

УДК 581.55

## ГИПОТЕЗА ВИДОВОГО ФОНДА: НЕОБХОДИМОСТЬ СМЕНЫ АКЦЕНТА

© 2002 г. В. В. Акатов, С. Г. Чефранов, Т. В. Акатова

*Майкопский государственный технологический институт*

*385000 Майкоп, Первомайская, 191*

*e-mail: mgti@maykop.ru*

*Кавказский государственный природный биосферный заповедник*

*385000 Майкоп, Советская, 187*

Рассматриваются основные положения, проблемы и результаты тестирования гипотезы видового фонда. Делается вывод, что наличие положительной корреляции между локальным богатством сообществ и размером их видовых фондов не является убедительным доказательством ее правомерности. Приводятся факты, свидетельствующие, что чем меньше участок сообщества, тем в меньшей степени его видовое богатство зависит от региональных процессов. По мнению авторов, при изучении соотношения между локальным и региональным богатством следует сместить акцент - от анализа влияния размера видовых фондов на локальное богатство сообществ к определению относительной роли исторических, современных экологических и антропогенных факторов в варьировании размера самих фондов.

Представление о ведущей роли условий среды в определении локального видового богатства, утвердившееся в экологии начиная с работ Хатчинсона (Hutchinson, 1959, 1961), в последние годы стало вызывать сомнение. Рядом исследователей обоснована точка зрения о значительном влиянии на локальное богатство размера видового фонда сообществ - группы видов, обитающих в пределах определенной области и потенциально способных существовать в этих сообществах (Cornell, 1985; Ricklefs, 1987; Eriksson, 1993, и др.). Это предположение получило название гипотезы (концепции) видового фонда (Taylor et al., 1990; Eriksson, 1993; Zobel et al., 1998). Однако фактические данные не дают однозначного ответа относительно ее правомерности, во многом из-за несовершенства методов тестирования. Необходимо сопоставить результаты полевых наблюдений и их соответствие положениям гипотезы, определить перспективные направления дальнейших исследований.

### ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ГИПОТЕЗЫ ВИДОВОГО ФОНДА

Если теория динамического равновесия Мак-Артура и Уилсона верна, то в соответствии с одним из ее предсказаний уменьшение видового фонда колонизации приведет к снижению числа видов на острове или в сообществе - изоляте (MacArthur, Wilson, 1963). Несмотря на то что данное предсказание было сформулировано более тридцати лет назад и неоднократно высказывалась точка зрения о невозможности объяснения видового богатства сообществ только экологиче-

скими факторами (Раменский, 1924; Василевич, 1979; Работнов, 1983), фактическое изучение роли видового фонда в формировании сообществ началось лишь в 80-х годах. Оно связано с работой Терборга и Фааборга (Terborgh, Faaborg, 1980), в которой дано сравнение локального видового богатства сообществ птиц (оценивалось на однородных участках растительности) на серии островов Вест-Индии различной площади и, следовательно, содержащих разное число видов (=видовой фонд). Была выявлена криволинейная зависимость между значениями этих параметров: с увеличением размеров видового фонда локальное богатство сначала растет, а затем достигает предела и стабилизируется. По мнению авторов, такая зависимость может свидетельствовать о возможности достижения сообществами верхнего предела видового богатства (полноценности), обусловленного уровнем сопротивления условий среды. Основываясь на данной работе, Корнелл (Cornell, 1985) совершенствует тест оценки полноценности сообществ (группировок) видов. Предлагаются две возможные формы зависимости локального богатства от размера видового фонда (рис. 1). Положительная линейная зависимость (кривая первого типа) свидетельствует о невозможности роли видового фонда в формировании локального видового богатства. Криволинейная зависимость (кривая второго типа) — напротив, об ограниченном влиянии размера видового фонда сообществ на их видовое богатство. Применение теста предложено распространить на любые сообщества и участки территории, не только островные. Результаты анализа видового богатства группировок галловых ос, ассоциированных с ви-

дами калифорнийских дубов, характеризующихся различными по площади ареалами, свидетельствовали об их неполноценности.

Риклефс (Ricklefs, 1987) на ряде примеров продемонстрировал линейную зависимость между локальным и региональным богатством ряда сообществ и предложил весьма стройную концепцию соотношения роли локальных и региональных процессов в формировании видового богатства биотеносов. В соответствии с ней присутствие или отсутствие видов в сообществе зависит от баланса процессов, ведущих к увеличению или снижению их числа. Последние являются преимущественно локальными. Они включают конкуренцию, нарушения, хищничество, климатические колебания и другие. Эти процессы компенсируются размножением популяций на местообитаниях и иммиграцией особей из других участков. Варьирование числа иммигрантов определяется размерами видового фонда сообществ, формируемого в результате региональных процессов: видообразования и расселения видов. Последние определяются историей климата и географическим размещением миграционных барьеров и коридоров. Некоторые устойчивые соотношения, подобные соотношению между видовым богатством и географической широтой, свидетельствуют об определенном равновесии локального богатства с условиями среды. Но даже в этом случае региональные процессы могут быть причиной различия видового богатства между участками. Однако равновесие может быть нарушено из-за несоответствия темпов изменения среды и биологических сообществ. Тогда процессы, ответственные за появление и исчезновение видов в локальных сообществах, будут индифферентны к числу присутствующих видов и должны обсуждаться только в терминах регионального разнообразия. Риклефс высказывает мнение о необходимости синтеза экологических и биогеографических данных для создания общей концепции видового богатства сообществ.

Тейлор с соавт. (Taylor et al., 1990) выдвинули предположение, что число видов, обитающих на определенных местообитаниях, определяется степенью распространенности этих местообитаний и геологическим возрастом региона. Чем большую территорию занимают местообитания определенного типа и чем старше их геологический возраст, тем более благоприятные условия для видообразования создаются на этих местообитаниях, тем большее число видов будет обитать в их пределах.

Корнелл и Лотон (Cornell, Lawton, 1992) сделали предположение, что влияние размера видового фонда сообщества на их локальное видовое богатство различно у разных типов сообществ. По этому признаку они выделяют два таких типа: сообщества с интенсивными межвидовыми взаимодействиями (interactive community) и неинтен-

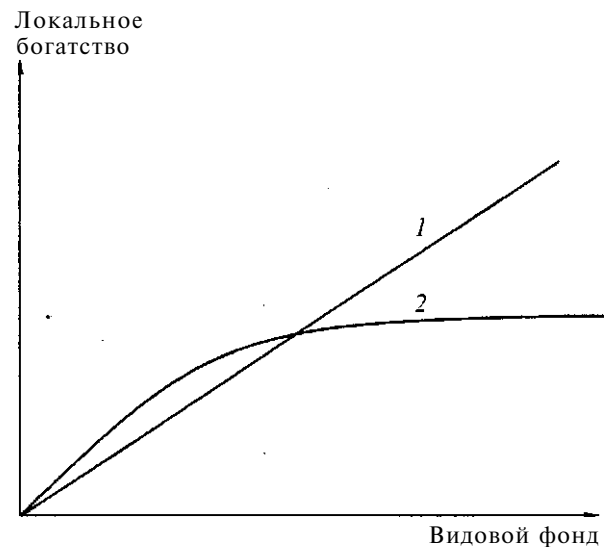


Рис. 1. Кривые соотношения между размером видового фонда и локальным видовым богатством сообществ, соответствующие недостижению (1) и достижению (2) ими уровня полнотности (по: Cornell, 1985).

сивными взаимодействиями (non-interactive community). В формировании первых значительную роль играют межпопуляционные взаимодействия, а скорость иммиграции новых видов зависит от числа уже присутствующих в них. У вторых — влияние этого фактора, ограничено и динамика численности популяций каждого вида не зависит от других видов. Колонизация этих сообществ новыми видами является случайным процессом, а ее скорость не зависит от числа присутствующих видов. Предполагается, что биотические взаимодействия являются не достаточным, но необходимым условием формирования полнотных сообществ. Поэтому влияние видового фонда на локальное богатство сообществ с интенсивными взаимодействиями может быть различно, но сообщества без таких взаимодействий во всех случаях не способны достигать полнотности, и влияние видового фонда на их локальное богатство является определяющим. По мнению авторов, ключи к структуре сообществ необходимо искать скорее в региональных, чем в локальных процессах.

Эрикссон (Eriksson, 1993) предложил простую модель, показывающую, как число видов в сообществах зависит от видового фонда. Она является развитием модели метапопуляционной динамики Левинса (Levins, 1969). В соответствии с ней изменение числа видов в сообществе ( $S$ ) является результатом соотношения двух процессов: колонизации и локального вымирания. Скорость колонизации пропорциональна числу видов в видовом фонде ( $V$ ) минус число видов, уже присутствующих в сообществе (т.е. числу видов - потенциальных колонизаторов, остающихся в видовом фон-

де). Локальная скорость вымирания пропорциональна только числу видов, присутствующих в сообществе. Тогда:

$$dS/dt = c(N-S) - eS,$$

где  $c$  и  $e$  - константы колонизации и вымирания видов соответственно, зависящие от особенностей этих видов.

В соответствии с этой моделью, следует ожидать, что равновесное число видов в сообществе  $S^*$  будет равно:

$$S^* = Nc/(c + e).$$

Это выражение позволяет сделать некоторые предсказания: 1) если скорость локального вымирания очень низка,  $S^*$  будет приближаться к  $N$ ; 2) если  $c = e$ , то  $S^* = 1/2N$ ; 3) если  $e > c$ , то  $S^* < 1/2N$ . Однако главным предсказанием гипотезы видового фонда, по мнению Эриксона, является вывод, что варьирование видового богатства сообществ полностью или частично определяется варьированием размера их видовых фондов.

Партел с соавт. (Partel et al., 1996) детализировали понятие видового фонда сообществ, предложив различать три его типа: 1 - региональный фонд - группа видов, встречающихся в некотором регионе, способных существовать в некотором сообществе и достигать его при распространении; 2 - локальный фонд - группа видов, встречающихся в окрестностях сообщества, способных существовать в нем и мигрировать в него относительно быстро; 3 - актуальный (позже названный ценотическим, см. Zobel et al., 1998) фонд - группа видов, присутствующих в сообществе и поставляющих диаспору на любой его участок. Пространственные границы регионального фонда определяются границами распространения сообщества определенного типа в регионе, а локального фонда - границами ландшафта, включающего эти сообщества (Partel et al., 1996). При отсутствии на местности существенных миграционных барьеров областью локального видового фонда сообщества было предложено считать территорию, в пределах которой наблюдается повышенное видовое сходство между анализируемым и соседними сообществами, связанное с более интенсивным потоком диаспор между ними и из других сообществ, являющихся для них общим источником диаспор (Акатов, Акатова, 2000).

## ПРОБЛЕМЫ ТЕСТИРОВАНИЯ

Роль видового фонда в формировании сообществ считается значительной, если между его размером и локальным видовым богатством наблюдается линейная зависимость с положительным угловым коэффициентом (рис. 1, кривая первого типа) (Cornell, 1985; Ricklefs, 1987, и др.). Однако по некоторым причинам однозначная ин-

терпретация результатов тестирования в пользу или против гипотезы видового фонда является проблематичной.

Во-первых - из-за трудностей, связанных с оценкой размера видового фонда. Чаще всего в качестве его оценки используют общее число видов, зарегистрированных в сообществах определенного типа (Connor, Simberloff, 1978; Deshaye, Morisset, 1989; Cornell, 1985; Huguenuy, Paugy, 1995; Huguenuy, 1997; Fenchel et al., 1997, и др.). Эрикссон (Eriksson, 1993), а также Цобель с соавт. (Zobel et al., 1998) предлагают использовать дополнительную информацию о среде и видах (об их морфологии, физиологии, жизненных стратегиях и т.д.), свидетельствующую о способности их сосуществования в некоторых сообществах. По их мнению, можно использовать и результаты экспериментов по искусственному внедрению видов в сообщества, однако данный подход в полной мере практически не реализуем, а отдельные опыты дали неопределенные результаты (Zobel et al., 1998). Партел с соавт. (Partel et al., 1996) при отборе видов, потенциально способных произрастать в том или ином сообществе, основывались на информации об экологии этих видов и среднем размахе варьирования их экологической амплитуды. В.В. Акатов (1997, 1998, 1999а, б) предложил косвенный метод оценки соотношения размеров видовых фондов сообществ, относящихся к одному типу, но характеризующихся разным локальным богатством, путем анализа зависимости видового сходства от среднего видового богатства сравниваемых фитоценозов. По общему признанию все эти способы дают весьма грубую оценку размера видового фонда. В частности, Корнелл (Cornell, 1985) считает, что правильное определение значения этого параметра для отдельных местообитаний является досадной проблемой, которая не имеет много простого решения, кроме как путем дефаунизации или интродукции. По мнению Эрикссона (Eriksson, 1993), это главная проблема, которая возникает при тестировании гипотезы видового фонда, и она сходна с проблемой тестирования других гипотез, объясняющих видовое разнообразие сообществ.

Вторая причина, почему необходимо с осторожностью интерпретировать зависимость между локальным видовым богатством и размером видового фонда, заключается в сложности определения зависимого и независимого параметров (Cornell, Lawton, 1992; Caley, Schluter, 1997).

Гипотеза видового фонда основывается на представлении о независимости регионального видового богатства от локальных процессов. Предполагается, что видовой фонд пополняется новыми видами в результате последовательно повторяющихся процессов изоляции популяций, дивергенции и реинвазии видов, которые идут в из-

вестной мере независимо от наличия свободных местообитаний и свободных экологических ниш (Василевич, 1979; Ricklefs, 1987; Cornell, Lawton, 1992). В свою очередь процессы иммиграции видов более связаны с крупномасштабными изменениями ландшафтов и появлением новых миграционных коридоров, чем с локальными условиями среды (Ricklefs, 1987; Zobel, 1992; Partel et al., 1996). По мнению Риклефса (Ricklefs, 1987), размер ниши есть функция числа присутствующих видов. Поэтому видообразование и миграции, способствуя появлению новых видов в сообществах, формируют их локальное богатство.

Мы не станем акцентировать внимание на наличии широкого спектра мнений относительно механизмов и экологических закономерностей видообразования, а также роли условий среды в определении характера и интенсивности миграционных процессов (Майр, 1974; Василевич, 1979; Шварц, 1980; Будыко, 1984; Мейен, 1986; Назаров, 1991; Воронцов, 1999), но отметим, что региональное богатство определяется не только процессами видообразования и расселения, но и постоянно идущими процессами вымирания видов. Причем скорость этих разнонаправленных процессов нередко оказывается хорошо сбалансированной (Красилов, 1973, 1977; Риклефс, 1979; Солбриг О., Солбриг В., 1982; Будыко, 1984; Назаров, 1991 и др.).

Несмотря на ограниченность знаний об эволюции организации биологических сообществ, почти общепризнанно, что с возрастанием числа видов в ходе эволюции из-за конечного объема ресурсов на определенной территории они становятся все более специализированными и малочисленными (Риклефс, 1979; Василевич, 1979; Уиттекер, 1980; Ricklefs, 1987; Caley, Schluter, 1997). Это повышает риск их вымирания, особенно в непредсказуемо варьирующей среде (Preston, 1962; MacArthur, Wilson, 1963, 1967; Майр, 1974; Shaffer, 1981; Hanski, 1982; Pimm et al., 1988; Bolger et al., 1991; Hanski et al., 1996, и др.), что в конечном счете должно стабилизировать региональное видовое богатство (Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Миркин, 1985).

Вымирание видов происходит в результате либо синхронных действий средовых факторов, охватывающих целые ландшафтные зоны, либо несинхронных, но ведущих к нарушению баланса между процессами иммиграции и вымирания локальных популяций (Шварц, 1980; Shaffer, 1981; Hanski, 1982; Pimm et al., 1988; Hanski et al., 1996). При этом независимо от масштаба действия, средовые факторы оказывают одновременное влияние как на региональное распределение, так и на локальное обилие видов (Hanski, 1982; Гилпин, 1989; Hanski, Gilpin, 1991; Gaston, 1994; Froborg, Eriksson, 1997), а соответственно как на размер

видового фонда, так и на локальное видовое богатство сообществ. Поэтому нельзя исключить предположение, что корреляция между локальным видовым богатством и размером видового фонда может быть обусловлена их зависимостью от третьей переменной - условий или емкости среды.

Соответственно при тестировании гипотезы видового фонда способом, предложенным Корнеллом (Cornell, 1985), можно сравнивать лишь сообщества, описанные из равноценных по условиям среды местообитаний, что фактически не выполнимо на практике. В природе нельзя встретить даже два совершенно одинаковых участка, а их биологическая равноценность может быть определена только на основе сходства признаков (в том числе и видового богатства) самих сообществ (Ниценко, 1963; Миркин, Розенберг, 1978; Василевич, 1983). Наиболее строгим тестом является анализ однотипных сообществ серии островов или экологических изолятов, расположенных в одном климатическом районе, но характеризующихся разной площадью, а соответственно разным локальным видовым фондом (Terborgh, Faaborg, 1980; Duncan et al., 1998; Hugueny, Paugy, 1995; Hugueny, 1997). Но даже в этом случае более высокое локальное богатство на больших по площади островах может быть результатом не более значительного видового фонда, а более благоприятных для видов условий среды, которые не одинаковы на местообитаниях одного типа малых и больших островов (Kelly et al., 1989). Считается также, что убедительные доказательства гипотезы видового фонда можно получить, если сравнивать видовое богатство участков со сходными условиями среды, но расположенными на разных континентах (Ricklefs, 1987; Latham, Ricklefs, 1993; Caley, Schluter, 1997). Можно оспорить, однако, утверждение, что такие участки являются сходными (Caley, Schluter, 1997). По мнению Б.М. Миркина (1985), практически невозможно выбрать пару экосистем, где при прочих сходных условиях разнообразие зависело бы только от времени эволюции. Френсис и Курье (Francis, Currie, 1998) считают, что большинство межрегиональных различий в видовом богатстве сообществ вполне могут быть объяснены различиями современных условий среды, и нет большого основания обращаться к особенностям их исторического формирования.

Следует отметить, что и криволинейная зависимость между локальным богатством и размером видового фонда (рис. 1, кривая второго типа) в свою очередь не обязательно свидетельствует о достижении сообществами полночленности и соответственно неправомочности гипотезы видового фонда. Она может быть получена в случае переоценки размера видового фонда, т.е. когда в него будут включены виды, специализирующиеся на других местообитаниях (Cornell, 1985; Partel,

Zobel, 1999). Это происходит, к примеру, при замене видового фонда показателем регионального богатства, под которым понимается число видов на относительно крупной по площади территории (Terborgh, Faaborg, 1980; Duncan et al., 1998; Caley, Schluter, 1997). Кроме того, с ростом видового фонда и снижением среднего числа индивидуумов на вид происходит снижение влияния видового фонда на локальное богатство сообществ (Caley, Schluter, 1997). Для исключения действия данного фактора Галей и Шлутер (Caley, Schluter, 1997) предложили при оценке этого параметра использовать крупные площади, которые более или менее гарантированно включают виды как с высокой, так и с низкой встречаемостью. В частности, ими использовался участок 50 x 50 км, что вызвало резкую критику у Вестоби (Westoby, 1998). В соответствии с определением локальное богатство должно оцениваться на небольших однородных участках, в пределах которых доминируют экологические процессы, потенциально способные быть причиной полнотности сообществ (Ricklefs, 1987; Hugueny, 1997; Westoby, 1998). В растительных сообществах ресурсы и конкурентные взаимодействия определяют видовое богатство преимущественно на участках площадью 0.1-10 м<sup>2</sup> (Shmida, Wilson, 1985). Видовое богатство сообществ, сформированных более крупными видами, должно оцениваться на более крупных участках, размер которых может колебаться от 100 м<sup>2</sup> до нескольких га (Cornell, Lawton, 1992), однако участок 50 x 50 км это слишком значительно, чтобы ожидать конвергенции видового богатства в результате межпопуляционных взаимодействий. Большинство видов будут просто приурочены к разным элементам ландшафта (Westoby, 1998).

#### НЕОБХОДИМОСТЬ СМЕНЫ АКЦЕНТА

Существует относительно небольшое число публикаций, в которых анализируется соотношение между локальным богатством и размером их видового фонда. Чаще других объектом исследований становились растительные сообщества (Акатов, 1995, 1998; Partel et al., 1996; Ескина, 2000; Singh et al., 1996; Duncan et al., 1998; Partel, Zobel, 1999), рыбы (Hugueny, Paugy, 1995; Hugueny, 1997), птицы (Terborgh, Faaborg, 1980; Ricklefs, 1987), насекомые (Cornell, 1985). Реже - микроорганизмы (Fenchel et al., 1997). Только в некоторых из перечисленных работ (Terborgh, Faaborg, 1980; Fenchel et al., 1997) корреляция между значениями этих параметров не была выявлена. В обзоре, представленном в работе Корнелл а и Лотона (Cornell, Lawton, 1992), приводится еще семь публикаций на эту тему, посвященных анализу различных групп насекомых, рыб, а также паразитов рыб и амфибий. В трех работах соотношение между локальным богатством и размером видового фон-

да описывалось кривой первого, в двух - второго типа и еще в двух - результаты могут быть признаны как неопределенные.

По мнению ряда авторов, такой характер эмпирического материала в большей степени свидетельствует в пользу гипотезы видового фонда, чем против нее (Cornell, 1985; Ricklefs, 1987; Cornell, Lawton, 1992; Partel, Zobel, 1999). Однако, как было показано выше, наличие корреляции между локальным богатством и размером видового фонда вряд ли стоит рассматривать в качестве убедительного доказательства ее правомерности. Кроме того, если даже предположить, что в некоторых случаях действительно обнаружен эффект влияния видового фонда на видовое богатство сообществ, то нельзя не обратить внимание на одно обстоятельство, получившее отражение в ряде работ и имеющее прямое отношение к рассматриваемому вопросу. Оно касается соотношения силы влияния локальных и региональных процессов на видовое богатство участков сообществ разной площади. В частности, в работе Терборга и Фааборга (Terborgh, Faaborg, 1980) акцентируется внимание на том, что участки сообществ достигают насыщенности при меньшем размере видового фонда, чем сообщество в целом. Вестоби (Westoby, 1985, 1993, цит. по: Caley, Schluter, 1998) указывает на конвергенцию видового разнообразия на участках около 1 га. Как следует из данных по ихтиоценозам тропических рек, представленных в работе Хагуени (Hugueny, 1997), максимальное число видов рыб, обитающих в отдельных реках Южной Америки (региональное богатство), примерно в полтора раза превышает значение этого показателя для Западной Африки (140 против 90 видов), однако максимальные значения локального богатства (на участках рек) в обоих случаях примерно одинаковы (22-27 видов рыб). Синг с соавт. (Singh et al., 1996) делают вывод, что число видов растений на участках сообществ менее 3 м<sup>2</sup> не зависит от общего числа видов на 0,16 га, в то время как на участках более 3 м<sup>2</sup> оно в той или иной мере является функцией общего числа видов в сообществе. В работе Галей и Шлутера (Caley, Schluter, 1997) показано, что скорость увеличения локального богатства с увеличением регионального на площади, составляющей 1% от участка 500 x 500 км, меньше, чем на площади, составляющей от него 10%. Аналогичные результаты получены нами по фитоценозам субальпийских среднетравных лугов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа (Акатов, 1999а). Выяснено, что число видов на участках сообществ площадью 400 м<sup>2</sup> определяется условиями среды и размером видового фонда, 16 м<sup>2</sup> - преимущественно условиями среды, 0,5 м<sup>2</sup> - условиями среды и средним размером особей растений, что, в частности, хорошо согласуется с высказанным ранее предположением о зависимости относительной роли факторов, оп-

ределяющих видовое разнообразие сообществ, от масштаба оценки феномена (Schmida, Wilson, 1985; Миркин, Наумова, 1998).

Таким образом, мы видим, что чем меньше размер участка сообщества, тем в меньшей степени его видовое богатство зависит от размера видового фонда, тем вероятнее его полночленность. Следует отметить, что сходные выводы делались и ранее. Прочитируем некоторые из них. Так, Р. МакАртур (1965) высказал предположение, что горизонтальный компонент разнообразия в масштабе эволюционного времени непрерывно увеличивается, а разнообразие в точке остается постоянным (цит. по: Пианка, 1981, с. 310). Р. Уиттекер (1980, с. 318) обращает внимание, что при различии бета- и географического разнообразия сообществ птиц Калифорнии и Чили, вызванном несходством истории развития этих районов, их альфа-разнообразие оказывается сходным. Э. Пианка (1981, с. 309): "Довольно скудные данные позволяют предположить, что части сообществ действительно могут быть насыщены видами, по крайней мере в пределах местообитаний". М. Бигон и др. (1989, с. 310): "...конкретное сообщество на острове будет, по-видимому, менее обеднено, чем биота всего острова в целом". Р. Риклефс (1979, с. 350): "Альфа-разнообразие ограничивается условиями среды в каждой местности; бета-разнообразие больше зависит от близости данной области к источникам колонизации и от скорости видообразования в пределах самой этой области. На островах число видов обычно не велико, но снижения альфа-разнообразия при этом не происходит, поскольку эти виды обычно встречаются во многих разных местообитаниях".

Как следует из последней цитаты, низкое региональное разнообразие, связанное с историческими причинами или изоляцией территорий, может компенсироваться снижением степени специализации видов и/или увеличением их встречаемости, и поэтому локальное богатство во всех случаях будет достаточно хорошо соответствовать условиям среды. Возможны и другие объяснения этой закономерности (Акатов, 1995, 1997), в том числе и на основе модели Эриксона (Eriksson, 1993), кратко описанной нами выше. В соответствии с ней размер видового фонда влияет на видовое богатство сообществ лишь постольку, поскольку он определяет скорость иммиграции видов в это сообщество. Так как скорость колонизации сообщества (или его участка) видами пропорциональна числу видов в видовом фонде ( $J_0$  минус число видов, уже присутствующих в нем ( $S$ )), то чем меньше участок сообщества и число видов, которые одновременно могут обитать в его пределах, тем выше значения  $(N - S)$ , а следовательно, интенсивность иммиграции видов на этот участок. По-видимому, размер видовых фондов сообществ, в большинстве случаев значительно превосходящий видовую ем-

кость небольших их участков, влияет не столько на их видовое богатство, сколько на скорость оборота видов, которые сменяют друг друга в разные годы (модель "карусели" - van der Maarel, Sykes, 1993; van der Maarel et al., 1995 - по: Миркин, Наумова, 1998). Соответственно если видовое богатство таких участков рассматривать в качестве локального, то проблема влияния региональных процессов на локальное богатство теряет свою значимость. Однако появляется возможность через соотношение между числом видов на небольших участках сообществ - локальным богатством (ЛБ) и размером их видовых фондов (ВФ) оценивать степень неполночленности последних, по крайней мере при сравнении сообществ, близких по структуре и размерам составляющих их видов. Постоянство соотношения между значениями этих параметров может рассматриваться как свидетельство хорошего соответствия и локального богатства и размера видового фонда сообществ условиям среды. Существенное варьирование значений ВФ/ЛБ должно свидетельствовать о разном уровне неполночленности видовых фондов сравниваемых сообществ: чем меньше значения ВФ/ЛБ, тем выше уровень их неполночленности.

Мы использовали данный подход при определении уровня неполночленности ценотических (ЦВФ) и региональных (РВФ) видовых фондов фитоценозов субальпийских среднетравных лугов и альпийских низкотравных лугов и пустошей Западного Кавказа (Акатов, 1995, 1997, 1998, 1999а, б; Акатов, Акатова, 1999). Результаты показали, что соотношение между числом видов на относительно крупных ( $400 \text{ м}^2$ , ценотический фонд) и малых ( $16 \text{ м}^2$ , локальное богатство) по размерам участках сообществ зависит как от площади изолированных высокогорных массивов, на которых они были описаны, так и от видовой емкости этих сообществ: при одинаковом уровне их изоляции значения ЦВФ/ЛБ в большинстве случаев снижаются на градиенте роста ЛБ примерно на 15-25%, что может свидетельствовать о большей неполночленности ЦВФ многовидовых сообществ, возможно из-за их большей чувствительности к островному эффекту, чем ЦВФ маловидовых сообществ.

Размер регионального видового фонда альпийских и субальпийских фитоценозов, характеризующихся наибольшим видовым богатством, оценивали как число видов, зарегистрированных в сообществах данных типов. Размер РВФ фитоценозов с меньшим локальным богатством определяли косвенным способом - путем анализа зависимости видового сходства от среднего видового богатства сравниваемых сообществ. Расчеты показали, что у альпийских фитоценозов с низким и средним видовым богатством (17 и 34 вида на  $16 \text{ м}^2$  соответственно) региональный видовой фонд составляет примерно 58 и 90% видового



**Рис. 2.** Графическая модель, иллюстрирующая соотношение между локальным богатством и размером видовой фонды сообществ на разных этапах их формирования. Линейная зависимость (кривая 3) соответствует достижению эволюционного равновесия (состояния полночленности) видовыми фондами всех сообществ в момент времени ГЗ. Соотношение кривой 3 и кривых 1 и 2 отражает уровень неполночленности видовых фондов сообществ с разным локальным богатством в моменты времени Г<sup>1</sup> и Г<sup>2</sup>.

фонда фитоценозов с максимальным богатством (51 вид). У субальпийских фитоценозов с ЛБ, соответствующим в среднем 20 и 36 видам, региональный фонд составляет 85 и 99% от фонда многовидовых фитоценозов (53 вида). Таким образом, практически все (за исключением некоторых случайных) субальпийские виды, произрастающие в сообществах с высоким локальным богатством, способны произрастать в сообществах с низким, а альпийские — в сообществах со средним локальным богатством. Большинство альпийских видов может произрастать также в сообществах с низким богатством. Кроме того, если абсолютный размер у маловидовых сообществ все же несколько меньше, чем у многовидовых, то относительный его размер (РВФ/ЛБ) у первых примерно в 2 раза больше, чем у вторых (в 1.76 раза у альпийских и в 2.34 раза у субальпийских) (Акатов, 1977, 1998, 1999а, б).

Почему относительный размер как ценотического, так и регионального фондов высокогорных сообществ, характеризующихся высоким локальным богатством, в значительном числе случаев имеет тенденцию быть более низким, чем у сообществ с низким богатством? Теоретически это объяснимо, если предположить, что скорость и продолжительность формирования региональных видовых фондов сообществ, расположенных в пределах одного района, но в разных условиях

среды, примерно одинаковы. Тогда видовой фонд сообществ с более высокой видовой емкостью должен быть более удаленным от эволюционного равновесия, а соответственно и менее полночленным, по сравнению с сообществами с меньшей емкостью (рис. 2). Этот фактор оказывает влияние на скорость иммиграции видов в сообщества, обуславливая неполночленность ценотических фондов многовидовых сообществ и их более высокую чувствительность к островному эффекту по сравнению с маловидовыми сообществами.

Более детальный анализ соотношения между локальным богатством и размером видовой фонды растительных сообществ Кавказа является целью следующих публикаций. В данном случае мы хотели лишь показать, что предложенный тест может быть использован для оценки уровня полночленности (неполночленности) видовых фондов разного масштаба. Неполночленность региональных видовых фондов может быть связана с незавершенностью процесса их формирования из-за эволюционной молодости местообитания или влияния исторических миграционных барьеров на распространение видов (Ricklefs, 1987; Zobel, 1992, и др.). Неполночленность локальных и ценотических фондов обусловлена неполночленностью региональных фондов, а также проявлением островного эффекта, вызванного как естественной изоляцией территорий, так и процессами антропогенной фрагментации ландшафтов.

Таким образом, данный подход не отвергает регионально историческую точку зрения на видовое разнообразие сообществ, лежащую в основе гипотезы видовой фонды (Ricklefs, 1987; Zobel, 1992, и др.). Однако он предполагает, что при изучении соотношения между локальным и региональным богатством следует существенно сместить акцент — от анализа влияния размера видовых фондов на локальное богатство сообществ к определению относительной роли исторических, современных экологических и антропогенных факторов в варьировании размера самих фондов. При этом локальное богатство следует рассматривать скорее не как объект, а как "инструмент" такого анализа, позволяющий сравнивать видовую емкость биологических сообществ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, основные положения гипотезы видовой фонды, акцентирующие внимание на необходимости синтеза экологических и биогеографических данных для создания общей концепции видовой богатства сообществ, представляются нам правомерными и соответствующими современной тенденции в экологии на активизацию исследований роли региональных процессов в распределении видов и формировании биоценозов (MacArthur, Wilson, 1963, 1967; Василевич, 1979; Hanski, 1982;

Gotelli, 1991; Zobell, 1992; Hanski et al., 1996). Однако выводы об ограниченном влиянии условий среды на локальное богатство сообществ и значительной его зависимости от размера видового фонда, основанные на наличии положительной корреляции между значениями этих параметров, вряд ли можно считать обоснованными. Этот метод предполагает использование лишь равноценных по условиям среды местообитаний, что фактически не выполнимо на практике. Более того, имеются свидетельства, что чем меньше размер участка сообщества, тем в меньшей степени его видовое богатство зависит от региональных процессов. Если это действительно так, то проблема влияния этих процессов на локальное богатство сообществ теряет свою значимость. Однако появляется возможность через соотношение между числом видов на небольших участках сообществ и размером ценоотического, локального или регионального видовых фондов оценивать степень неполноценности последних, которая может быть связана как с незавершенностью процесса их формирования из-за эволюционной молодости местообитаний, так и с влиянием современных или исторических миграционных барьеров на распространение видов. Соответственно при изучении соотношения между локальным и региональным богатством следует существенно сместить акцент - от анализа влияния размера видовых фондов на локальное богатство сообществ к определению относительной роли исторических, современных экологических и антропогенных факторов в варьировании размера самих фондов.

Авторы благодарны Б.М. Миркину за рекомендацию опубликовать работу в "Журнале общей биологии" и В.Г. Онипченко за обсуждение основных положений статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48360 и 00-04-48802).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В.* Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 49-64.
- Акатов В.В.* Видовая емкость и размер видового фонда колонизации высокогорных фитоценозов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. № 5. С. 72-79.
- Акатов В.В.* Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 121-131.
- Акатов В.В.* Роль островного эффекта в формировании высокогорных фитоценозов Западного Кавказа: Автореф. дис. докт. ... биол. наук. Краснодар: КубГАУ, 1999а. 32 с.
- Акатов В.В.* Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во МГТИ, 1999б. 114 с.
- Акатов В.В., Акатова Т.В.* Видовая неполноценность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. № 3. С. 32-37.
- Акатов В.В., Акатова Т.В.* Пространственные границы области локального видового фонда высокогорных фитоценозов Западного Кавказа // Матер. четвертой научно-практической конф. МГТИ. Организмы, популяции, экосистемы. Майкоп, 2000. С. 7.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Будыко М.И.* Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 488 с.
- Василевич В.И.* Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 341-351.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отд. УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. 640 с.
- Гиллин М.Е.* Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. С. 158-175.
- Ескина Т.Г.* Влияние островного эффекта на видовое богатство фитоценозов высокогорных полей Западного Кавказа (бассейн реки Белой) // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Матер. 8 Межреспубл. научно-практической конф. Краснодар, 2000. С. 58-59.
- Красилов В.А.* Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 2. С. 227-240.
- Красилов В.А.* Эволюция и биоистратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Мейен С.В.* Флорогенез и эволюция растений // Природа. 1986. № 11. С. 47-57.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Назаров В.И.* Учение о макроэволюции: на путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Ниценко А.А.* О некоторых спорных вопросах теории геоботаники // Ботан. журн. 1963. Т. 48. № 4. С. 486-501.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Работное Г.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Раменский Л.Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестн. опытно-дел. Воронеж, 1924. С. 37-73.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.



- Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Умтекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Шварц С.С.* экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Bolger D.T., Alberts A.C., Sonlet V.E.* Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets // *Amer. Natur.* 1991. V. 137. № 2. P. 155-166.
- Connor E.F., Simberloff D.* Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna // *Ecological Monographs.* 1978. V. 48. P. 219-248.
- Cornell H.V.* Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // *Amer. Natur.* 1985. V. 126. № 4. P. 565-569.
- Cornell H.V., Lawton J.H.* Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // *J. Animal Ecology.* 1992. V. 61. P. 1-12.
- Deshaye J., Morisset P.* Species-area relationships and the SLOSS effect in a subarctic archipelago // *Biol. Conserv.* 1989. V. 48. P. 265-276.
- Duncan R.P., Buckley H.L., Urlich S.C., Stewart G.H.* Small-scale species richness in forest canopy gaps: the role of niche limitation versus the size of the species pool // *J. Veget. Science.* 1998. V. 9. P. 455-460.
- Eriksson O.* The species-pool hypothesis and plant community diversity // *Oikos.* 1993. V. 68. P. 371-374.
- Fenchel T., Esteban G.F., Finlay B. J.* Local versus global diversity of microorganisms: cryptic diversity of ciliated protozoa // *Oikos.* 1997. V. 80. № 2. P. 220-225.
- Francis A., Currie D.J.* Global patterns of tree species richness in moist forests: another look // *Oikos.* 1998. V. 81. № 3. P. 598-602.
- Froborg H., Eriksson O.* Local colonization and extinction of field layer plants in deciduous forest and their dependence upon history features // *J. Veget. Science.* 1997. V. 8. P. 395-400.
- Caley M.J., Schluter D.* The relationship between local and regional diversity // *Ecology.* 1997. V. 71. № 1. P. 70-80.
- Caley M.J., Schluter D.* The relationship between local and regional diversity: reply // *Ecology.* 1998. V. 79. № 5. P. 1827-1829.
- Gaston K J.* Estimating extinction rates: Joseph Banks legacy // *Trends Ecol. Evol.* 1994. V. 9. № 3 P. 80-82.
- Gotelli N.J.* Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core satellite hypothesis // *Amer. Natur.* 1991. V. 138. № 3. P. 768-776.
- Hanski I.* Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // *Oikos.* 1982. V. 38. P. 210-221.
- Hanski I., Gilpin M.* Metapopulation dynamics: a brief history and conceptual domain // *Biol. J. of the Linnean Society.* 1991. V. 42. P. 3-16.
- Hanski I., Moilanen A., Gyllenberg M.* Minimum viable metapopulation size // *Amer. Natur.* 1996. V. 147. № 4. P. 527-541.
- Hugueny B.* The relationship between local regional species richness: comparing biotas with different evolutionary histories // *Oikos.* 1997. V. 80. № 3. P. 583-587.
- Hugueny B., Paugy D.* Unsaturated fish communities in African rivers // *Amer. Natur.* 1995. V. 146. № 1. P. 162-169.
- Hutchinson G.E.* Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // *Amer. Natur.* 1959. V. 93. P. 145-159.
- Hutchinson G.E.* The paradox of the plankton // *Amer. Natur.* 1961. V. 95. P. 137-145.
- Kelly B J., Wilson J.B., Mark A.F.* Causes of species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // *J. Ecol.* 1989. V. 77. P. 1021-1028.
- Latham R.E., Ricklefs R.E.* Global patterns of tree species richness in moist forests: energy diversity theory does not account for variation in species richness // *Oikos.* 1993. V. 67. P. 325-333.
- Levins R.* Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bull. Entomol. Soc. Am.* 1969. V. 15. P. 237-240.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution.* 1963. V. 17. № 4. P. 373-387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of Island Biogeography. Princeton N.J.: Princeton Univ. Press, 1967. 200 p.
- Partel M., Zobel M., Zobel K., Maarel E., van der.* The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities // *Oikos.* 1996. V. 75. P. 111-117.
- Partel M., Zobel M.* Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density // *Ecography.* 1999. V. 22. P. 153-159.
- Pimm S.L., Jones H.I., Diamond J.* On the risk of extinction // *Amer. Natur.* 1988. V. 132. № 6. P. 757-785.
- Preston F.W.* The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology.* 1962. V. 13. P. 185-215, 410-432.
- Ricklefs R.E.* Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science.* 1987. V. 235. P. 167-171.
- Shaffer M.L.* Minimum population sizes for species conservation // *Bioscience.* 1981. V. 31. P. 131-134.
- Shmida A., Wilson M.* Biological determinants of species diversity // *J. Biogeogr.* 1985. V. 12. P. 1-20.
- Singh J.S., Bourgeron P., Lauenroth W.K.* Plant species richness and species-area relations in a shortgrass steppe in Colorado // *J. Veget. Science.* 1996. V. 7. № 5. P. 645-650.
- Taylor D.J., Asssen Z.W., Zochle C.* On the relationship between  $r/K$  selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies // *Oikos.* 1990. V. 58. P. 239-250.
- Terborgh J. W., Faaborg J.* Saturation of bird communities in the West Indies // *Amer. Natur.* 1980. V. 116. № 2. P. 178-195.
- Westoby M.* The relationship between local and regional diversity: comment // *Ecology.* 1998. V. 79. № 5. P. 1825-1827.
- Zobel M.* Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors // *Oikos.* 1992. V. 65. P. 314-320.
- Zobel M., Maarel E. van der., Dupre C.* Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science.* 1998. V. 1. P. 55-66.

## **The Species Pool Hypothesis: the Necessity to Shift Emphasis**

**V. V. Akatov, S. G. Chefranov, T. V. Akatova**

*Maykop State Technological Institute, Penwmayskaya ul. 191, Maykop 385000, Russia*

*e-mail: [mgti@maykop.ru](mailto:mgti@maykop.ru)*

*Caucasian Biosphere Natural Reserve, Sovetskaya ul. 187, Maykop 385000, Russia*

The species pool of a biological community is determined as a group of species that inhabit some area and potentially can be included in a given community. The species pool hypothesis, i.e. the assumption that the size of species pool strongly influences species richness of local community can be confirmed if there is positive linear relationship between these two variables. The results of hypothesis testing however are not obvious. For example, correlation between local richness and species pool size can be caused by their dependence on the third variable - capacity of environment. It seems that in case of decreasing area occupied by local community the environmental conditions become more important than species pool size. If that is true, the influence of species pool on local species richness is not significant. However one can estimate the degree of unsaturation of species pool on the basis of relationships between the number of species in small locations occupied by similar local communities and their species pool. We think, that study of local and regional species richness should shift the emphasis - from the analysis of species pool influence on local community richness to the estimation of historical, ecological and anthropogenic factors in variation of species pool size. The local species richness should be considered rather as a tool (allowing to compare the species capacity of biological communities), than as an object of such study.