

Акатов В.В. 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.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 12-17.

Антропогенная фрагментация природных сообществ и эффект отложенного вымирания видов

В.В. Акатов

Майкопский государственный технологический университет,

Россия, 385000, г. Майкоп, ул. Первомайская, 191 E-mail: akatovmgti@mail.ru

V. Akatov. Anthropogenic fragmentation of natural communities and species extinction debt effect

Maikop State Technological University

Pervomaiskaya St, 191, Maikop 385000 Russia. e-mail: akatovmgti@mail.ru

Summary. The published data on consequences of anthropogenic fragmentation of natural landscapes for biological communities are reported and discussed. Results of the studies provide evidence for the slow response of species richness to habitat loss and insulation. Because the species predicted to eventually become extinct still persist (extinction debt effect), there is time left to implement countermeasures.

Сокращение площади сообществ в результате разрушения 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 сверхнасыщены видами (supersaturated), то есть включать большее их число, чем равновесное, соответствующее площади и степени изолированности участков (MacArthur, Wilson, 1963). В дальнейшем они должны двигаться к новому равновесию за счет более высокой скорости вымирания видов по сравнению со скоростью их иммиграции (species relaxation: Diamond, 1975; Báldi, Vörös, 2006). Причем скорость релаксации должна быть выше на меньших по площади и более изолированных фрагментах сообществ. Данное предсказание поставило вопрос о скорости вымирания видов и времени необходимом, чтобы за счет этого процесса сообщества достигли нового равновесия (relaxation time). Он особенно актуален применительно к последствиям антропогенной фрагментации сообществ, поскольку должен определять современную тактику сохранения видового богатства.

Основная информация об отдаленных последствиях нарушения миграционных процессов для сообществ была получена путем сопоставления видового богатства участков материков, океанических и континентальных (то есть отделенных от материка в

прошлом в результате подъема уровня океана) островов (Diamond, 1975; Soule et al., 1979; Уилкоккс, 1983; Малышев, 1980). Так, Даймонд сопоставил видовое богатство орнитофаун островов вулканического и континентального происхождения, расположенных в районе Новой Гвинеи, и определил, что за период около 10000 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 на основе данных о соотношении «площадь – число видов» для Зондских островов, определили скорость вымирания крупных млекопитающих в случае изоляции участков площадью от 2000 до 15000 км². Результаты расчетов показали, что участок площадью примерно 4000 км² в случае изоляции потеряет 11% видов через 50 лет, 44% - через 500 лет и 77% - через 5000 лет (Soule et al., 1979). Уилкоккс (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? В последние два десятилетия этому вопросу было посвящено значительное число публикаций. 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 являлись 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 использовались в основном те же методы, что и для тестирования самой 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 пуши (Польша), проведенные с 1960 по 1992 г. Квиатковской, показали снижение видового богатства фрагментов сообществ, причем наиболее быстро исчезали виды с низкой встречаемостью (Kwiatkowska, 1994). К сожалению, публикации, в которых изложены результаты прямой оценки последствий фрагментации, то есть сопоставляется число видов на участках сообществ 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 сообществ (Kohn, Walsh, 1994; Krauss et al., 2004; Cagnolo et al., 2006; Bell, Donnelly, 2006; Báldi, Vöroös, 2006; Aparicio et al., 2008; Загурная, 2008, 2010а,б). Однако, как указывалось выше, это не является существенным аргументом в пользу предположения о наличии процесса видовой релаксации. В частности, в том числе и потому, что меньшие по размеру фрагменты сообществ 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; Загурная, 2010а,б). В связи с этим, значительно больший интерес представляют случаи отсутствия связи числа видов с современной площадью остатков сообществ (Metzger, 1997; Kemper 1999; Piessens 2004; Wilsey 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 (сверхнасыщенном) состоянии видового богатства современных остатков ценозов. Предполагается, что это связано с относительно низкой скоростью вымирания видов в сочетании с небольшим периодом их изоляции.

3. В большинстве случаев не выявлена отрицательная корреляция между видовым богатством и степенью изолированности фрагментированных сообществ (Metzger, 1997; Kemper et al., 1999; Lomolino, Perault, 2001; Krauss et al., 2004; Bell, Donnelly, 2006; Watling, Donnelly, 2006; Cagnolo et al., 2006; Aparicio et al., 2008; Загурная, 2008), хотя имеются и обратные примеры (Alados et al., 2009). В качестве возможных причин ее отсутствия, указывается малый масштаб варьирования дистанции между фрагментами (Cagnolo et al., 2006; Загурная, 2008), но чаще не высокие изолирующие свойства окружающей среды или непродолжительный период изоляции сообществ (Metzger, 1997; Cook et al., 2002; Watling, Donnelly, 2006 и многие другие).

4. Третий способ выявления эффекта релаксации основан на сравнении графиков зависимости «число видов – площадь» для групп островов с различной удаленностью или для групп островов 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, Preston (1962) предсказал, что значения Z варьируют в зависимости от того, является ли описываемый объект изолятом или участком материка (выборкой). Для выборок 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 Connor, McCoy, 1979).

Использование данного теста дало наиболее определенные результаты в отношении последствий современной фрагментации ландшафтов. Так, исследования 66 предгорных фрагментированных лесов Карпат (Польша) показали, что значения коэффициента степенной функции 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 лесных видов (Dzwonko, Loster, 1988). Величина Z для различных компонентов видового богатства 55 лесных фрагментов в северной Бельгии варьировала от 0.17 до 0.45 (Honnay et al., 1999). При изучении разных групп растений 46 лесных изолированных фитоценозов природного резервата Гранландет (Швеция), значения углового коэффициента линий регрессии для сосудистых растений составили 0.20, а для редких видов 0.56 (Berglund, Jonsson, 2001). Ю.С. Загурная (2010а) анализировала 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 на основе значительного числа публикаций, посвященных разным группам животных фрагментированных биотопов, приводят усредненное значение Z , которое равно 0.18 (Watling, Donnelly, 2006). Таким образом, в большинстве случаев значения Z более соответствуют «материковым», а не «островным» биотам. Исключение составляют лишь группы редких видов, что могло бы свидетельствовать о начальных этапах видовой релаксации. Однако и это предположение не бесспорно. Так, известно, что значения Z в определенной степени зависят от

разнообразия местообитаний (Connor, McCoy, 1979), которые, скорее всего, имеют иерархическую природу (Kolasa, 1989). В соответствии с моделью Колаза, каждый тип местообитаний может быть разделен на более мелкие типы (подтипы), иерархические уровни которых определяют уровни специализации видов, а значит и их обилие. Поэтому пространственное распределение обильных видов определяется распределением типов местообитаний более высокого, а редких – более низкого уровня (подтипов). Соответственно, с позиции редких видов фрагменты сообществ должны характеризоваться более высоким разнообразием местообитаний, чем с позиции обычных, а значит и более высокими значениями Z .

Таким образом, предпринятые усилия за некоторым исключением не дали убедительных доказательств существенной скорости видовой релаксации во фрагментированных человеком сообществах. Интересно, однако, что данное обстоятельство не поставило под сомнение правомерность теории равновесия. Более того, оно привело к формированию на ее основе новой природоохранной концепции, получившей весьма широкую поддержку. В переводе ее название может звучать как «концепция отложенного вымирания» или «долга вымирания» (extinction debt: Tilman et al., 1994; Gibb, Hochuli, 2002; Báldi, Vörös, 2006; Kuussaari et al., 2009; Krauss et al., 2010). Ее основные положения могут быть сформулированы следующим образом:

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

2. Число таких видов более значительно в более крупных по размеру и менее изолированных фрагментах сообществ; их больше среди видов нижних трофических уровней и с более продолжительным жизненным циклом.

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

Таким образом, отложенное вымирание является феноменом, который трудно поддается выявлению и количественной оценке, но который обязательно необходимо учитывать в природоохранной практике, в том числе через формирование экологических сетей и целенаправленное управление окружающими резерваты территориями (матрицами) (Kuussaari et al., 2009).

Литература

- Загурная Ю.С. Влияние изоляции на состав и видовое богатство фитоценозов дубовых лесов предгорной части Северо-Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 37-42.
- Загурная Ю.С. Влияние фрагментации на видовое богатство широколиственных лесов Западного Предкавказья. Автор. дис. канд. биол. наук. 2010а. 22 с.
- Загурная Ю.С. Влияние фрагментации на степень нарушенности предгорных лесных сообществ Западного Предкавказья // Экологический вестник Северного Кавказа. 2010б. Т. 6. №4. С. 70-80.

- Мальшев Л.И. Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 338-349.
- Уилкоккс Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М., 1983. С. 117-142.
- Alados C.L., Navarro T., Komac B., Pascual V., Martinez F., Cabezudo B., Pueyo Y. Do vegetation patch spatial patterns disrupt the spatial organization of plant species?. *Ecological Complexity*. 2009. Vol. 6. P. 197-207.
- Aparicio A., Albaladejo R.G., Olalla-Ta'rraga M.A., Carrillo L.F., Rodríguez M.A. Dispersal potentials determine responses of woody plant species richness to environmental factors in fragmented Mediterranean landscapes // *Forest Ecology and Management*. 2008. Vol. 255. P. 2894-2906.
- Báldi A., Vörös J., Extinction debt of Hungarian reserves: A historical perspective // *Basic and Applied Ecology*. 2006. Vol. 7. P. 289-295.
- Bell K.E., Donnelly M.A. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica // *Conservation Biology*. 2006. Vol. 20. № 6. P. 1750-1760.
- Berglung H., Jonsson B. G. Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands. // *J. Veget. Sci.* 2001. Vol. 12. P. 857-866.
- 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*. Vol. 9, № 2. P. 111-118.
- Cagnoloa L., Cabidob M., Valladaresa G. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 132. P. 510-519.
- Connor E.F., McCoy E.D. The statistics and biology of the species-area relationship // *Amer. Natur.* 1979. Vol 113. -P. 791-833.
- Diamond J.M. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves // *Biol. Conserv.* 1975. Vol. 7. P. 129-146.
- Dzwonko Z., Loster S. Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // *Vegetatio*. 1988. Vol. 76. - P. 15-27.
- Gibb H., Hochuli D.F. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages // *Biological Conservation*. 2002. Vol. 106. P. 91-100.
- Helm A., Hanski I., Pärtel M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation // *Ecol. Lett.* 2006. Vol. 9. P. 72-77.
- Honnay O., Hermy M., Coppin P. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and restoration // *Biol. Conserv.* 1999. V. 87. P. 73-84.

- Kemper J., Cowling R.M., Richardson D.M. Fragmentation of South African renosterveld shrublands: effects on plant community structure and conservation implications // *Biological Conservation*. 1999. Vol. 90. P. 103-111.
- Kohn D.D, Walsh D.M. Plant-species richness: the effect of island size and habitat diversity // *Journal of Ecology*. 1994. Vol. 82. №. 2. P. 367-377.
- Kolasa J., Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 235-241.
- Krauss J., Klein A.M., Dewenter I.S., Tschardtke T. Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands // *Biodiversity and Conservation*. 2004. Vol. 13. P. 1427–1439.
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation // *Trends Ecol. Evol.* 2009. Vol. 24. P. 564-571.
- Kwiatkowska A.J. Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand // *Ann. Bot. Fenn.* 1994, Vol. 31 № 3.P. 169-178.
- Lomolino M.V., Perault D.R. Island biogeography and landscape ecology of mammals inhabiting fragmented, temperate rainforests // *Global Ecology and Biogeography* 2001. Vol. 10. № 2. P. 113-132.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography// *Evolution*. 1963. Vol.17. N4. P. 373-387.
- Metzger J.P. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil // *Landscape and Urban Planning*. 1997. Vol. 37. P. 29-35.
- Piessens K., Honnay O., Nackaerts K., Hermy M. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? // *J. Biogeogr.* 2004. Vol. 31. P. 1683–1692.
- Preston F.W. The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. 1962. Vol.13.-P. 185-215, 410-432.
- Soule M. E., Wilcox B.A., Holtby C. Benign neglect: A model of faunal collapse in the game reserves of East Africa // *Biol. Conserv.* 1978. Vol. 15. P. 259-272.
- Tilman D, May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. Habitat destruction and the extinction debt // *Nature*. 1994. Vol. 371. P. 65–66.
- Watling J.I., Donnelly, M.A. Fragments as islands: A synthesis of faunal responses to habitat patchiness // *Conservation Biology*. 2006. Vol. 20. №4. P. 1016-1025.
- Whittaker R.J., Araújo M.B., Jepson P., Ladle R.J., Watson J.E.M., Willis K.J. Conservation Biogeography: assessment and prospect // *Diversity Distrib.* 2005. Vol. 11. P. 3-23.

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 // *Conservation Biology*. Vol. 19. № 6. P. 1835–1841.

20.02.2011

© В.А. АКАТОВ, 2011 г.