; Boecklen, Gotelli, 1984; Williamson, 1989; Doak, Mills, 1994; Brown, Lomolino, 2000; Lomolino, 2000; Whittaker et al., 2005; Kennedy et al., 2010).

На русском языке основные положения теории равновесия Макарура и Уилсона были изложены в ряде переводных изданий (Пианка, 1981; Симберлофф, 1982; Уилкоккс, 1983; Бигон и др., 1989). Однако что касается изложения результатов ори-

гинальных исследований в этой области, обсуждения проблем тестирования теории, прикладных аспектов островной экологии и особенно последствий антропогенной фрагментации ландшафтов, посвященные этим вопросам публикации редко появляются на страницах отечественных журналов (Малышев, 1980; Симберлофф, 1982, 1988; Домбровский, Тютюнов, 1987; Акатов, 1995, 1999; Сухова и др., 1997; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2002, 2003; Болотов, Шутова, 2006; Шипунов, Абрамова, 2006; Загурная, 2008, 2010а; Туниев, Акатов, 2009; Бугрова, 2010, и др.). Целью представленного ниже краткого обзора является частичное восполнение данного пробела.

ТЕОРИЯ РАВНОВЕСИЯ: ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Около 60 лет назад Мунро (Munroe, 1948, 1953 – цит. по: Brown, Lomolino, 1989, 2000), а затем 10 лет спустя независимо от него Макарур и Уилсон (MacArthur, Wilson, 1963) сходным образом ответили на вопросы: почему большие по размеру острова заселены большим числом видов животных и растений, а также почему число видов на островах, как правило, меньше, чем на участках материка такой же площади (островной эффект), и это различие увеличивается по мере удаления островов от ближайшего крупного массива суши. Предложенное объяснение известно

как теория динамического равновесия островной биогеографии. Кратко ее основные положения сводятся к следующему.

1. Острова отличаются друг от друга только площадью и степенью изолированности, а обитающие на них виды являются равноценными с точки зрения способностей к расселению и выживанию.

2. Продолжительность жизни популяций растений и животных (а соответственно и видов) на островах ограничена – они вымирают в результате флуктуаций условий среды или локальных нарушений. Причем скорость вымирания популяций зависит от их численности и, опосредованно, – от площади острова, поскольку она определяет верхнюю границу численности видов. Кроме того, на островах с равной площадью скорость вымирания популяций зависит от числа присутствующих видов: чем больше их на острове, тем ниже их средняя численность и тем выше вероятность вымирания (рис. 1).

3. Вымирание одних видов уравнивается приобретением тех же или других видов путем колонизации (иммиграции). Скорость этого процесса падает по мере увеличения числа видов на острове, так как снижается вероятность того, что новый мигрант (особь) окажется новым, не присутствующим на нем видом. Скорость иммиграции также зависит от степени удаленности острова от источника потенциальных мигрантов – чем ближе источник иммиграции, тем она выше (рис. 1).

4. Видовое богатство островов отражает равновесие между независимыми процессами вымирания и иммиграции видов. Соответственно оно имеет динамический характер: виды постоянно вымирают и замещаются теми же или иными видами, в результате чего видовой состав сообществ непрерывно меняется. При этом равновесное число видов является функцией площади острова и степени его изолированности (рис. 1).

Теория позволяет сделать ряд предсказаний о формировании островных сообществ, основными среди которых являются следующие.

А. Острова, которые расположены дальше от источника колонизации при прочих равных условиях будут иметь меньше видов, так как кривая иммиграции будет расположена ниже и, следовательно, точка ее пересечения с кривой вымирания будет находиться левее.

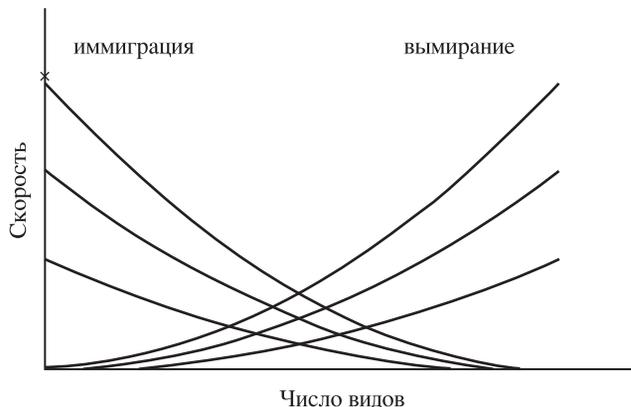


Рис. 1. Графическая модель теории равновесия островной биогеографии. Верхняя кривая иммиграции характеризует ближний к матерку остров, самая нижняя – наиболее отдаленный. Верхняя кривая вымирания характеризует наименьший по размеру остров, самая нижняя – наибольший. Для каждой комбинации кривых иммиграции и вымирания точка их пересечения определяет равновесное число видов (по: MacArthur, Wilson 1963; Уилкоккс, 1983).

Б. Уменьшение видового пула иммигрантов приведет к снижению числа видов на острове.

В. Из двух островов число видов будет ниже на том, для которого кривая вымирания располагается выше. Более высокая скорость вымирания может быть обусловлена меньшей площадью острова, менее благоприятными условиями среды или другими причинами.

Г. Число видов на островах, более удаленных от источника колонизации, в большей степени зависит от их площади, чем число видов на менее удаленных островах.

Первый вариант теории равновесия, предложенный Мунро, был проигнорирован научным сообществом, но 10 лет спустя в изложении Маккартура и Уилсона она, по ряду причин, была признана революционной (Brown, Lomolino, 2000). В частности, в отличие от существующих тогда биогеографических теорий, она: 1) акцентировала внимание на динамическом (равновесном), а не статическом характере видового богатства биологических сообществ (биот); 2) рассматривала вымирание видов на островах как обычное, локальное и экологически важное событие, а не редкое, глобальное и значимое лишь в эволюционном масштабе времени; 3) перенесла акцент с индивидуумов и видов на локальные популяции, которые рассматривала в качестве фундаментальных единиц как в экологии, так и в эволюции (Simberloff, 1974; Brown, Lomolino, 2000).

ПРОБЛЕМЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ
ТЕСТИРОВАНИЯ

После опубликования теория равновесия в течение длительного времени стимулировала активные дискуссии, а также проведение многочисленных исследований, направленных на поиск аргументов как в ее поддержку, так и против. Большинство претензий к ней имело фундаментальный характер и заключалось в сомнении ее правомерности как таковой. Так, неоднократно высказывалось мнение, что в ее основе лежат упрощенные представления об экологической равноценности видов; о стохастичности процессов их иммиграции и вымирания; зависимости скорости этих процессов лишь от площади и степени изолированности островов. В теории игнорируется роль межвидовых взаимодействий, эволюционных процессов, особенностей островов в архипелагах, режима нарушений сообществ, миграционных барьеров и коридоров, а также других факторов, способных влиять на видовой состав сообществ, хотя в “реальном мире” воздействие этих других факторов может оказаться решающим (Симберлофф, 1982; 1988; Voecklen, Gotelli, 1984; Case, Cody, 1987; Doak, Mills, 1994; Brown, Lomolino, 2000, и др.). Кроме того, последующее изучение динамики метапопуляций показало, что процессы вымирания и иммиграции не являются независимыми, поскольку высокая скорость иммиграции особей способствует не только увеличению числа видов на островах, но и росту численности их популяций, а соответственно и снижению вероятности их вымирания – эффект спасения (rescue effect: Brown, Kodric-Brown, 1977).

Поиск доказательств, подтверждающих или опровергающих теорию равновесия, осуществлялся либо непосредственно путем наблюдения за появлением и исчезновением видов (оборот) и соответствующим равновесием, либо косвенным образом, путем проверки некоторых феноменов, предсказанных теорией, таких, как связь “число видов – площадь”, “число видов – изолированность”, видовая неполноценность сообществ-изолятов. Исследованиями были охвачены разные группы организмов (мхи, сосудистые растения, беспозвоночные и позвоночные животные), причем обитающие не только на островах в обычном смысле слова (например, Case, Cody, 1987; Deshaye, Morisset, 1989; Kelly et al., 1989; Tangney et al., 1990; Rejmánek, Rejmánková, 2002, и др.), но и в пределах экологических изолятов (сообществ с более или менее отчетливо выраженными границами – habitat islands): пещер (Culver et al., 1973),

дюн (Obeso, Aedo, 1992), озер (Barbour, Brown, 1974; Домбровский, Тютюнов, 1987; Magnuson et al., 1998), рек (Eadie et al., 1986; Angermeier, Schlosser, 1989; Hugueny, Paugy, 1995; Oberdorff et al., 1997; Туниев, Акатов, 2009), высокогорных и высокогорных сообществ (Brown, 1971; Simpson, 1974; Billings, 1977; Riebesell, 1982; White, Miller, 1988; Сухова и др., 1997; Акатов, 1999; Akatov et al., 2005); лесных полян (Ескина, 2002, 2003), фрагментированных остатков лугов (Krauss et al., 2004; Butaye et al., 2005), степей (Simberloff, Gotelli, 1984; Wilsey et al., 2005; Демина и др., 2006) и лесов (Simberloff, Gotelli, 1984; Dzwonko, Loster, 1988; Zacharias, Brandes, 1990; Metzger, 1997; Kemper et al., 1999; Bell, Donnelly, 2006; Cagnolo et al., 2006; Загурная, 2008, 2010a; Бугрова, 2010, и др.).

Оборот видов

По общему мнению наиболее строгим тестом, подтверждающим теорию равновесия, является непосредственная оценка реальности равновесного числа видов, возможности поддержания его с помощью динамического оборота и зависимости скорости последнего от размера и степени изолированности островов (Simberloff, 1974; Diamond, 1975; Симберлофф, 1982, 1988; Case, Cody, 1987; Бигон и др., 1989). Однако подобные исследования технически сложны, требуют значительного времени и проводятся относительно редко. Их результаты проанализированы в ряде обзоров (Simberloff, 1974; Diamond, 1975; Gilbert, 1980; Пианка, 1981; Симберлофф, 1982, 1988; Schoener, 1983; Уилкоккс, 1983; Бигон и др., 1989; Laurance, 2002). Практически во всех из них наиболее сильным доказательством равновесия числа видов для островов считается эксперимент Симберлоффа с членистоногими мангровых островков в районе Флориды. Он заключался в истреблении на них всех беспозвоночных и наблюдении за их реколонизацией. Приблизительно через 200 дней число видов на островах стабилизировалось примерно на первоначальном уровне, но состав фауны существенно изменился. Равновесие было динамическим, скорость оборота видов на одном из островков, удаленном от источника колонизации на 200 м, составила примерно 2% от общего числа видов в день (Simberloff, 1974). Даймонд (Diamond, 1975) приводит результаты некоторых аналогичных природных экспериментов. На ряде островов (о. Кракатау, острова вблизи Новой Гвинеи) биота была уничтожена в результате извержения вулканов или цунами, а затем достаточно быстро восстановилась до значений видового богатства, соответствующих площади и степени

изолированности островов. При этом скорость достижения равновесного числа видов отличалась для разных групп организмов.

В обзорах Даймонда (Diamond, 1975) и Б. Уилкокса (1983) представлены оценки скорости оборота видов для островных орнитофаун, полученные на основе периодических учетов. Из них следует, что некоторое число видов, присутствующих в более ранних учетах, исчезало из более поздних, но близкое число других видов иммигрировало за этот период и видовое богатство островов оставалось примерно постоянным. На основе сопоставления исходных данных Даймонд приводит средние ежегодные скорости видового оборота в орнитофаунах на уровне 0.2–6% для островов площадью 300–400 км², Уилкокс – 0.9–13%. По мнению этих авторов, важная роль равновесия между вымиранием и колонизацией действительно показана в цитируемых ими работах – по крайней мере для птиц (Diamond, 1975; Уилкокс, 1983). Шёнер (Schoener, 1983) представил обзор данных по относительному обороту видов различных групп организмов. На основе результатов более 20 исследований показано, что скорость оборота снижается от “низших” к “высшим” организмам. У простейших она может достигать 1000% в год, у наземных членистоногих – 100%, у наземных позвоночных и сосудистых растений – 10%. В небольшом обзоре Лорэнса (Laurance, 2002) приводятся свидетельства того, что скорость оборота видов различных таксоценозов (летучих мышей, птиц, бабочек, деревьев) зависит от площади фрагментов сообществ – на небольших участках она выше.

В других обзорах дается более осторожная оценка результатов таких исследований. В частности, по мнению Кейза и Коди (Case, Cody, 1987), многие биогеографические теории предсказывают вымирание и смену видов на островах, но только в соответствии с теорией равновесия виды вымирают постоянно, а не эпизодически, и оборот видов происходит даже в условиях отсутствия физических и климатических изменений. Данное обстоятельство можно использовать при тестировании этой теории, однако на практике трудно найти острова, биота которых не изменяется под воздействием природных факторов или деятельности человека (Case, Cody, 1987).

Критически рассмотрев результаты серии работ, Гилберт (Gilbert, 1980) и Симберлофф (1988) приходят к выводу, что они не дают однозначной информации относительно правомерности теории равновесия. В частности, по мнению Симберлоффа (1988), надежность получаемых дан-

ных вызывает сомнение, так как из-за недоучета видов возможны как завышение, так и занижение реального оборота. Ранее сходная точка зрения была высказана Вартиайненом (Vartiainen, 1967). Он обратил внимание на то, что в некоторых случаях исчезновение видов может быть связано с их недоучетом. Нилссоны (Nilsson I., Nilsson S., 1982, 1983) показали, что на островах оз. Мокелн (Швеция) связанный с этим псевдооборот составил две трети (7.9 из 12.5%) общего оборота видов растений. Они делают вывод, что только небольшая часть общего варьирования в иммиграции и вымирании видов имеет статистически обоснованное объяснение с точки зрения теории равновесия. На редкость надежных данных по круговороту видов обращает внимание и М. Бигон с коллегами (1989).

Кроме того, за редкими исключениями объектом исследований становились орнитофауны. По мнению Б. Уилкокса (1983), это не является случайностью и обусловлено тем, что теоретически время оборота для других групп организмов должно быть много большим. Поэтому роль миграций и оборота видов в формировании сообществ организмов других систематических групп остается еще более неясной.

Соотношение “число видов – площадь”

Наиболее часто используемым способом проверки теории равновесия является определение характера корреляции между числом видов и площадью изолятов (Simpson, 1974; Amerson, 1975; Abbott, 1978; Tonn, Magnuson, 1982; Eadie et al., 1986; Домбровский, Тютюнов, 1987; Angermeier, Schlosser, 1989; Холин, 1995; Oberdorff et al., 1997; Magnuson et al., 1998; Rejmánek, Rejmánková, 2002; Watling, Donnelly, 2006, и др.). Практически во всех случаях положительная связь между этими параметрами как для настоящих островов, так и для систем, аналогичных им, была выявлена. Так, Обердорф с соавторами (Oberdorff et al., 1997) изучили факторы, влияющие на видовое богатство ихтиофаун 132 рек Западной Европы и Северной Америки. Оказалось, что реки, впадающие прямо в океан, населены в среднем меньшим числом видов рыб по сравнению со сходными реками, являющимися притоками других рек. При этом устойчивые соотношения между числом видов рыб и размером рек были выявлены для обоих континентов. По данным Уотлинга и Донелли (Watling, Donnelly, 2006), проанализировавших 118 исследований такого рода, выполненных на примере всех возможных типов изолятов (настоящих островов, природных островных местообитаний, фрагментированных остатков сообществ)

и разных систематических групп животных, в 91% случаев связь между числом видов и площадью изолятов была положительной и статистически значимой. Однако, по мнению многих биологов (Симберлофф, 1982, 1988; Eadie et al., 1986; Williamson, 1989; Бигон и др., 1989; Kelly et al., 1989, и др.), результаты многочисленных исследований, показывающих наличие данной связи, в лучшем случае совпадают с равновесной моделью, но не могут рассматриваться в качестве ее серьезной поддержки, поскольку их можно объяснить иным способом. Так, Уильямсон (Williamson, 1989) перечисляет пять гипотез, которые прогнозируют эффект площади, аналогичный предсказанному теорией равновесия, но не связанный с более высокой скоростью вымирания видов на островах меньшего размера:

а) случайного распределения видов (Coleman, 1981): если индивидуумы распределены случайно, то большие участки территории (в том числе большие острова) будут содержать больше видов;

б) разнообразия местообитаний (Connor, McCoу, 1979): большие по площади острова характеризуются большим разнообразием местообитаний и поэтому содержат больше видов;

в) функций встречаемости (Diamond, 1975): некоторые виды способны обитать только на крупных островах среди множества других видов; другие встречаются только на малых островах, где меньше интенсивность конкурентных взаимодействий; если число видов первой группы больше, чем второй, более крупные острова будут характеризоваться более высоким видовым богатством;

г) эффекта малых островов (Whitehead, Jones, 1969): существуют виды, которые не могут обитать на островах меньше определенной площади; получила развитие в рамках концепций минимальной жизнеспособной популяции (Шаффер, 1989) и минимальной жизнеспособной метапопуляции (Гилпин, 1989; Hanski et al., 1996);

д) местообитаний малых островов (Kelly et al., 1989): местообитания одного типа на малых и больших островах не одинаковы. Местообитания больших островов более благоприятны, и поэтому эти острова характеризуются большим видовым богатством, чем малые.

Появление альтернативных гипотез стимулировало совершенствование методов анализа соотношения “площадь – число видов”. Если на первом этапе анализировали варьирование общего числа видов растений или животных (чаще – опреде-

ленных систематических групп), выявленных на островах (Simpson, 1974; Amerson, 1975, и др.), то в последующем – варьирование числа видов, встречающихся в определенных типах местообитаний (исключается их разнообразие) (Buckley, 1985; Rafe et al., 1985; Deshayе, Morisset, 1989), и далее – в пределах фиксированной площади определенных местообитаний, чем достигается разделение предсказаний теории равновесия и теории случайного распространения видов. Известно довольно много работ, выполненных на основе последнего подхода (Westman, 1983; Kelly et al., 1989; Tangney et al., 1990; Kohn, Walsh, 1994; Metzger, 1997; Сухова и др., 1997; Gibb, Hochuli, 2002; Krauss et al., 2004; Butaye et al., 2005; Wilsey et al., 2005; Brian et al., 2005, и др.). Почти в половине из них положительная корреляция между числом видов на участках фиксированного размера и площадью изолятов была выявлена (Kelly et al., 1989; Tangney et al., 1990; Kohn, Walsh, 1994; Metzger, 1997; Butaye et al., 2005), в других – нет (Westman, 1983; Сухова и др., 1997; Gibb, Hochuli, 2002; Krauss et al., 2004; Wilsey et al., 2005; Brian et al., 2005). Но даже наличие такой связи нельзя считать доказательством проявления островного эффекта, так как она все еще может быть вызвана другими факторами. По мнению Келли с соавторами (Kelly et al., 1989), это может быть связано с некоторым различием условий среды на однотипных местообитаниях больших и малых островов. В связи с этим вызывает удивление небольшой размер площадок, нередко используемых авторами для данных целей: 0.5–25 м² (Kohn, Walsh, 1994; Butaye et al., 2005; Krauss et al., 2004, и др.). В последние годы появляется все больше свидетельств, что соотношение роли локальных и региональных процессов в определении видового богатства сообществ не одинаково на участках разной площади. На небольших площадках оно определяется преимущественно локальными условиями среды (Terborgh, Faaborg, 1980; Shurin et al., 2000; He et al., 2005; Akatov et al., 2005; Harrison et al., 2006; Акатов, 2010) и соответственно должно быть мало чувствительно к влиянию островного эффекта.

Соотношение “число видов – расстояние”

Эффект удаленности можно оценить, сопоставляя видовое богатство изолятов с расстоянием до источников колонизации. В качестве меры удаленности использовали различные показатели: расстояние до материка или берега озера (Power, 1972; Kelly et al., 1989; Tangney et al., 1990; Rejmánek, Rejmánková, 2002, и др.), до ближайшего острова (изолята) (Harris, 1973; Hadley,

1987; White, Miller, 1988; Dzwonko, Loster, 1988; Piessens et al., 2004, и др.), до ближайшего изолята с большим числом видов (Brown, 1971), до ближайшего в 3–5 раз более крупного острова (Dzwonko, Loster, 1988; Kelly et al., 1989; Tangney et al., 1990), среднее расстояние до ближайших 3–5 островов (Dzwonko, Loster, 1988; Piessens et al., 2004), среднее расстояние до всех островов в архипелаге (Power, 1972; Johnson, Simberloff, 1974; Piessens et al., 2004, и др.). Иногда использовали интегральные показатели степени изолированности – индексы иммиграции (Riebesell, 1982; Piessens et al., 2004).

Наиболее убедительные доказательства влияния изоляции на островные биоты были получены Л.И. Малышевым (1980) в результате анализа видового богатства флор высших сосудистых растений почти 200 островов, их групп и архипелагов, расположенных в различных частях света. Было показано, что острова площадью от 4 до 8000 км², удаленные от материка менее чем на 100 км, почти не испытывают эффекта изоляции. Флоры островов, удаленных на 100–200 км, обеднены по сравнению с аналогичными участками материка в 1.2–1.5 раза; 200–500 км – в 2 раза; при более значительном удалении – до 3–11 раз. Однако высказывается мнение, что аналогично эффекту площади выявление эффекта расстояния недостаточно для подтверждения теории динамического равновесия (Симберлофф, 1972; Бигон и др., 1989; Rejmánek, Rejmánková, 2002). Удаленные острова могут характеризоваться меньшим видовым богатством просто потому, что они не имели достаточно времени для полной колонизации. При этом следует обратить внимание, что в значительном числе случаев такая зависимость и не была обнаружена (Brown, 1971; Billings, 1977; Simpson, 1974; Wilcox, 1982; Case, Cody, 1987; White, Miller, 1988; Kelly et al., 1989; Tangney et al., 1990; Magnuson et al., 1998; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2002, 2003; Watling, Donnelly, 2006, и др.). В частности, по данным Уотлинга и Донелли, полученным на основе анализа 81 исследования разных систематических групп животных, она не была выявлена в 67% случаев (Watling, Donnelly, 2006). Считается, что это может быть связано как с полной изоляцией биоценозов, так и с очень высокой интенсивностью миграционных процессов (Brown, 1971; Watling, Donnelly, 2006).

Анализ параметра Z

Другой способ выявления эффекта удаленности основан на сравнении графиков зависимости “число видов – площадь” для групп островов с

различной удаленностью или для групп островов (архипелагов) и произвольно выбранных участков материка. Эту зависимость выражают степенной функцией: $S = CA^Z$ ($\log S = \log C + Z \log A$), где S – число видов, A – площадь, C и Z – параметры, значения которых характеризуют каждый конкретный набор данных. Основываясь на предположении о логнормальном распределении относительного обилия видов, Престон (Preston, 1962) предсказал, что значения Z варьируют в зависимости от того, является ли описываемый объект изолятом или участком материка (выборкой). Для выборки характерен диапазон значения Z примерно от 0.12 до 0.17 (0.20), а для изолятов – от 0.18 до 0.35 (0.20–0.40) (в скобках уточнения по: Connor, McCoey, 1979). Это означает больший наклон прямых, описывающих соотношение между логарифмом площади и логарифмом числа видов для островов, чем для участков материка (рис. 2). Меньшие значения Z для выборок объясняются тем, что они не представляют собой полный логнормальный набор видов, и для них характерно более высокое соотношение “число видов/число особей” (Preston, 1962). Макартур и Уилсон согласились с предположением Престона и, основываясь на равновесной теории, выдвинули идею, что значение Z для групп островов зависит от скорости иммиграции видов и, следовательно, растет на градиенте степени их изолированности (предсказание G , см. выше). Их в целом поддержали Коннор и Маккой, отметив, что, хотя значения Z для биот островов в некоторых случаях оказывается ниже 0.20, в среднем они все же выше, чем для участков материков (Connor, McCoey, 1979). Значения Z более 0.40 могут быть связаны с отсутствием (или очень низкой интенсивностью) обмена видами между изолятами (Brown, 1971) или с существенно более высоким разнообразием местообитаний на больших островах по сравнению с малыми (Connor, McCoey, 1979).

Л.И. Малышев (1975, 1980) рассмотрел закономерности варьирования значений Z для ряда материковых флор земного шара и 15 групп морских островов. В южной полосе Арктики значения Z в среднем равнялись 0.08, в таежной зоне – 0.10–0.13; в зонах широколиственных лесов, степной, субтропической – 0.14–0.19, в тропической зоне – 0.20–0.22. В случае флор морских островов показатель Z чаще изменялся от 0.22 до 0.42, что в значительной мере согласуется с предсказаниями Престона (Preston, 1962) и теории равновесия. При этом величина Z больше для мелких островов, чем для крупных, а при равенстве территории выше для групп островов, расположенных в

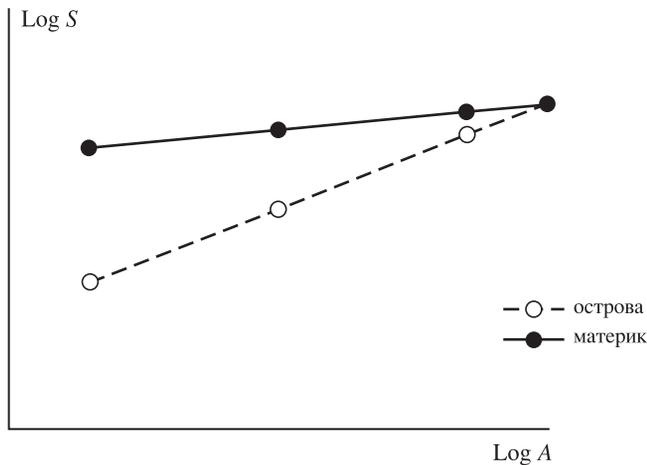


Рис. 2. Соотношение между площадью (A) и числом видов (S) на островах (фрагментах сообществ) и участках материка (крупных массивах сообществ). Разница между прямыми отражает степень проявления островного эффекта (схематический взгляд по: MacArthur, Wilson 1963; Уилкоккс, 1983; Kuussaari, 2009).

тропической зоне, чем в умеренной и особенно в холодной.

Обобщив данные для различных групп организмов (наземные растения, наземные беспозвоночные, зоопланктон, рыбы, птицы, млекопитающие) по шести участкам материковой суши, девяти архипелагам океанических островов и шести группам изолированных местообитаний, М. Бигон и др. (1989) делают вывод, что, невзирая на довольно большой разброс, значения Z для островов и изолированных местообитаний действительно в среднем выше, чем для участков материка. На основе анализа более чем 100 публикаций по фаунам изолятов Уотлинг и Донелли (Watling, Donnelly, 2006) показали, что настоящие острова в среднем характеризуются более высокими значениями Z (0.256), чем островные местообитания (0.202). При этом ими не выявлены различия в средних значениях Z для океанических и шельфовых островов, а также для разных систематических групп животных. Совсем недавно Дюарте с коллегами (Duarte et al., 2008) привели значение Z для сосудистых растений архипелага Кабо-Верде (Острова Зеленого Мыса), которое также хорошо согласуется с предсказанием Престона – 0.406.

Тем не менее гипотеза о линейной зависимости Z от степени изолированности архипелагов, по-видимому, не бесспорна. Так, Шёнер (Schoener, 1976 – цит. по: Connor, McCoy, 1979), основываясь на данных по орнитофауне 23 архипелагов, пришел к выводу, что значения Z снижаются с изоляцией (максимальные значения данного параметра

наблюдаются в биотах мало изолированных архипелагов, более низкие – удаленных архипелагов и участков материка (рис. 3)). По его мнению, это связано с меньшим размером видового пула более удаленных групп островов.

Видовая неполноценность сообществ

В соответствии с теорией равновесия островные биоты должны включать меньше видов, чем равные им по площади и близкие по условиям неизоллированные участки материка (рис. 1), т.е. быть неполноценными (unsaturated, depauperate) (Preston, 1962; MacArthur, Wilson, 1963; Connor, McCoy, 1979). Причем, как подчеркивает Престон (и с ним согласны Макартур и Уилсон), их неполноценность не является абсолютной, поскольку в равновесном состоянии они содержат число видов, соответствующее их размеру и степени изолированности.

Условия среды, наряду с площадью биоценозов определяющие скорость локального выпадения видов, способны в значительной степени маскировать островной эффект, когда последний тестируется путем анализа связи между числом видов, площадью и удаленностью изолятов от источников колонизации (Case, Cody, 1987; Kelly et al., 1989). Влияние этого фактора можно снизить, если ана-

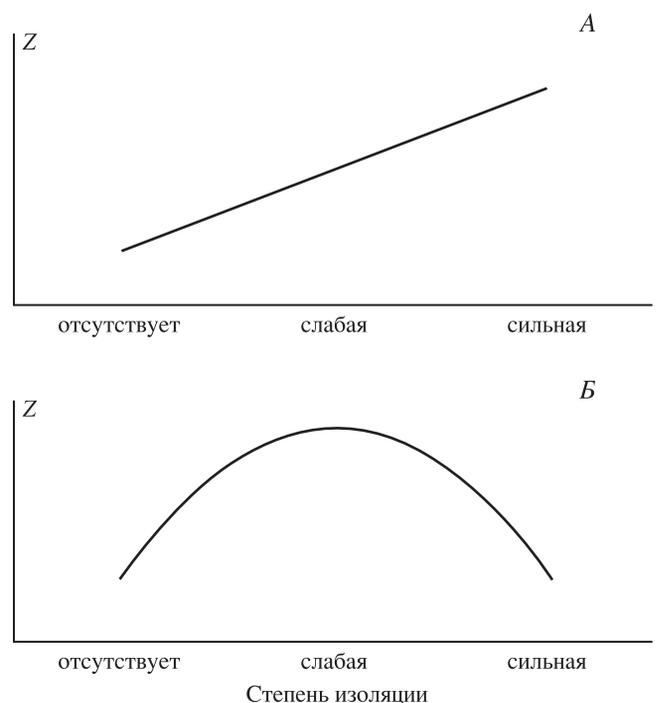


Рис. 3. Соотношение между значениями коэффициента Z и степенью удаленности архипелагов от материков в соответствии с представлениями Макартура и Уилсона (А) и Шёнера (Б) (схематический взгляд по: Connor, McCoy, 1979).

лизировать не видовое богатство изолированных биоценозов, а степень их относительной полноты на крупных по размеру гомогенных участках. Мы предполагаем, что для ценозов со сходными структурой и размером особей ее можно оценить через соотношение N/S , где N – число видов на значительных по размеру пробных площадях, а S – среднее число видов на заложенных в их пределах небольших площадках (Акатов, 1995, 1999; Акатов и др., 2002, 2003; Akatov et al., 2005). В основу этого показателя положены два хорошо известных эффекта. Первый – в результате изоляции из сообществ сначала выпадают преимущественно редкие виды (Preston, 1962; MacArthur, Wilson 1963; Dzwonko, Loster 1989; Zacharias, Brandes, 1990; Cutler, 1991; Kwiatkowska, 1994), что в большей степени влияет на видовое богатство крупных, чем малых участков. Второй – когда выпадают виды с более высокой численностью, то оставшиеся обычно увеличивают обилие и встречаемость (эффект компенсации или экологического высвобождения) (MacArthur, Wilson, 1963; MacArthur et al., 1972; Soule, 1986; Чернов, 2005; Gonzalez, Loreau, 2009), что опять-таки ограничивает влияние потерь на видовое богатство малых участков. Поэтому число видов на небольших участках островных биоценозов должно меньше зависеть от степени их изолированности, чем на крупных. Соответственно в случае проявления островного эффекта следует ожидать снижения разницы между N и S по мере уменьшения площади и роста степени изолированности ценозов (в результате снижения N и относительной стабильности S). С другой стороны, полевые наблюдения показывают, что данное соотношение (N/S) весьма устойчиво к изменениям условий среды (Акатов, 1995; Akatov et al., 2005).

Предлагаемый тест был опробован на примере ряда высокогорных фитоценозов и сообществ полей Западного Кавказа (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2002, 2003; Akatov et al., 2005). Обнаружено, что открытые фитоценозы подвижных осыпей альпийского пояса Западного Кавказа с высокой специфичностью видового состава (а соответственно и с высокой степенью изолированности) характеризуются более низкими значениями N/S по сравнению с аналогичными группировками неподвижных осыпей с низкой специфичностью состава и соответственно слабой изолированностью (Akatov et al., 2005). Фитоценозы субальпийских среднетравных лугов небольших (площадью 0.01–36.5 км²) обособленных лесами различных типов высокогорных массивов показали в среднем более низкие значения N при равных S по сравнению с аналогичными

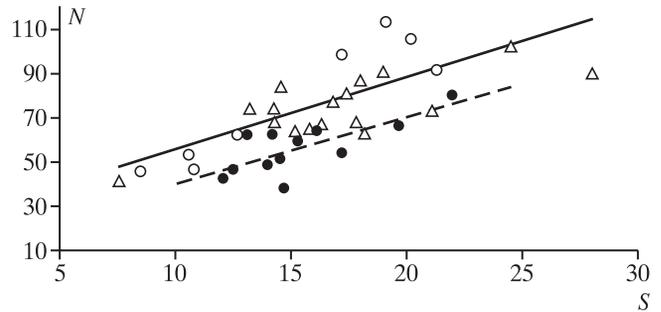


Рис. 4. Соотношение между числом видов сосудистых растений на небольших и более крупных участках фитоценозов субальпийских среднетравных лугов обособленных и необособленных высокогорных массивов Западного Кавказа.

N – общее число видов, выявленных на площади 400 м²; S – среднее число видов сосудистых растений для 25 площадок 0.5 м², заложенных в пределах каждого большого участка. Используются данные по 12 фитоценозам, расположенным на 7 небольших обособленных высокогорных массивах (площадью 0.01–36.5 км²) – темные кружки; по 8 фитоценозам, расположенным на крупном обособленном массиве (191 км²) – светлые кружки; 17 – на необособленных массивах – светлые треугольники. Пунктирная линия – линия регрессии для фитоценозов небольших обособленных высокогорных массивов; сплошная – линия регрессии для фитоценозов крупного обособленного и необособленных массивов.

Расстояние от обособленных массивов до ближайшего более крупного обособленного или до необособленного массива варьировало от 0.68 до 12 км; предполагаемое время изоляции фитоценозов обособленных массивов – около 1000 лет (более подробную информацию о сообществах обособленных массивов см.: Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999).

сообществами крупного обособленного (191 км²) и необособленных массивов (Akatov et al., 2005, а также рис. 4). Кроме того, выявлена положительная статистически значимая связь между степенью полноты субальпийских фитоценозов (N/S) и размером обособленных высокогорных массивов (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999, а также рис. 5; $r = 0.808$, $n = 20$, $P < 0.001$). Т.Г. Ескина (2002, 2003) на основе показателя N/S оценила уровень полноты полевых фитоценозов в пределах среднегорных и верхнегорных лесов Западного Кавказа и обнаружила, что в тех случаях, когда масштаб варьирования площади полей и их расстояния до ближайших полей (в том числе и более крупных) был существенным, данные факторы оказывали ожидаемое влияние на значения анализируемого показателя. Таким образом, полученные данные согласуются с теорией Макаурта и Уилсона.

Основным недостатком данного подхода является слабая изученность причин и интенсивности

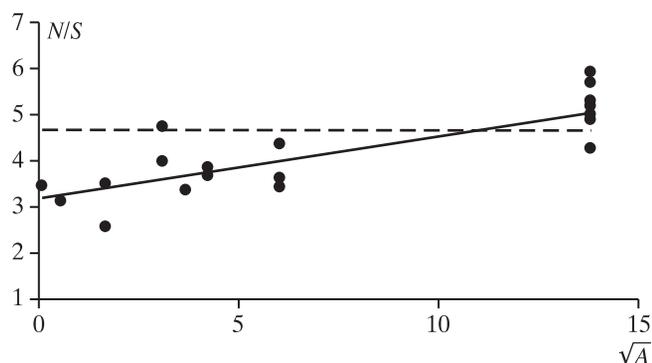


Рис 5. Соотношение между площадью обособленных высокогорных массивов (\sqrt{A}) и уровнем видовой полночленности фитоценозов (N/S). Горизонтальная пунктирная линия соответствует среднему значению N/S для участков субальпийских фитоценозов крупного обособленного и необособленных высокогорных массивов (соотношение между N и S для этих сообществ показано на рис. 4).

проявления эффекта компенсации в биологических сообществах (Gonzalez, Loreau, 2009; Морозов, 2009). В частности, повышенная плотность островных популяций может быть результатом не только конкурентного высвобождения, но и ослабления негативного воздействия хищников и паразитов (Морозов, 2009). Возможны эффекты сверхкомпенсации и недокомпенсации (MacArthur et al., 1972; Rodda, Dean-Bradley, 2002; Gonzalez, Loreau, 2009). Степень проявления этого эффекта может быть неодинакова в разных таксонах, ценотических комплексах и типах сред (Чернов, 2005). Кроме того, по мнению Ю.И. Чернова (2005), процессы компенсации характерны не только для изолированных ценозов, но и для сообществ экстремальных условий среды. Все это затрудняет правильную интерпретацию результатов тестирования островного эффекта данным способом.

Общие выводы

Итак, результаты проверки теории равновесия, рассмотренные выше, позволяют сделать следующие выводы.

1. Наиболее важные аргументы в пользу правомерности данной теории можно было бы получить на основе прямых наблюдений за оборотом видов на островах. Однако такой подход в реальности использовался нечасто и преимущественно в форме периодических учетов, точность, а также достаточность длительности и частоты которых, как правило, определить весьма сложно. Поэтому доказательства, полученные таким способом, одни авторы считают приемлемыми (Diamond, 1975; Уилкоккс, 1983), другие ставят под сомне-

ние (Vartiainen, 1967; Gilbert, 1980; Симберлофф, 1988; Бигон и др., 1989).

2. В подавляющем большинстве случаев выявляется положительная связь между числом видов и площадью островов. Но наличие данной связи, даже если видовое богатство оценивается не на островах в целом, а в пределах участков фиксированной площади определенных местообитаний, нельзя рассматривать в качестве безусловного аргумента в поддержку теории равновесия, поскольку ее можно объяснить и иными способами.

3. Эффект удаленности также можно объяснить, не прибегая к равновесной теории. При этом в значительном числе случаев он и не был обнаружен, что в свою очередь не обязательно свидетельствует о незначительной роли соотношения процессов вымирания и иммиграции видов в формировании островных сообществ. Отсутствие эффекта расстояния можно объяснить и с позиции теории равновесия (очень низкой или очень высокой скоростью иммиграции видов).

4. В соответствии с теорией равновесия число видов на островах, более удаленных от источника колонизации, в большей степени зависит от их площади, чем число видов на менее удаленных островах. Это означает больший наклон прямых (а соответственно и более высокие значения углового коэффициента – Z), описывающих соотношение между логарифмом площади и логарифмом числа видов для островов, чем для участков материка, а также рост значений Z на градиенте удаленности архипелагов от крупных массивов суши. Результаты многочисленных исследований позволяют сделать вывод, что значения Z для островов и изолированных местообитаний действительно в среднем выше, чем для участков материка, что согласуется с теорией равновесия. Но предсказание линейной зависимости Z от степени изолированности архипелагов не подтверждается.

5. Результаты исследований показали, что уровень полночленности изолированных фитоценозов Западного Кавказа, оцениваемый через соотношение N/S (где N – число видов на значительных по размеру пробных площадях и S – среднее число видов на заложенных в их пределах небольших площадках) ниже, чем не изолированных, что согласуется с теорией Макартура и Уилсона. Однако опыт использования данного теста остается ограниченным. Кроме того, из-за слабой изученности эффекта компенсации в биологических сообществах, лежащего в основе используемого метода оценки уровня полночленности, остается неясной возможность применения данного

подхода к тестированию островного эффекта в различных ценозах.

Таким образом, не столько результаты тестирования, сколько недостаточная строгость используемых тестов послужили поводом для ряда биологов 20–30 лет назад сделать вывод, что фактическое обоснование теории равновесия выглядит неопределенным (Симберлофф, 1982, 1988; Case, Cody, 1987; Williamson, 1989; Бигон и др., 1989). Последующие исследования не изменили ситуацию. К настоящему времени так и не получены убедительные доказательства ее безусловной правомерности, но нет и убедительных противоположных аргументов. При этом следует отметить, что, несмотря на данное обстоятельство, интерес биологов к этой теории не снижается на протяжении десятков лет.

ОСТРОВНАЯ БИОГЕОГРАФИЯ И ПРИРОДООХРАННАЯ ПРАКТИКА

К началу XX века благодаря сельскохозяйственному освоению суши естественные ландшафты были разрушены примерно на 20% ее территории. В последующем аграрная экономика сменилась индустриальной, что привело к разрушению ландшафтов еще на 43%. В результате в развитых странах, а также в районах древнего земледелия (Европа, часть Северной Америки, Юго-Восточная Азия, Индостан) к настоящему времени природные сообщества сохранились лишь на 1–10% территории, причем преимущественно в виде небольших изолированных фрагментов (Лосев, 2006).

Сокращение площади природных ландшафтов и сопутствующая этому утрата части местообитаний ведут к региональному или полному вымиранию некоторого числа видов, а их фрагментация – к снижению численности локальных популяций и интенсивности обмена видами между остатками сообществ, ставших изолятами (Diamond, 1975; Уилкоккс, 1983). Соответственно если теория равновесия островной биогеографии является правомерной, то недавно образованные фрагменты сообществ должны быть перенасыщены видами (supersaturated), т.е. включать виды, числом больше равновесного, соответствующего площади и степени изолированности участков. В дальнейшем они должны двигаться к новому равновесию за счет более высокой скорости вымирания видов по сравнению со скоростью их иммиграции (рис. 4). Этот процесс получил название “видовая релаксация” (species relaxation) (Diamond, 1975; Báldi, Vörös, 2006). Известно и другое название –

долговременный эффект инсультации (Уилкоккс, 1983). Таким образом, можно ожидать, что фрагментация сообществ станет причиной новой волны вымирания видов в более или менее отдаленной перспективе.

Данное предсказание вызвало обсуждение прикладных вопросов теории равновесия. Наиболее важными из них являются следующие: 1) о скорости вымирания видов и времени, необходимом, чтобы за счет этого процесса сообщества достигли нового равновесия (relaxation time); в том числе о последствиях современной фрагментации сообществ; 2) о минимальной площади резерватов, обеспечивающей в условиях изоляции сохранение их видового богатства в течение достаточно длительного периода времени; 3) об условиях, необходимых для естественной реколонизации видов на участки в случае их локального вымирания, в том числе о минимально необходимом для этого расстоянии между резерватами.

Скорость релаксации, последствия современной фрагментации сообществ и эффект отложенного вымирания видов

В соответствии с теоретическими предсказаниями скорость релаксации должна быть выше в меньших по размеру и более изолированных остатках сообществ (Diamond, 1975; Kuussaari et al., 2009). Однако если скорость вымирания видов в ценозах невысока, то время достижения сообществами нового равновесия (relaxation time) может составлять, например, несколько десятков или сотен тысяч лет, а сопутствующее этому снижение видового богатства не будет иметь практического значения в масштабе обозримого будущего (Diamond, 1975).

Основная информация о последствиях нарушения миграционных процессов для сообществ была получена путем сопоставления видового богатства участков материков, океанических и континентальных (т.е. отделенных от материка в прошлом в результате подъема уровня океана) островов (Diamond, 1975; Soule et al., 1978; Уилкоккс, 1983; Малышев, 1980). Так, Даймонд сопоставил видовое богатство орнитофаун островов вулканического и континентального происхождения, расположенных в р-не Новой Гвинеи, и определил, что за период около 10 тыс. лет континентальные острова площадью несколько сотен или тысяч квадратных километров потеряли значительное число видов птиц, но еще не достигли новой точки равновесия, в отличие от островов площадью менее 250 км². По его расчетам, для участков площадью несколько квадратных километров период

полной релаксации может составить всего несколько десятилетий (Diamond, 1975).

Соул с коллегами (Soule et al., 1979) на основе данных о соотношении “площадь – число видов” для Зондских островов определили скорость вымирания крупных млекопитающих в случае изоляции участков площадью от 2000 до 15 000 км². Результаты расчетов показали, что участок площадью примерно 4000 км² в случае изоляции теряет 11% видов через 50 лет, 44% – через 500 лет и 77% – через 5000 лет. Б. Уилкокс (1983), обобщив аналогичные данные по различным группам животных, делает вывод, что фауны млекопитающих должны сокращаться быстрее, чем фауны птиц, а фауны рептилий и амфибий – напротив, медленнее.

В какой степени данные результаты согласуются с последствиями антропогенной фрагментации природных сообществ? Одними из первых этот вопрос поставили Симберлофф и Готелли (Simberloff, Gotelli, 1984), после того как на основе анализа нескольких групп фрагментов лесов и прерий сделали вывод, что 80–100 лет изоляции не привели к сокращению числа видов растений на небольших участках ценозов. В последние два десятилетия эта проблема стала наиболее обсуждаемой в островной экологии. Исследованиями были охвачены практически все континенты, многие типы сообществ (умеренные и тропические леса, прерии, луга) и группы организмов (сосудистые растения, позвоночные и беспозвоночные животные). Объектами изучения становились фрагменты сообществ площадью от нескольких квадратных метров до более сотни квадратных километров, хотя чаще – от 0.1 до 150 га; при этом их расстояние до соседних фрагментов обычно не превышало 1–2 км; время изоляции составляло преимущественно от 30 до 250 лет. Для решения поставленной задачи использовали в основном те же методы, что и для тестирования теории равновесия: прямые наблюдения, анализ соотношений между числом видов, их площадью и степенью изолированности, а также параметра *Z*. Полученные результаты можно свести к следующему.

1. Стационарные исследования дубовых лесов Беловежской пушчи (Польша), проведенные с 1960 по 1992 г. Квиатковской (Kwiatkowska, 1994), показали снижение видового богатства их фрагментов, причем наиболее быстро исчезали виды с низкой встречаемостью. К сожалению, публикации, в которых изложены результаты прямой оценки последствий фрагментации, т.е. сопоставляется число видов на участках природных

местообитаний до и после изоляции, встречаются очень редко (Whittaker et al., 2005).

2. В большинстве случаев выявлена положительная корреляция между числом видов (в том числе и на участках фиксированного размера) и площадью остатков природных местообитаний (Usher et al., 1992; Kohn, Walsh, 1994; Grashof-Bokdam, 1997; Berglund, Jonsson, 2001; Krauss et al., 2004; Cagnolo et al., 2006; Bell, Donnelly, 2006; Báldi, Vörös, 2006; Aparicio et al., 2008; Загурная, 2010а). Однако, как указывалось выше, это не является существенным аргументом в пользу предположения о значительном влиянии островного эффекта на видовое богатство в том числе и потому, что меньшие по размеру фрагменты могут содержать меньше (как, впрочем, и больше) видов, чем более крупные, из-за более интенсивного нарушающего воздействия хозяйственной деятельности человека (Kemper et al., 1999; Gibb, Hochuli, 2002; Laurance, 2002; Загурная, 2010а, б). Большой интерес представляют случаи отсутствия связи числа видов с современной площадью фрагментов сообществ (Metzger, 1997; Kemper et al., 1999; Piessens et al., 2004; Wilsey et al., 2005; Butaye et al., 2005; Watling, Donnelly, 2006; Manu et al., 2007; Krauss et al., 2010), особенно когда это сочетается с наличием связи между современным числом видов и размером фрагментов в прошлом (Butaye et al., 2005; Helm et al., 2006; Krauss et al., 2010). Считается, что это один из наиболее сильных аргументов, свидетельствующих о неравновесном (перенасыщенном) состоянии видового богатства современных остатков сообществ. Предполагается, что это связано с относительно низкой скоростью вымирания видов в сочетании с относительно небольшим периодом их изоляции.

3. В большинстве случаев не выявлена отрицательная корреляция между видовым богатством и степенью изолированности фрагментированных ценозов (Usher et al., 1992; Metzger, 1997; Kemper et al., 1999; Lomolino, Perault, 2001; Berglund, Jonsson, 2001; Krauss et al., 2004; Bell, Donnelly, 2006; Watling, Donnelly, 2006; Cagnolo et al., 2006; Aparicio et al., 2008; Загурная, 2008, 2010а). Обратные примеры встречаются значительно реже (Grashof-Bokdam, 1997; Alados et al., 2009; Manu et al., 2007). В качестве возможных причин отсутствия такой связи указывается малый масштаб варьирования дистанции между фрагментами (Cagnolo et al., 2006; Загурная, 2008, 2010а), но чаще невысокие изолирующие свойства окружающей среды или непродолжительный период изоляции сообществ (Metzger, 1997; Cook et al., 2002; Watling, Donnelly, 2006 и др.).

4. Более определенные выводы можно сделать на основе анализа параметра Z . В частности, исследования 66 предгорных фрагментированных лесов Карпат (Польша) показали, что значения Z изменялись в зависимости от особенностей участков леса (происхождения, времени изоляции и т. д.) от 0.13 до 0.19 для общего числа видов и от 0.13 до 0.25 для собственно лесных видов растений (Dzwonko, Loster, 1988). Величина Z для различных компонентов видового богатства сосудистых растений 55 лесных фрагментов в северной Бельгии варьировала от 0.17 до 0.45 (Honnyau et al., 1999). Результаты изучения 46 изолированных участков тайги в природном резервате Гранландет (Швеция) свидетельствуют, что значения Z не одинаковы у разных групп растений. Для сосудистых растений они равны 0.20, мхов – 0.16, печеночников – 0.20, лишайников – 0.10, разных систематических групп грибов – 0.29–0.41, для редких видов – 0.56 (Berglund, Jonsson, 2001). Ю.С. Загурная (2010а) проанализировала значения Z для разных компонентов фрагментированных широколиственных лесов Западного Предкавказья. По ее данным, они варьируют от 0.08 до 0.42. Максимальное значение (0.42) характерно для группы редких видов; остальные в основном не превышают 0.20. В частности, для всех видов – 0.17, только лесных – 0.15. Для кальцефильных лугов Центральной Европы приводятся Z , равные 0.11 (Krauss et al., 2004); амфибий, рептилий и птиц заповедных территорий Венгрии 0.08, 0.16 и 0.20 соответственно (Báldi, Vörös, 2006). Уотлинг и Донелли (Watling, Donnelly, 2006) на основе значительного числа публикаций, посвященных разным группам животных фрагментированных биотопов, приводят усредненное значение Z , равное 0.18. Таким образом, в большинстве случаев значения Z более соответствуют “материковым”, а не “островным” биотам. Исключение составляют преимущественно группы редких видов, что может свидетельствовать о начальных этапах проявления островного эффекта.

Таким образом, в большинстве случаев принятые усилия не дали убедительных доказательств существенного влияния островного эффекта на видовое богатство фрагментированных человеком ценозов. Исключение составили сообщества организмов с очень коротким жизненным циклом, например насекомых (Klein, 1989; Krauss et al., 2010; Бугрова, 2010). Интересно, однако, что данное обстоятельство не только не поставило под сомнение правомерность теории равновесия, но привело к формированию на ее основе новой природоохранной концепции, получившей весьма широкую поддержку. Она тесно связана с

понятием времени релаксации и в переводе может звучать как “концепция отложенного вымирания” или “долга вымирания” (extinction debt: Tilman et al., 1994; Gibb, Hochuli, 2002; Eriksson et al., 2002; Báldi, Vörös, 2006; Kuussaari et al., 2009; Krauss et al., 2010; Акатов, 2011). Ее основные положения могут быть сформулированы следующим образом.

1. Поскольку в большинстве районов Земли антропогенная фрагментация природных ландшафтов произошла относительно недавно, остатки многих биоценозов включают избыточное число видов, часть из которых будет утеряна в процессе движения к новому равновесию, причем без каких-либо внешних воздействий.

2. Число таких видов более значительно в больших по размеру и менее изолированных фрагментах; их больше среди видов нижних трофических уровней и с более продолжительным жизненным циклом (рис. 6).

3. Такие фрагменты ландшафтов и группы видов должны стать объектом особого внимания со стороны экологов. Имеется некоторый (возможно значительный) период времени, который необходимо использовать для организации эффективной системы по их сохранению.

Таким образом, отложенное вымирание – феномен, который трудно поддается выявлению и количественной оценке, но который необходимо учитывать при природоохранном планировании (Kuussaari et al., 2009).

Площадь резерватов

В соответствии с теорией равновесия (см. также рис. 2) влияние изоляции на видовое богатство сообществ может быть практически сведено к нулю, по крайней мере в течение обозримого

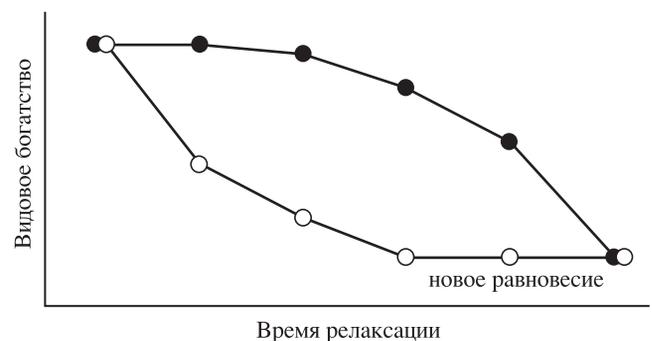


Рис. 6. Видовая релаксация и время, необходимое чтобы за счет этого процесса сообщества достигли нового равновесия. Черные кружки – группа видов с продолжительным жизненным циклом; светлые – с коротким жизненным циклом (по: Kuussaari, 2009).

будущего, если размер резервата будет больше некоторой пороговой величины. Как следует из рис. 2, наиболее надежным способом определения необходимой для этого площади является сопоставление числа видов на островах (островных местообитаниях) и на сходных по площади и условиям участках материка (Brown, 1971; Diamond, 1975; Малышев, 1980; Уилкоккс, 1983, и др.).

Так, по данным Л.И. Малышева (1980), многие крупные острова, площадь которых превышает 8 тыс. км², по уровню флористического богатства в пересчете на 100 км² имеют “материковую” флору независимо от степени их изоляции. По его расчетам, для сохранения видового богатства сосудистых растений в резерватах их площадь должна быть значительной – не меньше минимальной площади выявления конкретной флоры. В Арктике – не менее 100 км², в умеренной и теплой зонах она исчисляется несколькими сотнями или тысячами квадратных километров. Как следует из работы Кейза и Коди (Case, Cody, 1987), примерно такие же по площади участки необходимы для сохранения видового разнообразия основных групп позвоночных животных, несколько меньшие – для сохранения птиц, более крупные – для пресмыкающихся и наиболее крупные – для млекопитающих.

Следует отметить, однако, что по ряду причин возможности использования для этой цели данных по биотам настоящих островов ограничены. Среди них: 1) продолжительность их изоляции намного значительнее (от 10 тыс. до 1 млн. лет), чем обычно рассматриваемые временные горизонты природоохранного планирования (обычно до 1000 лет: Шаффер, 1989); 2) уровень изоляции островных биот существенно отличается от такового остатков естественных биоценозов, разбросанных в пределах агрокультурного или техногенного ландшафта (Doak, Mills, 1994).

Этих недостатков можно было бы избежать, если в качестве моделей использовать сообщества, ставшие изолятами по вине человека (фрагменты лесов, степей и т.д.), а в качестве эталона – их сплошные массивы (continuous communities). Но поскольку продолжительность изоляции таких фрагментов преимущественно невелика и ее часто недостаточно для ощутимого проявления островного эффекта, примеры положительного опыта в этом отношении встречаются редко. В частности, на основе такого рода данных определены размеры фрагментов, необходимые для сохранения в лесах умеренной зоны разнообразия птиц (не менее 30 км²: Faaborg et al., 1995) и муравьев (не менее 1 км²: Бугрова, 2010).

Высказывается также мнение, что островные местообитания природного происхождения (пещеры, озера, реки, болота и т.д.) и особенно вершины гор предоставляют хорошие возможности для определения условий долгосрочного сохранения фрагментированных сообществ (Watling, Donnelly, 2006). Однако и этот подход имеет недостатки: 1) границы сообществ-изолятов часто плохо выражены, а соответственно сложно определить их площадь; 2) трудно оценить уровень и период изоляции; 3) во многих случаях отсутствуют эталоны полночленности, т.е. сообщества, которые можно рассматривать в качестве участков “материка”.

Кроме того, способ оценки уровня видовой неполночленности островных сообществ путем сопоставления их видового богатства с числом видов на участках “материка” такой же площади часто не применим к природным изолятам, так как выявленное различие может быть связано не с нарушением миграционных процессов, а с существенным различием условий среды. Небольшие естественно изолированные участки ценозов чаще встречаются на краю ценоареалов (фрагменты степей и лесов в зоне экотона, участки высокогорных лугов на обособленных высокогорных массивах, расположенных по периферии горных систем и т.д.) и соответственно сформированы в менее благоприятных условиях среды, чем участки сплошных массивов.

С целью снизить влияние данного фактора при оценке степени проявления островного эффекта мы попробовали анализировать не видовое богатство ценозов, а уровень их полночленности на значительных по размеру гомогенных участках (через соотношение N/S – см. выше, а также: Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999). В качестве объекта исследований использовали субальпийские луга обособленных и необособленных лесом высокогорных массивов Западного Кавказа. На рис. 5 показано соотношение между значениями N/S для фитоценозов, расположенных на обособленных высокогорных массивах разной площади, и средним значением этого показателя (4.67 – горизонтальная пунктирная прямая) для фитоценозов необособленных массивов и наиболее крупного обособленного массива (191 км²). Как видно из рисунка, прямые пересекаются на уровне площади примерно 100 км². Можно ожидать, что данная величина определяет минимальные размеры резерватов, позволяющие сохранить видовое богатство субальпийских лугов в течение длительного времени.

Таким образом, имеющиеся данные позволяют сделать вывод, что для долгосрочного сохранения

видового богатства как растений, так и животных требуются значительные по площади резерваты (несколько десятков, сотен и даже тысяч квадратных километров) (Brown, 1971; Малышев, 1980; Case, Cody, 1987; Faaborg et al., 1995; Акатов, 1999, и др.). Об этом свидетельствуют и результаты изучения изолятов существенно меньшего размера. Так, Т.Г. Ескина (2002, 2003), используя показатель N/S , выяснила, что луговые фитоценозы полей среднегорных и верхнегорных лесов Западного Кавказа площадью до 20 га обеднены по сравнению с близкими по структуре и составу субальпийскими лугами этого района примерно на 25–40%. Обесо и Аедо (Obeso, Aedo, 1992) на основе анализа видового богатства открытых группировок растений небольших изолированных пляжей Атлантического побережья Испании (площадью 0.05–71.1 га) делают вывод, что на всех из них происходит вымирание видов, и ни один не пригоден для организации резерватов. Кроме того, результаты некоторых исследований показали, что многовидовые сообщества менее устойчивы к нарушению миграционных процессов, чем маловидовые, и поэтому для их сохранения требуются более крупные резерваты и более строгие меры охраны (Акатов, 1998, 1999; Ескина, 2003). С этим выводом согласуются данные о большей чувствительности к изоляции биот тропической зоны по сравнению с биотами умеренной и, особенно, холодной зон (Малышев, 1980; Wilcove et al., 1986; Chown et al., 1998).

Эффекты архипелага и матрицы

Считается, что резерваты, составляющие заповедную сеть (ecological networks), не должны быть слишком удалены друг от друга, иначе эффект “архипелага” будет утрачен (Малышев, 1980; Пузаченко, Дроздова, 1986). По данным Л.И. Малышева (1980), для флоры высших сосудистых растений режим изоляции будет возникать при удалении охраняемых участков на 100–200 км от крупных массивов природного растительного покрова. Однако, как свидетельствуют результаты других исследований, миграционные возможности растений более ограничены (Вульф, 1933; Удра, 1982, 1989; Piessens et al., 2004). О низкой интенсивности обмена видами между островными флорами, как указывалось выше, может свидетельствовать частое отсутствие отрицательной корреляции между их видовым богатством и степенью изолированности. Так, Уайт и Миллер (White, Miller, 1988) выявили слабую положительную связь между видовым богатством еловых лесов и дистанцией между хребтами Южных Аппалачей, которая варьировала от 3.3

до 23.9 км. Келли с соавторами (Kelly et al., 1989) не выявили зависимости между видовым богатством лесных и кустарниковых сообществ островов оз. Манапури (Новая Зеландия) и расстоянием между этими островами и материковым берегом озера, варьирующим от 17 м до 2.15 км. Наши данные по фитоценозам высокогорных массивов Западного Кавказа, удаленных от более крупных массивов на 0.68–12 км, также свидетельствуют в пользу этой точки зрения (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999).

На отсутствие связи “расстояние – число видов” обращают внимание и зоологи (Brown, 1971; Case, Cody, 1987; Watling, Donnelly, 2006, и др.). Однако, как следует из их публикаций, такая ситуация может свидетельствовать как об отсутствии миграционных процессов (Brown, 1971), так и о высокой интенсивности обмена видами между островами (Case, Cody, 1987), что в значительной мере определяется разной миграционной активностью таксонов. Например, по данным Кейза и Коди, 20 км водной среды не являются препятствием для проникновения на острова птиц и прибрежных рыб, но существенно снижают такую вероятность для рептилий и млекопитающих (Case, Cody, 1987). По мнению Брауна (Brown, 1971), высокой миграционной активностью отличаются птицы, летучие мыши, летающие насекомые; низкой – амфибии, рептилии, пресноводные рыбы и нелетающие беспозвоночные.

В целом же работы, посвященные определению минимального необходимого расстояния между изолятами, как собственно и их минимальной необходимой площади, встречаются нечасто и в основном были опубликованы два–четыре десятилетия назад. В последние годы значительное распространение получила точка зрения, что видовое богатство изолятов в большей мере зависит от особенностей окружающей среды и наличия миграционных коридоров, чем от расстояния между изолятами – “эффект матрицы” (Wilcove et al., 1986; Turner, Corlett, 1996; Metzger, 1997; Kemper et al., 1999; Lomolino, Perault, 2001; Ескина, 2003; Туниев, Акатов, 2009). В частности, Кеннеди с коллегами (Kennedy et al., 2010) показали, что видовое разнообразие птиц во фрагментах лесов острова Ямайка в значительной мере определяется характером окружающего их ландшафта. Оно более значительно, если фрагменты расположены в пределах агрокультурного ландшафта, и существенно ниже, если остатки лесов включены в урбо- или технический ландшафты. Опираясь на данные своих исследований, авторы предупреждают, что смена характера использования земель

приведет к вымиранию ряда видов птиц даже без изменения площади и состояния лесов острова.

Ослабление внимания экологов к площади фрагментов и расстоянию между ними и рост интереса к миграционным коридорам и ландшафтными матрицам, по-видимому, являются вынужденными – в большинстве развитых стран мира все труднее выделить крупные массивы природных ландшафтов (или их “архипелаги”), перспективные для организации полноценных резерватов. В качестве ответа на этот вызов предлагается “экстенсивный” подход к сохранению разнообразия видов. Он предполагает активное управление агрокультурными ландшафтами на значительных площадях (т.е. матрицами) с целью создания благоприятных условий для поддержания целостности включенных в них фрагментов природных сообществ (Wilcove et al., 1986; Metzger, 1997; Whittaker et al., 2005; Watling, Donnelly, 2006; Báldi, Vörös, 2006; Kuussaari, 2009; Wiens, 2009). Следует отметить, однако, что несмотря на значительную популярность этой идеи, конкретные знания о роли матриц и миграционных коридоров в сохранении целостности изолятов остаются весьма ограниченными (Shaffer, 2001; Kennedy et al., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, теория равновесия островной биогеографии имела сложную, но интересную и в целом удачную судьбу. Она пережила двойное рождение, была воспринята как революционная, а затем подверглась резкой критике. Проверка ее правомочности путем тестирования предсказаний не дала однозначных результатов. Разработанные на ее основе предложения по охране биоразнообразия, касающиеся площади резерватов и расстояния между ними, так и не наполнились конкретикой, а свелись к общим рекомендациям, согласно которым охраняемые территории должны быть максимально крупными и располагаться как можно ближе друг к другу (Руководящие принципы..., 2000). Необходимо отметить, что и потребность в таких рекомендациях в развитых странах мира постепенно снижается, поскольку все труднее становится выделять для охраны крупные массивы природных ландшафтов. На смену подходу к сохранению видового разнообразия территорий путем заповедания крупных фрагментов естественных сообществ или их “архипелагов” приходит концепция экологических сетей, акцентирующая внимание на миграционных коридорах, а также представление о необходимости активного управления агрокультурными ландшафтами на значительных

площадях (т.е. ландшафтными матрицами). При этом данная тенденция воспринимается как отход от бинарного взгляда на систему “ценоз – изолирующая среда”, сформированного под влиянием островной биогеографии (Kennedy et al., 2010), а соответственно как снижение значимости теории равновесия в природоохранной практике.

И все же, несмотря на то, что положения рассматриваемой теории многими считаются упрощенными, в середине XX века она представляла значительный прорыв по сравнению с доминирующими тогда представлениями, рассматривающими островные биоты преимущественно со статических позиций. В дальнейшем элегантная концепция Макартура и Уилсона оказала большое воздействие на теоретическую и эмпирическую биогеографию (Brown, Lomolino, 2000). Под ее влиянием сформировался ряд других интересных направлений, в том числе концепция метапопуляции (Hanski, 1982; Гилпин, 1989; Hanski et al., 1996) и гипотеза видового фонда (Terborgh, Faaborg, 1980; Ricklefs, 1987; Cornell, Lawton, 1992; Zobel et al., 1998). Результаты огромного числа исследований, направленных на проверку ее предсказаний, существенно увеличили объем знаний о механизмах формирования видового богатства островных местообитаний. Биология охраны природы (conservation biology) стала немиссима без таких понятий, как “неполночленность”, “перенасыщение”, “видовая релаксация”. Несмотря на отсутствие явных признаков видовой релаксации в сообществах, фрагментированных 50–250 лет назад, предсказанное теорией значительное снижение их видового богатства в отдаленной перспективе почти никем не оспаривается, что нашло отражение в новой природоохранной концепции, основанной на признании эффекта отложенного вымирания видов и поддержанной многими экологами Европы (Kuussaari, 2009; Krauss et al., 2010).

В статье приведены результаты исследований, выполненные при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 97-04-48360; 02-04-06282), ГЭФ (проект В.2.5.42) и Министерства образования РФ (проект 015.07.01.60).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., 1995. Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Ботан. журн. Т. 80. № 4. С. 49–64.
- Акатов В.В., 1998. Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов // Ботан. журн. Т. 83. № 3. С. 121–131.

- Акатов В.В.*, 1999. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во МГТИ. 114 с.
- Акатов В.В.*, 2010. Роль локальных и региональных процессов в формировании видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа на участках разной площади // Электронный журнал "Исследовано в России". 040. С. 479–486, <http://zhurnal.arelarn.ru/articles/2010/040.pdf>.
- Акатов В.В.*, 2011. Антропогенная фрагментация природных сообществ и эффект отложенного вымирания видов // Географические основы формирования экологических сетей в России и Восточной Европе. Ч. 1. Мат-лы электронной конф. (1–28 февраля 2011 г.). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 12–17.
- Акатов В.В., Акатова Т.В.*, 1999. Видовая неполноценность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 3. С. 32–37.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В.*, 2002. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 112–121.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В.*, 2003. Об эволюционной полнотности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 4. С. 308–317.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Болотов И.Н., Шутова Е.В.*, 2006. Закономерности формирования островных фаун булавоусых чешукрылых (*Lepidoptera, Diurna*) на северном пределе распространения лесов в области плейстоценовых материковых оледенений (на примере островов Белого моря) // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 327–336.
- Бугрова Н.М.*, 2010. Влияние фрагментации лесного массива на население муравьев // Зоол. журн. Т. 89. № 3. С. 287–293.
- Вульф Е.В.*, 1933. Введение в историческую географию растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 415 с.
- Гилтин М.Е.*, 1989. Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты / Под. ред. Сулея М. М.: Мир. С. 158–173.
- Демина О.Н., Акатов В.В., Середя М.М., Кондакова М.Ю.*, 2006. Влияние изоляции на видовое богатство степных фитоценозов государственного заповедника "Ростовский" // Матер. междунар. науч.-практич. конф. "Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия", 26–28 апреля 2006 г., пос. Орловский, Ростовская область. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та. С. 192–196.
- Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В.*, 1987. О связи видового разнообразия с территориальными размерами изолятов // Экология. № 3. С. 3–7.
- Ескина Т.Г.*, 2002. Площадь и степень изоляции как факторы варьирования видовой полнотности фитоценозов лесных полей Северо-Западного Кавказа // Изв. вузов. Сев.-Кавказ. регион. Сер. Ест. науки. № 4. С. 87–89.
- Ескина Т.Г.*, 2003. Роль островного эффекта в формировании фитоценозов лесных полей Северо-Западного Кавказа. Автореф. дис. канд. биол. наук. Майкоп: Майкоп. гос. технол. ин-т. 19 с.
- Загурная Ю.С.*, 2008. Влияние изоляции на состав и видовое богатство фитоценозов дубовых лесов предгорной части Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 113. Вып. 3. С. 37–42.
- Загурная Ю.С.*, 2010а. Влияние фрагментации на видовое богатство широколиственных лесов Западного Предкавказья. Автореф. дис. канд. биол. наук. Майкоп: Майкопский гос. технологический ун-т. 22 с.
- Загурная Ю.С.*, 2010б. Влияние фрагментации на степень нарушенности предгорных лесных сообществ Западного Предкавказья // Экол. вестн. Сев. Кавказа. Т. 6. № 4. С. 70–80.
- Лосев К.С.*, 2006. Преобразование естественных ландшафтов // Современные глобальные изменения природной среды. В 2-х томах. Т. 2. М.: Науч.мир. С. 203–212.
- Малышев Л.И.*, 1975. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Ботан. журн. Т. 60. № 11. С. 1537–1551.
- Малышев Л.И.*, 1980. Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общ. биологии. Т. 41. № 3. С. 338–349.
- Морозов Н.С.*, 2009. Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдается ли обеднение видового состава и компенсация плотностью // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сб., посвященный 75-летию акад. Юрия Ивановича Чернова / Под. ред. Бабенко А.Б., Матвеевой Н.В., Макарова О.Л., Головач С.И. Москва; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT PLY. С. 429–487.
- Пианка Э.*, 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Пузаченко Ю.Г., Дроздова Н.Н.*, 1986. Площадь охраняемых территорий // Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. М.: Наука. С. 72–109.
- Руководящие принципы формирования Общеввропейской экологической сети, 2000 // Информационные материалы по экологическим сетям. Вып. 4. М.: ЦОДП. 31 с.
- Симберлофф Д.С.*, 1982. Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // Экология. № 4. С. 3–13.
- Симберлофф Д.С.*, 1988. Биогеографические модели распространения видов и организация сообществ //

- Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс. С. 60–81.
- Сухова Д.Б., Онинченко В.Г., Сухов С.В., 1997. Опыт изучения влияния “островного эффекта” на флористическую насыщенность пестроовсянищевых лугов Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 2. С. 48–53.
- Туниев С.Б., Акатов В.В., 2009. Длина и видовое богатство рыб горных рек Черноморского побережья Кавказа (на примере Сочинского Причерноморья) // Экол. вестн. Сев. Кавказа. № 5. С. 37–45.
- Удра И.Ф., 1982. Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Ботан. журн. Т. 67. № 8. С. 1047–1059.
- Удра И.Ф., 1989. Характер, типы и основные пути миграции семенных растений // Ботан. журн. Т. 74. № 10. С. 1423–1432.
- Уилкокс Б.А., 1983. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир. С. 117–142.
- Холин С.К., 1995. Число видов и видовая структура сообществ жужелиц фрагментированных участков леса в агроландшафте Приморья // Экология. № 3. С. 208–213.
- Чернов Ю.И., 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Шаффер М., 1989. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты / Под. ред. Сулея М. М.: Мир. С. 93–117.
- Штуннов А.Б., Абрамова Л.А., 2006. Изменения флоры островов Кемь-Лудского архипелага (1962–2004) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 111. № 1. С. 45–56.
- Abbott J., 1978. Factors determining the number of land bird species on islands around south-western Australia // Oecologia. V. 22. P. 221–223.
- Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V., 2005. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountain of the Greater Caucasus // Plant Ecol. V. 181. P. 9–22.
- Alados C.L., Navarro T., Komac B., Pascual V., Martinez F., Cabezudo B., Pueyo Y., 2009. Do vegetation patch spatial patterns disrupt the spatial organization of plant species? // Ecological Complexity. V. 6. P. 197–207.
- Amerson A.B., 1975. Species richness on the non-disturbed north-western Hawaiian islands // Ecology. V. 56. P. 435–444.
- Angermeier P.L., Schlosser I.J., 1989. Species-area relationship for stream fishes // Ecology. V. 70. № 5. P. 1450–1462.
- Aparicio A., Albaladejo R.G., Olalla-Tárraga M.A., Carrillo L.F., Rodríguez M.A., 2008. Dispersal potentials determine responses of woody plant species richness to environmental factors in fragmented Mediterranean landscapes // Forest Ecology and Management. V. 255. P. 2894–2906.
- Báldi A., Vörös J., 2006. Extinction debt of Hungarian reserves: A historical perspective // Basic and Applied Ecology. V. 7. P. 289–295.
- Barbour C.D., Brown J.H., 1974. Fish species diversity in lakes // Am. Nat. V. 108. P. 473–489.
- Bell K.E., Donnelly M.A., 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica // Conserv. Biol. V. 20. № 6. P. 1750–1760.
- Berglund H., Jonsson B.G., 2001. Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands // J. Veget. Sci. V. 12. P. 857–866.
- Billings W.D., 1977. Alpine phytogeography across the Great Basin // Naturalist Memoirs. V. 2. P. 105–117.
- Boecklen W.J., Gotelli N.J., 1984. Island biogeographic theory and conservation practice: species-area or species-area relationships? // Biol. Conserv. V. 29. P. 63–80.
- Brian J.W., Leanne M.M., Polley H.W., 2005. Predicting plant extinction based on species-area curves in prairie fragments with high beta richness // Conserv. Biol. V. 19. № 6. P. 1835–1841.
- Brown J.H., 1971. Mammals on mountaintops: Non-equilibrium insular biogeography // Am. Nat. V. 105. P. 467–478.
- Brown J.H., Kodric-Brown A., 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of migration on extinction // Ecology. V. 58. P. 445–449.
- Brown J.H., Lomolino M.V., 1989. On the nature of scientific revolutions: independent discovery of the equilibrium theory of island biogeography // Ecology. V. 70. P. 1954–1957.
- Brown J.H., Lomolino M.V., 2000. Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory // Global Ecol. Biogeogr. V. 9. P. 87–92.
- Buckley R.C., 1985. Distinguishing the effects of area and habitat types on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation // J. Biogeogr. V. 12. P. 527–535.
- Butaye J., Adriaens D., Honnay E.O., 2005. Conservation and restoration of calcareous grasslands: a concise review of the effects of fragmentation and management on plant species // BASE. V. 9. № 2. P. 111–118.
- Cagnolo L., Cabido M., Valladares G., 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects // Biol. Conserv. V. 132. P. 510–519.
- Case T.J., Cody M.L., 1987. Testing theories of island biogeography // Amer. Sci. V. 75. P. 402–411.

- Chown S.L., Gremmen N.J.M., Gaston K.J., 1998. Ecological biogeography of Southern Ocean Islands species-area relationships, human impacts, and conservation // *Am. Nat.* V. 152. P. 562–575.
- Coleman B.D., 1981. On random placement and species-area relations // *Math. Biosci.* V. 54. P. 191–215.
- Connor E.F., McCoy E.D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship // *Am. Nat.* V. 113. P. 791–833.
- Cook W.M., Lane K.T., Foster B.L., Holt R.D., 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments // *Ecol. Lett.* V. 5. P. 619–623.
- Cornell H.V., Lawton J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // *J. Anim. Ecol.* V. 61. P. 1–12.
- Culver D.C., Holsinger J.R., Baroody R., 1973. Toward a predictive cave biogeography: The Greenbrier Valley as a case study // *Evolution.* V. 27. P. 689–695.
- Cutler A., 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats // *Biol. Conserv.* V. 5. № 4. P. 496–505.
- Deshaye J., Morisset P., 1989. Species-area relationship and the SLOSS effect in a subarctic archipelago // *Biol. Conserv.* V. 48. P. 265–276.
- Diamond J.M., 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves // *Biol. Conserv.* V. 7. P. 129–146.
- Doak D.F., Mills L.S., 1994. A useful role for theory in conservation // *Ecology.* V. 75. № 3. P. 615–626.
- Duarte M.C., Rego F., Romeiras M.M., Ilidio M., 2008. Plant species richness in the Cape Verde Islands – ecological determinants // *Biodivers. Conserv.* V. 17. P. 453–466.
- Dzwonko Z., Loster S., 1988. Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // *Veg. etatio.* V. 76. P. 15–27.
- Eadie J., Hurly T.A., Montgomerie R.D., Teather K.I., 1986. Lakes and rivers as islands: species-area relationship in the fish faunas of Ontario // *Environmental Biol. Fishes.* V. 15. № 2. P. 81–89.
- Eriksson O., Cousins S.A.O., Bruun H.H., 2002. Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia // *J. Veget. Sci.* V. 13. P. 743–748.
- Faaborg J., Brittingham M., Donovan T., Blake J., 1995. Habitat fragmentation in the temperate zone: Perspective for Managers // *Ecology and management of neotropical migratory birds* / Eds Martin T.D., Finch D.M. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 357–380.
- Gibb H., Hochuli D.F., 2002. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages // *Biol. Conserv.* V. 106. P. 91–100.
- Gilbert F.S., 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? // *J. Biogeog.* V. 7. P. 209–235.
- Gonzalez A., Loreau M., 2009. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 40. P. 393–414.
- Grashof-Bokdam C., 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation // *J. Veget. Sci.* V. 8. P. 21–28.
- Hadley K.S., 1987. Vascular alpine plant distributions within the central and southern Rocky mountains, USA // *Arctic and Alpine Research.* V. 19. № 3. P. 242–251.
- Hanski I., 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // *Oikos.* V. 38. P. 210–221.
- Hanski I., Moilanen A., Gyllenberg M., 1996. Minimum viable metapopulation size // *Am. Nat.* V. 147. № 4. P. 527–541.
- Harris M.P., 1973. The Galapagos avifauna // *Condor.* V. 75. P. 265–278.
- Harrison S., Safford H.D., Grace J.B., Viers J.H., Davies K.F., 2006. Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California // *Ecol. Monographs.* V. 76. № 1. P. 41–56.
- He F., Gaston K.J., Connor E.F., Srivastava D.S., 2005. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale // *Ecology.* V. 86. P. 360–365.
- Helm A., Hanski I., Pärtel M., 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 72–77.
- Honnay O., Hermy M., Coppin P., 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and restoration // *Biol. Conserv.* V. 87. P. 73–84.
- Hugueny B., Paugy D., 1995. Unsaturated fish communities in African rivers // *Am. Nat.* V. 146. № 1. P. 162–169.
- Johnson M.P., Simberloff D.S., 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles // *J. Biogeogr.* V. 1. P. 149–154.
- Kelly B.J., Wilson J.B., Mark A.F., 1989. Causes of species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // *J. Ecol.* V. 77. P. 1021–1028.
- Kemper J., Cowling R.M., Richardson D.M., 1999. Fragmentation of South African renosterveld shrublands: effects on plant community structure and conservation implications // *Biol. Conserv.* V. 90. P. 103–111.
- Kennedy C.M., Marra P.P., Fagan W.F., Neel M.C., 2010. Landscape matrix and species traits mediate responses of Neotropical resident birds to forest fragmentation in Jamaica // *Ecol. Monographs.* V. 80. № 4. P. 651–669.
- Klein B.C., 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia // *Ecology.* V. 70. № 6. P. 1715–1725.
- Kohn D.D., Walsh D.M., 1994. Plant-species richness: the effect of island size and habitat diversity // *J. Ecology.* V. 82. № 2. P. 367–377.

- Krauss J., Klein A.M., Dewenter I.S., Tscharnkte T.*, 2004. Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands // *Biodiversity and Conservation*. V. 13. P. 1427–1439.
- Krauss J., Bommarco R., Guardiola M., Heikkinen R.K., Helm A., Kuussaari M., Lindborg R. et al.*, 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels // *Ecol. Lett.* V. 13. № 5. P. 597–605.
- Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R.K., Helm A., Krauss J., Lindborg R. et al.*, 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation // *Trends Ecol. Evol.* V. 24. P. 564–571.
- Kwiatkowska A.J.*, 1994. Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand // *Ann. Bot. Fenn.* V. 31 № 3. P. 169–178.
- Laurance W.F.*, 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats // *J. Veget. Sci.* V. 13. P. 595–602.
- Lomolino M.V.*, 2000. A call for a new paradigm of island biogeography // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 9. P. 1–6.
- Lomolino M.V., Perault D.R.*, 2001. Island biogeography and landscape ecology of mammals inhabiting fragmented, temperate rainforests // *Glob. Ecol. Biogeogr.* V. 10. № 2. P. 113–132.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. V. 17. № 4. P. 373–387.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R.*, 1972. Density compensation in island faunas // *Ecology*. V. 53. P. 330–342.
- Magnuson J.J., Tonn W.M., Banerjee A., Toivonen J., Sanchez O., Rask M.*, 1998. Isolation vs. extinction in the assembly of fishes in small northern lakes // *Ecology*. V. 79. № 8. P. 2941–2956.
- Manu S., Peach W., Cresswell W.*, 2007. The effects of edge, fragment size and degree of isolation on avian species richness in highly fragmented forest in West Africa // *IBIS*. V. 2. P. 287–297.
- Metzger J.P.*, 1997. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil // *Landscape and Urban Planning*. V. 37. P. 29–35.
- Nilsson I.N., Nilsson S.G.*, 1982. Turnover of vascular plant species on small islands in Lake Mockeln, South Sweden 1976–1980 // *Oecologia*. V. 52. P. 128–133.
- Nilsson S.G., Nilsson I.N.*, 1983. Are estimated species turnover rates on islands largely sampling error? // *Am. Nat.* V. 121. P. 595–597.
- Oberdorff T., Huguency B., Guegan J.-F.*, 1997. Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness? Comparisons between Western Europe and North America // *J. Biogeography*. V. 24. № 4. P. 461–467.
- Obeso J.R., Aedo C.*, 1992. Plant-species richness and extinction on isolated dunes along the rocky coast of northwestern Spain // *J. Veg. Sc.* V. 3. № 1. P. 129–132.
- Piessens K., Honnay O., Nackaerts K., Hermy M.*, 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? // *J. Biogeogr.* V. 31. P. 1683–1692.
- Power D.M.*, 1972. Number of bird species on California Islands // *Evolution*. V. 26. P. 452–463.
- Preston F.W.*, 1962. The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. V. 13. P. 185–215, 410–432.
- Rafe R.W., Usher M.B., Jefferson R.G.*, 1985. Birds on reserves: the influence of area and habitat on species richness // *J. Appl. Ecol.* V. 22. P. 327–335.
- Rejmánek M., Rejmánková E.*, 2002. Biogeography of artificial islands: effects of age, area, elevation, and isolation on plant species richness // *Preslia*. V. 74. P. 307–314.
- Ricklefs R.E.*, 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. V. 235. P. 167–171.
- Riebesell J.F.*, 1982. Arctic-alpine plants on mountaintops: agreement with island biogeography theory // *Am. Nat.* V. 119. P. 657–674.
- Rodda G.H., Dean-Bradley K.*, 2002. Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages // *J. Biogeogr.* V. 29. P. 623–632.
- Shaffer C.L.*, 2001. Inter-reserve distance // *Biol. Conserv.* V. 100. P. 215–227.
- Shoener T.W.*, 1983. Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data // *Oikos*. V. 41. № 3. P. 372–377.
- Shurin J.B., Havel J.E., Leibold M.A., Pinel-Alloul B.*, 2000. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation // *Ecology*. V. 81. № 11. P. 3062–3073.
- Simberloff D.S.*, 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 5. P. 161–182.
- Simberloff D., Gotelli N.*, 1984. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone // *Biol. Conserv.* V. 29. P. 27–46.
- Simpson B.B.*, 1974. Pleistocene changes in flora of the high tropical Andes // *Paleobiology*. V. 1. P. 273–294.
- Soule M.E.*, 1986. Community processes // *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity* / Ed. Soule M.E. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. P. 304–308.
- Soule M.E., Wilcox B.A., Holtby C.*, 1978. Benign neglect: a model of faunal collapse in the game reserves of East Africa // *Biol. Conserv.* V. 15. P. 259–272.

- Tangney R.S., Wilson J.B., Mark A.F.*, 1990. Bryophyte island biogeography: a study in Lake Manapouri, New Zealand // *Oikos*. V. 59. P. 21–26.
- Terborgh J.W., Faaborg J.*, 1980. Saturation of bird communities in the West Indies // *Am. Nat.* V. 116. № 2. P. 178–195.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A.*, 1994. Habitat destruction and the extinction debt // *Nature*. V. 371. P. 65–66.
- Tonn W.M., Magnuson J.J.*, 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes // *Ecology*. V. 74. P. 2179–2191.
- Turner I.M., Corlett R.T.*, 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest // *Trends Ecol. Evol.* V. 11. № 8. P. 330–333.
- Usher M.B., Brown A.C., Bedford S.E.*, 1992. Plant species richness in farm woodlands // *Forestry*. V. 65. № 1. P. 1–13.
- Vartiainen T.*, 1967. Observation on the plant succession on the islands of Krunnit, in the Gulf of Bothnia // *Aquila Ser Botanica*. V. 6. P. 158–171.
- Watling J.I., Donnelly M.A.*, 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness // *Conserv. Biol.* V. 20. № 4. P. 1016–1025.
- Westman W.E.*, 1983. Island biogeography: studies on the xeric shrublands of the inner Channel Islands, California // *J. Biogeogr.* V. 10. P. 97–118.
- White P.S., Miller R.J.*, 1988. Topographic models of vascular plant richness in the Southern Appalachian high peaks // *J. Ecol.* V. 76. P. 192–199.
- Whitehead D.R., Jones C.E.*, 1969. Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography // *Evolution*. V. 23. P. 171–179.
- Whittaker R.J., Araujo M.B., Jepson P., Ladle R.J., Watson J.E.M., Willis K.J.*, 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect // *Diversity Distrib.* V. 11. P. 3–23.
- Wiens J.A.*, 2009. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation // *Landscape Ecol.* V. 24. P. 1053–1065.
- Wilcove D.S., McLellan C.H., Dobson A.P.*, 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone // *Conservation biology: the Science of Scarcity and Diversity* / Ed. Soule M.E. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. P. 237–256.
- Wilcox B.A.*, 1982. Supersaturated island faunas: a species-area relationship for lizards on post-Pleistocene islands // *Science*. V. 199. P. 996–998.
- Williamson M.*, 1989. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial // *J. Biogeogr.* V. 16. P. 3–4.
- Wilsey B.J., Martin L.M., Polley H.W.*, 2005. Predicting plant extinction based on species-area curves in prairie fragments with high beta richness // *Conserv. Biol.* V. 19. № 6. P. 1835–1841.
- Zacharias D., Brandes D.*, 1990. Species-area relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany // *Vegetatio*. V. 88. P. 21–29.
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C.*, 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science*. V. 1. P. 55–66.

60 years of the equilibrium theory of insular biogeography: Problems of testing, results of the field studies, applied importance

V. V. Akatov

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

A review is presented of publications dealing with analysis of species richness of island biological communities and habitat islands based on the equilibrium theory of insular biogeography by MacArthur and Wilson (1963). Principal points of the theory are considered along with its shortcomings, problems and results of its testing. Also, possibilities are appraised for using recommendations elaborated on the base of the theory in nature conservation practice. The results of island and habitat island biota studies indicate that in many cases data corroborate the equilibrium theory while in many other cases they do not. In particular, for cenoses fragmented 50–250 years ago, especially for the ones formed by long living species, there have been no conspicuous effects of species relaxation detected. At that, the theory prediction of substantial reduction in species richness of fragmented communities in the long run is hardly disputed. The results of studies conducted in the field of insular biogeography are taken as a basis for recommendations on the long-term conservation of isolated communities integrity, although mostly they are of qualitative nature.