

УДК 581.55

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ПОЛНОЧЛЕННОСТИ ВИДОВЫХ ФОНДОВ СОВРЕМЕННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЫСОКОГОРНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2003 г. В. В. Акатов*, С. Г. Чефранов*, Т. В. Акатова**

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

*** Кавказский государственный природный биосферный заповедник
385000 Майкоп, Советская, 187
e-mail: mastakan@maykop.ru*

Поступила в редакцию 18.04.2002 г.

Относительный уровень эволюционной полночленности/неполночленности высокогорных фитоценозов Западного Кавказа определяли через анализ соотношения между их локальным богатством (ЛБ) и размером видового фонда (ВФ). Предполагается, что если сравниваемые биоты находятся на разном удалении от точки равновесия, то следует ожидать значительного варьирования соотношения между ВФ и ЛБ, обусловленного более высокой чувствительностью ВФ, чем ЛБ, к воздействию исторических факторов. Чем меньше значения ВФ/ЛБ, тем выше уровень эволюционной неполночленности анализируемых сообществ. В результате проведенного анализа получены аргументы в пользу предположений о незавершенности флорогенеза в высокогорной зоне Западного Кавказа и разном уровне эволюционной полночленности видовых фондов различных высокогорных сообществ. Эволюционно полночленными или близкими к этому состоянию являются видовые фонды сообществ наиболее экстремальных местообитаний альпийского пояса, а также большинства сообществ субальпийского пояса. Формирование видовых фондов многовидовых альпийских низкотравных и некоторых типов субальпийских среднетравных лугов, по-видимому, не завершено, и их можно рассматривать как места наиболее вероятного появления новых видов.

В соответствии с глобальной моделью видовой разнообразия число видов организмов любых таксономических групп на материковых территориях определяется соотношением скоростей двух процессов: появлением новых видов, преимущественно в результате видообразования и вымиранием видов в результате воздействия факторов среды на локальном или региональном уровне (рис. 1) (Rosenzweig, 1975 - по: Ricklefs, Schluter, 1993; Риклефс, 1979). Скорость видообразования возрастает прямо пропорционально числу видов, уже присутствующих в данной области, но при очень высоком их числе она замедляется и затем, возможно (это положение спорно: Василевич, 1979; Ricklefs, 1987; Марков, 20016), удерживается на одном уровне из-за сокращения экологических возможностей для возникновения новых видов. Так как с возрастанием числа видов в ходе эволюции они становятся все более специализированными и малочисленными (Риклефс, 1979; Василевич, 1979; Уиттекер, 1980; Ricklefs, 1987; Caley, Schluter, 1997) из-за конечного объема ресурсов на определенной территории, риск их вымирания повышается, особенно в непредсказуемо варьирующей среде (Preston, 1962; Mac Arthur, Wilson, 1963, 1967; Shaffer, 1981; Hanski, 1982; Pimm et

al., 1988; Bolger et al., 1991; Hanski et al., 1996, и др.). Поэтому скорость вымирания с ростом числа видов увеличивается экспоненциально, так же как и в островной модели (MacArthur, Wilson, 1967; Rosenzweig, 1975 - по: Ricklefs, Schluter, 1993; Риклефс, 1979). В том случае, когда в результате эволюции биот скорость этих процессов уравнивается и таким образом достигается точка эволюционного равновесия, можно говорить об их эволюционной полночленности, а значит - о хорошем соответствии их видового богатства условиям (емкости) среды на занимаемой ими территории.

Теоретически биоты могут находиться в таком состоянии неопределенно долгое время. Однако достигнутое равновесие может быть нарушено из-за несоответствия темпов изменения среды и биологических сообществ (Ricklefs, 1987). По мнению В.А. Красиловой (1973), ритмические изменения климата, связанные с действием космических и геологических факторов, неоднократно в истории Земли приводили к изменению емкости экологического пространства. В результате при снижении емкости биоценозы оказывались перенасыщенными видами, а при увеличении - недонасыщенными. Соответственно их развитие шло по

пути элиминации "избыточных видов" либо обогащения видами путем адаптивной радиации, иммиграции и типогенеза (Красилов, 1973). Анализ палеонтологических данных в целом подтверждает это представление. Он показывает, что во многих случаях разнообразие биот устойчиво увеличивалось в течение эволюционного времени, однако в других оно оставалось стабильным продолжительный период либо направленно снижалось, предположительно в связи с изменением экологической емкости среды или сокращением площади пригодных местообитаний (Красилов, 1973; Бигон и др., 1989; Ricklefs, Latham, 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Kauffman, Fagerstrom, 1993; Van Valkenburgh, Janis, 1993; Ricklefs, Schluter, 1993; Марков, 2001а, б).

Но если эволюционное равновесие существует в принципе и, по-видимому, достигалось и удерживалось в течение эволюционно значимых промежутков времени в прошлом, то каков уровень эволюционной полночленности современных сообществ?

Некоторые описанные зависимости, к примеру зависимость видового богатства сообществ от географической широты их расположения, богатства флор от физико-географических или только климатических условий территорий, разнообразия древесного яруса лесов от годовой суммы испарения, видового разнообразия птиц, от сложности структуры растительности, казалось бы, могут свидетельствовать в пользу предположения об эволюционной полночленности многих современных биот (Малышев, 1969; Пианка, 1981; Ricklefs, 1987; Schluter, Ricklefs, 1993а; Кожаринов, Морозова, 1997; Francis, Currie, 1998). Однако предлагаются и другие объяснения этих и сходных с ними закономерностей. В частности, высказывают предположения, что различия в видовом богатстве кустарниковых сообществ Калифорнии, Южной Африки и Австралии, лесов тропической и умеренной зон, умеренных лесов Восточной Азии, Европы и Северной Америки, мангровых лесов на разных континентах, растительности арктических тундр различных районов Евразии связаны не столько с современными условиями среды, сколько с историческими особенностями их формирования и соответственно с разным уровнем их полночленности (Уиттекер, 1980; Юрцев, 1987; Бигон и др., 1989; Ricklefs, Latham, 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999; Qian, Ricklefs, 2000).

Сделать однозначный выбор между предлагаемыми гипотезами весьма сложно из-за трудностей, связанных с определением относительной роли условий среды и исторических факторов в формировании сообществ. Считается, что наиболее веские доказательства эволюционной полночленности/неполночленности можно получить, если сравнивать видовое богатство биот, сформиро-

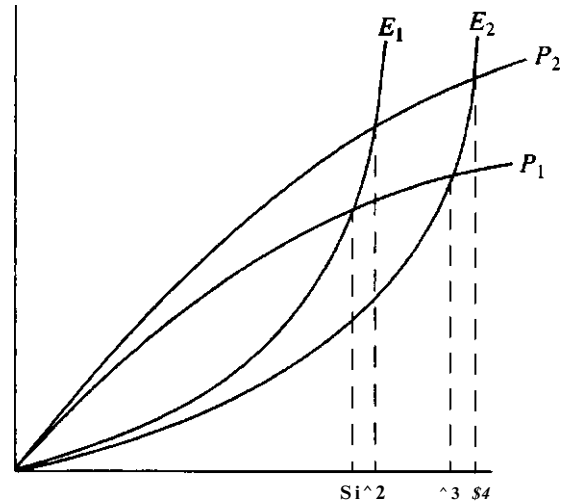


Рис. 1. Равновесная модель числа видов на материковой территории (из: Ricklefs, Schluter, 1993, по: Rosenzweig, 1975). По оси абсцисс - видовое богатство, по оси ординат - скорость процессов. P_{\pm} , P_2 - скорость видообразования; E_1 , E_2 - скорость вымирания видов; Si^2 , Si^3 , Si^4 - равновесное число видов.

ванных в исходных условиях среды, но расположенных на разных континентах или их участках (Уиттекер, 1980; Ricklefs, 1987; Ricklefs et al., 1999; Qian, Ricklefs, 2000). Однако этот способ не позволяет сравнивать биоты различных типов и требует большой осторожности при интерпретации результатов сравнения, когда в качестве объектов выступают биоты условно одного типа, поскольку часто не совсем ясно, какие условия можно считать сходными и насколько значимы наблюдаемые между ними экологические различия (Миркин, 1985; Schluter, Ricklefs, 1993b; Francis, Currie, 1998). Кроме того, даже в сходных условиях среды в силу различия исторических условий могут формироваться сообщества, характеризующиеся, например, разным уровнем концентрации доминирования и соответственно разной ценотической видовой емкостью. Такие сообщества могут находиться на одинаковом расстоянии от точки эволюционного равновесия и при этом включать разное число видов.

Решению проблемы могла бы способствовать подробная палеонтологическая летопись эволюции современных биот (Бигон и др., 1989; Ricklefs, Schluter, 1993; Ricklefs et al., 1999). Но ее неполнота превращает раскрытие эволюционных закономерностей изменения видового разнообразия в сложнейшую задачу (Бигон и др., 1989). По мнению М. Бигона с соавторами, высказанному более 10 лет назад, одни сообщества действительно находятся дальше от равновесия, чем другие, но точно или хотя бы с некоторой уверенностью говорить об относительной близости к нему не представляется возможным (Бигон и др., 1989). Ярким

свидетельством возникающих в связи с этим проблем является, например, продолжительная дискуссия между Риклефсом и Курье о причинах различия видового богатства лесов различных регионов северного полушария (Currie, Paquin, 1987; Ricklefs, Latham, 1993; Francis, Currie, 1998; Ricklefs et al., 1999).

По-видимому, эта задача имеет перспективу решения, если ее рассматривать в аспекте анализа соотношения между локальным богатством и размером видового фонда сообществ, под которым понимается группа видов, обитающих в пределах определенной области и потенциально способных существовать в этих сообществах (MacArthur, Wilson, 1963; Zobel et al., 1998). В частности, ранее нами был предложен один из возможных вариантов ее решения (Акатов и др., 2002). В его основе лежат два исходных утверждения, которые опираются как на существующие теоретические представления, так и на значительное число полевых наблюдений и палеонтологические данные.

1. 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; Hanski et al., 1996). Поэтому независимо от масштаба действия средовые факторы как абиотического, так и биотического характера оказывают одновременное влияние и на локальную, и на региональную встречаемость видов (Hanski, 1982; Pimm et al., 1988; Gaston, 1994; Froborg, Eriksson, 1997; Brown et al., 2000), а соответственно на размер видового фонда и на локальное видовое богатство сообществ.

2. Соотношение роли условий среды, региональных (островной эффект) и исторических процессов в формировании видового богатства сообществ зависит от масштаба оценки феномена: чем меньше участок сообщества, тем в меньшей степени его видовое богатство зависит от региональных и исторических и в большей - от средовых факторов (Terborgh, Faaborg, 1980; Shmida, Wilson, 1985; Westoby, 1993; Schluter, Ricklefs, 1993b; Singh et al., 1996; Caley, Schluter, 1997; Акатов, 1999a; Shurin et al., 2000).

Если данные утверждения верны, то наличие значительной корреляции между размером видового фонда (ВФ) и локальным богатством (ЛБ) близких по структуре малоизолированных сообществ может свидетельствовать о хорошем соответствии обоих параметров условиям (емкости) среды, а соответственно об эволюционной полноценности видовых фондов этих сообществ либо по крайней мере об их равной удаленности от этого состояния. Если же сравниваемые биоты находятся на разном удалении от точки равновесия,

следует ожидать значительного варьирования соотношения между ВФ и ЛБ, обусловленного разной чувствительностью к воздействию исторических факторов. Чем меньше значения ВФ/ЛБ, тем выше уровень эволюционной неполноценности анализируемых сообществ.

Данный подход был использован при оценке степени экологической неполноценности ценологических видовых фондов (ЦВФ - группа видов, присутствующих в сообществе и поставляющая диаспоры на любой его участок, по: Zobel et al., 1998) ряда высокогорных фитоценозов Западного Кавказа, характеризующихся разной степенью изоляции их местообитаний (Акатов, 1995, 1999a, б; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2001). Во всех случаях была выявлена зависимость между ЦВФ/ЛБ и площадью местообитаний, которую занимали анализируемые сообщества. Полученные результаты согласуются с теорией динамического равновесия островной экологии МакАртура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967) и косвенно свидетельствуют о перспективности показателя ВФ/ЛБ для оценки степени неполноценности биот.

Анализируя видовую неполноценность высокогорных фитоценозов Западного Кавказа с целью тестирования островного эффекта, мы акцентировали внимание на сообществах, характеризующихся определенной степенью изоляции. Однако неполноценность высокогорных фитоценозов может быть связана не только с их изоляцией, но и с незавершенностью эволюционного формирования или нарушениями, связанными с ледниковым циклом.

Несмотря на то что большинство ботаников считают высокогорную флору Большого Кавказа (как и другие флоры северного полушария) исторически древней, сформированной в основном в третичном периоде (Толмачев, 1948, 1958; Федоров, 1952; Колаковский, 1958, 1991, 2000; Харадзе, 1965, 1969; Долуханов, 1966; Favarger, 1975; Галушко, 1976, и др.), по мнению многих авторов, наличие молодых узкорегionalных видов, тесно связанных с современными формами рельефа, указывает на наличие более поздних - четвертичных центров видообразования, в которых происходила переработка древнего высокогорного ядра флоры (Толмачев, 1958; Федоров, 1952; Галушко, 1976, и др.). Вполне вероятно, что сильные климатические флуктуации плейстоцена способствовали значительному ее переустройству: вымиранию одних видов, миграции других, формированию третьих (Галушко, 1976). Существует точка зрения о незавершенности процессов видообразования и расселения видов в высокогорной зоне Кавказа и в настоящее время (Гроссгейм, 1936; Долуханов, 1966; Куранова, 1999), что подразумевает существование эволюционно непол-

ночных видовых фондов некоторых, а возможно, и многих высокогорных растительных сообществ. Проверка этого предположения, определение относительного уровня полноты видовых фондов наиболее распространенных высокогорных фитоценозов Западного Кавказа, выявление факторов, обуславливающих близость сообществ к равновесному состоянию является целью данной работы. При этом сразу же необходимо подчеркнуть, что, учитывая преимущественно континуальный характер высокогорной растительности, речь пойдет не об автономной эволюции обособленных парциальных (ценотических) флор, а об уровне достижения предельного видового богатства комбинациями видов на произвольно выбранных небольших участках непрерывного экологического пространства в результате сетчатой эволюции (по: Уиттекер, 1981) высокогорных флороценотических систем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор фактического материала проводили на высокогорных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов, расположенных в бассейнах рек Белая, Большая и Малая Лаба, Большой Зеленчук. Объектами исследований явились растительные сообщества условно пяти типов, имеющих широкое распространение в районе исследований.

1. Фитоагрегации подвижных осыпей альпийского пояса (2400-3000 м над ур. м.), сформированных известняковыми и сланцевыми породами.

2. Альпийские низкотравные луга и лишайниковые пустоши - распространены в пределах высот от 2000 до 3000 м над ур. м.; занимают малоснежные выпуклые склоны различной крутизны и экспозиции, а также гребни хребтов и платообразные поверхности.

3. Альпийские ковры - хионофитные сообщества, приуроченные к западинам и ледниковым карам с длительным залеганием снега; распространены в пределах высот от 2200 до 3000 м над ур. м.

4. Субальпийские пестроовсянищевые среднетравные луга - приурочены к крутым выпуклым или ровным склонам преимущественно южной ориентации на верхнем пределе субальпийского пояса (2100-2700 м над ур. м.).

5. Субальпийские вейниковые и вейниково-разнотравные луга - приурочены к влажным ровным склонам различной ориентации и западинам со значительным снегонакоплением в пределах высот от 1800 до 2400 м над ур. м.

Детальная характеристика этих сообществ имеется в ряде публикаций (Шифферс, 1953; Альпер, 1960; Онипченко и др., 1987; Онипченко, Семёнова, 1998; Онипченко и др., 1992; Семагина, 1992; Куранова, 1998).

Геоботанические описания сомкнутой растительности (луга, пустоши, ковры) выполнялись на площадках 16 м², фитоагрегаций осыпей - 25 м². Общее число описаний составило 2440. Для решения поставленной задачи описания сообществ каждого типа были разделены на группы, сходные по признакам местообитаний и видовому составу. Из каждой группы было отобрано по 10 описаний сообществ, выполненных не менее чем на двух разных удаленных друг от друга высокогорных массивах и характеризующихся по возможности максимально близким числом видов. Среднее число видов в описаниях каждой выборки (5) рассматривали как локальное богатство, а общее число видов (N) - в качестве индекса, позволяющего сравнивать размеры региональных видовых фондов сообществ, представленных 10 описаниями. Предполагается, что N составляет примерно равную долю от региональных видовых фондов анализируемых сообществ.

Использование индекса, а не размера видового фонда связано со значительными трудностями, возникающими при его определении (Акатов и др., 2002). Наиболее часто в качестве его оценки используют общее число видов в описаниях сообществ определенного типа (ценотический метод: Zobel et al., 1998; Durge, 2000). При этом точность оценки этого параметра зависит от степени однородности выделенных типов сообществ и числа описаний, представляющих сообщества каждого из них. Как правило, указанные факторы являются взаимозависимыми: при фиксированном общем числе описаний увеличение степени однородности выделяемых типов путем более дробного расчленения синтаксономического континуума сопровождается снижением числа описаний, характеризующих выделенные ценозы. Точность оценки соотношения видовых фондов сообществ по данным выборочных описаний определяли методом имитационного моделирования с использованием модельных сообществ с разным числом и типами рангового распределения видов, наиболее характерными для высокогорных флороценотических комплексов. Как показали результаты численных экспериментов, которые подробно будут изложены в следующей публикации, ошибка оценки этих соотношений при использовании 10 описаний в 72-96% случаев не превышает 10%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение локального видового богатства и индекса размера видового фонда для 49 выборочных групп описаний, характеризующих сообщества различных типов и с разным видовым богатством, показано на рис. 2. Из него следует, что между значениями этих параметров у большинства рассматриваемых сообществ (фитоагрегаций подвижных осыпей, фитоценозов альпийских

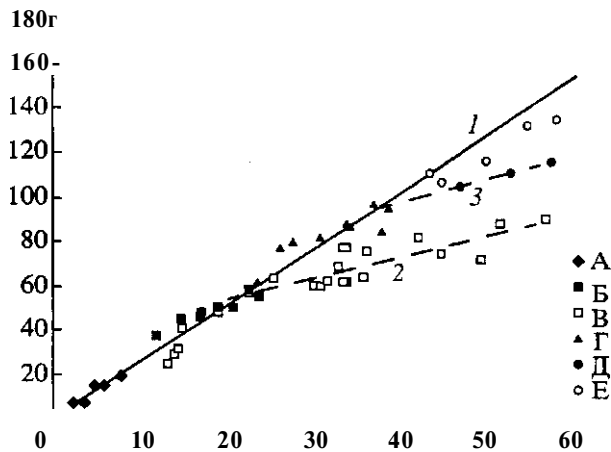


Рис 2. Соотношение локального видового богатства (S , ось абсцисс) и индекса размера видового фонда (N , ось ординат) для 49 выборочных групп описаний, характеризующих высокогорные растительные сообщества различных типов (А - фито группировки подвижных осыпей альпийского пояса; Б - сообщества альпийских ковров; В - сообщества альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей; Г - сообщества субальпийских вейниковых и вейниково-разнотравных лугов; сообщества субальпийских пестроовсяницевых среднетравных лугов; Д - на силикатных горных породах; Е - на карбонатных горных породах).

Прямые соответствуют линиям регрессии, описывающим соотношения между S и N у различных сообществ: 1 - фито группировок подвижных осыпей, фитоценозов альпийских ковров, маловидовых альпийских низкотравных лугов и пустошей с $5 < 25$ видов, субальпийских вейниковых и вейниково-разнотравных лугов, субальпийских пестроовсяницевых лугов с $5 < 48$ видов ($N = 1.730 + 2.4985S$, $R^2 = 0.964$); 2 - фитоценозов альпийских низкотравных лугов и пустошей с $5 > 25$ видов ($N = 34.742 + 0.9525S$, $R^2 = 0.680$); 3 - фитоценозов субальпийских пестроовсяницевых лугов, сформированных на силикатных горных породах ($N = 56.590 + 1.0275S$, $R^2 = 0.999$).

ковров, маловидных фитоценозов альпийских низкотравных лугов и пустошей (с $S < 25$ видов), фитоценозов субальпийских вейниковых и вейниково-разнотравных лугов, фитоценозов субальпийских пестроовсяницевых лугов (с $S < 48$ видов) наблюдается хорошее соответствие, которое может быть описано уравнением регрессии линейного типа. В соответствии с предложенным нами подходом данный факт позволяет предположить, что эти сообщества и группировки могут рассматриваться либо как эволюционно полночленные, либо по крайней мере как характеризующиеся относительно невысоким и примерно равным уровнем неполночленности. Видовые фонды остальных сообществ, т.е. альпийских низкотравных лугов и пустошей с $S > 25$ видов и пестроовсяницевых субальпийских лугов с $S > 48$ видов, можно считать в различной степени неполночленными либо характеризующимися более высо-

ким уровнем неполночленности, чем сообщества, указанные выше.

Наиболее высоким уровнем неполночленности характеризуются альпийские луга и пустоши с высоким локальным видовым богатством ($S > 40$ видов). Если предположить, что при достижении видовой полночленности все высокогорные сообщества должны характеризоваться соотношением между S и N , описываемым линией регрессии 1, представленной на рис. 2, то уровень неполночленности видовых фондов этих альпийских ценозов составляет около 40%.

Средним уровнем неполночленности (15-25%) характеризуются сообщества альпийских лугов и пустошей со средним видовым богатством ($25 < S < 40$), а также пестроовсяницевых лугов, сформированных на силикатных горных породах (граниты, глинистые сланцы). Наконец, относительно высоким уровнем полночленности характеризуются многовидовые пестроовсяницевые луга, сформированные на карбонатных породах (известняки). Как показывают расчеты, формально размер их видового фонда составляет около 95% от равновесного, а соответственно уровень эволюционной неполночленности - около 5%. Однако, учитывая ограниченное число описаний данного типа и возможную ошибку при определении соотношения видовых фондов через индекс N , некоторое отклонение точек от прямой (соответствующее примерно двум стандартным отклонениям) может быть и результатом случайных процессов.

Таким образом, если используемый нами подход верен, то основными факторами, определяющими варьирование уровня эволюционной неполночленности высокогорных растительных сообществ можно считать следующие:

1. Локальное богатство и соответственно видовая емкость сообществ. Эволюционно полночленными или относительно близкими к этому состоянию являются маловидовые альпийские и субальпийские ценозы. Этот фактор почти полностью определяет варьирование уровня неполночленности сообществ в пределах альпийского пояса и в значительной мере - в пределах субальпийского.

2. Высота расположения над уровнем моря. При одинаковом локальном богатстве (среднем или высоком) сообщества субальпийских лугов имеют большие по размеру видовые фонды, а значит - более высокий уровень полночленности, чем сообщества альпийских лугов и пустошей.

3. Тип подстилающей горной породы. Субальпийские пестроовсяницевые луга, сформированные на карбонатных горных породах, характеризуются более высоким уровнем полночленности, чем аналогичные ценозы, сформированные на силикатных породах.

Причины влияния видовой емкости сообществ на уровень эволюционной полночленности их видовых фондов хорошо понятны из модели, представленной на рис. 1. Чем ниже видовая емкость сообществ, обуславливающая скорость вымирания видов, и соответственно меньше размер их видового фонда в равновесной точке, тем, при прочих равных условиях (время и скорость формирования), меньше промежутки времени, необходимый для достижения фондом состояния полночленности (Акатов, 1997; Акатов и др., 2002).

Так как уровень видовой полночленности сообществ может также зависеть от времени их непрерывной эволюции, т.е. от возраста сообществ, и скорости формирования видовых фондов, то можно предположить, что сообщества субальпийских лугов и особенно их варианты, сформированные на карбонатных породах, либо являются более древними по происхождению, либо характеризуются более высокой скоростью формирования по сравнению с альпийскими ценозами.

Учитывая, что ядро высокогорной флоры формировалось преимущественно за счет перегруппировки и видоизменения компонентов невысокогорных, в основном горно-лесных, ландшафтов в процессе долгого и многоступенчатого поднятия территорий в более холодные слои тропосферы (Толмачев, 1948, 1958; Федоров, 1952; Галушко, 1976; Агаханянц, 1981), более значительный эволюционный возраст сообществ субальпийских среднетравных лугов по отношению к альпийским ценозам представляется весьма вероятным. В пользу этого предположения свидетельствует и точка зрения ряда ботаников (Толмачев, 1958; Гагнидзе, 1974; Стародубцев, 1991), считающих, что многие из альпийских видов растений могут быть выведены из элементов субальпийского разнотравья как исторически предшествующего типа. Однако необходимо отметить, что кроме логических заключений, основанных на представлениях о темпах орогенетического подъема гор, анализе ареалов видов, их экологии, таксономической близости и т.п., прямых доказательств более древнего происхождения субальпийских лугов мы не имеем, так как травянистые высокогорные виды практически не представлены в ископаемых флорах (Толмачев, 1948; Колаковский, 1958, 1991, 2000; Favreger, 1975; Галушко, 1976).

Дополнительный фактический материал для выяснения филогенетических отношений внутри систематических групп и решения вопроса о происхождении и эволюции отдельных парциальных флор могли бы дать результаты кариологического изучения таксонов (Александрова, 1967; Тумаджанов, Беридзе, 1968; Харадзе, 1970; Favreger, 1975; Гагнидзе, 1974). К сожалению, они не вносят ясности в этот вопрос: несмотря на предпола-

гаемый длительный процесс высотной дифференциации, число хромосом как у возможных исходных (субальпийских) таксонов, так и у ультраореофитных видов осталось константным (диплоидным, в редких случаях тетраплоидным) (Александрова, 1967; Тумаджанов, Беридзе, 1968; Гагнидзе, 1974). Данный факт, однако, нельзя рассматривать и как свидетельство их одновозрастности. В связи с этим высказывается точка зрения, что формирование альпийских видов на Большом Кавказе происходило преимущественно на диплоидном уровне в результате медленной и прогрессивной дифференциации исходных таксонов в различных частях их ареалов в связи с воздействием меняющихся условий среды и возникающей изоляцией (Тумаджанов, Беридзе, 1968).

Разная скорость флорогенеза в различных поясах высокогорной зоны, как указывалось выше, также могла обусловить разную степень эволюционной полночленности видовых фондов альпийских и субальпийских ценозов. Но роль этого фактора представляется неопределенной. Ведь чем выше расположение сообществ на склоне, тем выше степень их изолированности и сильнее воздействие на растения мутагенной жесткой ультрафиолетовой части солнечного спектра, а следовательно, выше скорость увеличения числа видов в результате мутаций и изоляции, но в то же время она ниже в ходе миграционных и гибридогенных процессов (Колаковский, 1958, 1991, 2000; Агаханянц, 1981; Куранова, 1999).

Относительно высокий уровень полночленности многовидовых пестроовсянищевых лугов, сформированных на карбонатных породах, не является неожиданным. На высокую специфичность и значительное богатство именно известняковых флор неоднократно обращали внимание многие исследователи (Колаковский, 1958, 1991, 2000; Долуханов, 1966; Галушко, 1976; Сохадзе, 1982; Куранова, 1999, и др.). По мнению А.И. Галушко, этот феномен может быть связан с древностью карбонатных пород на Кавказе (Галушко, 1976), но скорее - со значительной разобшенностью известняковых хребтов и массивов, которая была выражена уже с верхнего плиоцена и способствовала активному формированию новых видов (Долуханов, 1966; Галушко, 1976).

Рассуждая о причинах эволюционной неполночленности высокогорных сообществ, мы исходили из предположения, что она первична, т.е. связана с незавершенностью флорогенеза в высокогорной зоне Западного Кавказа. Однако неполночленность видовых фондов сообществ может быть также следствием вымирания видов в четвертичный период из-за значительных климатических флуктуаций, индуцирующих крупные подвижки поясов растительности и периодическую

фрагментацию растительных сообществ. При этом общепризнано, что более уязвимыми к таким воздействиям являются малочисленные популяции с ограниченным пространственным и высотным ареалом, число которых обычно выше в многовидовых ценозах, развивающихся в благоприятных условиях среды, чем в сообществах экстремальных местообитаний, сложенных небольшим числом широко распространенных видов, способных хорошо переносить как стресс экологических факторов, так и режим изоляции. Соответственно можно предположить, что плейстоценовые и голоценовые вымирания в первую очередь затронули многовидовые ценозы, снижая уровень их полночленности и обуславливая, таким образом, зависимость между уровнем полночленности и видовой емкостью современных сообществ. Не отвергая полностью возможность такого сценария, мы все же не можем признать его в качестве наиболее вероятного, так как он не способен объяснить различие в уровне полночленности видовых фондов многовидовых альпийских и субальпийских ценозов, а также не согласуется с представлением, что изоляция сообществ и высокогорных массивов, достигавшая в плейстоцене значительного масштаба, способствовала не только вымиранию, но и активному образованию новых видов (Галушко, 1976). Не стоит полностью игнорировать и возможность увеличения видового богатства высокогорных сообществ в этот период за счет бореальных мигрантов (Галушко, 1976; Агаханянц, 1981).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной публикации мы использовали простой и удобный способ определения относительного уровня эволюционной полночленности видовых фондов близких по структуре биологических сообществ. В его основе лежат исходные утверждения, не противоречащие существующим фактическим данным и теоретическим положениям, а полученные результаты хорошо согласуются с представлениями об эволюции высокогорной флоры Кавказа, сформированными в течение последних десятилетий, и дополняют наши знания по этой проблеме.

В частности, в результате проведенного анализа нами получены аргументы в пользу предположений: 1) о незавершенности флорогенеза в высокогорной зоне Западного Кавказа, 2) разновозрастное™ альпийских и субальпийских сообществ, 3) разном промежутке времени, необходимым для достижения равновесного состояния видовыми фондами ценозов, сформированных в экстремальных и более благоприятных условиях среды, 4) зависимости скорости флорогенеза от степени изолированности хребтов и массивов и,

как следствие, о разном уровне эволюционной полночленности видовых фондов различных высокогорных сообществ.

Эволюционно полночленными или близкими к этому состоянию являются, как следует из полученных результатов, видовые фонды сообществ наиболее экстремальных местообитаний альпийского пояса, характеризующиеся низкой видовой емкостью среды (фитоагрегировок подвижных осыпей, маловидовых сообществ альпийских ковров, лугов и пустошей), а также большинства сообществ субальпийского пояса. Формирование видовых фондов многовидовых альпийских низкотравных и некоторых типов субальпийских среднетравных лугов, по-видимому, не завершено, и их можно рассматривать как места наиболее вероятного появления (в результате видообразования или иммиграции из других районов Кавказа) новых видов.

В завершение необходимо подчеркнуть, что, несмотря на обоснованность предлагаемого нами подхода, мы рассматриваем его лишь в качестве гипотезы, которая на данный момент времени представляется нам вполне правдоподобной, но необязательно применимой для всех ситуаций и поэтому, безусловно, требующей всесторонней проверки на различных объектах.

Авторы глубоко признательны В.Г. Онипченко за обсуждение основных положений статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48360, 00-04-48802, 02-04-06282).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О.Е., 1981. Аридные горы СССР. М.: Мысль. 270 с.
- 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., 1997. Видовая емкость и размер видового фонда колонизации высокогорных фитоценозов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. № 5. С. 72-79.
- Акатов В.В., 1999а. Роль островного эффекта в формировании высокогорных фитоценозов Западного Кавказа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Краснодар: КубГАУ. 32 с.
- Акатов В.В., 1999б. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во МГТИ. 114 с.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., 1999. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. № 3. С. 32-37.
- Акатов В.В., Чифранов С.Г., Акатова Т.В., 2002. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 112-121.

- Александрова Т.В.*, 1967. Кариогеографическая характеристика некоторых кавказских видов *Ranunculus* // Ботан. журн. Т. 52. № 1. С. 42-45.
- Альпер В.Н.*, 1960. Краткий очерк флоры и растительности известнякового массива Фишта и Оштена // Тр. Кавказ, гос. заповедника. Вып. 6. С. 3-56.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Василевич В.И.*, 1979. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботан. журн. Т. 64. № 3. С. 341-351.
- Гаднидзе Р.И.*, 1974. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 276 с.
- Галушко А.И.*, 1976. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флоры Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 5-130.
- Гроссгейм А.А.*, 1936. Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та АН АзССР. Вып. 1. Баку. 260 с.
- Долуханов А.Г.*, 1966. Растительный покров // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Кавказ. М.: Наука. С. 223-256.
- Ескина Т.Т.*, 2001. Видовая неполночленность фитоценоза высокогорных полей Западного Кавказа (бассейн реки Белой) // Сб. научн. трудов МГТИ. Майкоп: Изд-во МГТИ. С. 232-237.
- Комариное А.В., Морозова О.В.*, 1997. Флористическое разнообразие Восточной Европы и климат // Лесоведение. № 2. С. 14-25.
- Колаковский А.А.*, 1958. Ботанико-географическое районирование Колхиды // Тр. Сухумского ботан. сада- Вып. 2. С. 141-196.
- Колаковский А.А.*, 1991. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 175 с.
- Колаковский А.А.*, 2000. Средиземногорная область — arena эволюции умеренных флор северного полушария // Материалы научной сессии, посвященной 90-летию А.А. Колаковского. Сухум: Изд-во Республики Абхазия. С. 20-27.
- Красилов В.А.*, 1973. Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 2. С. 227-240.
- Куранова Н.Г.*, 1998. Петрофиты Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Тр. МПГУ. С. 199-203.
- Куранова Н.Г.*, 1999. Об эндемичных элементах Лагонакского нагорья // Изв. ЦСИ МГТИ. Вып. 2. С. 97-99.
- Мальшев Л.И.*, 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Ботан. журн. Т. 54. № 8. С. 1137-1147.
- Марков А.В.*, 2001а. Новый подход к оценке динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Палеонтол. журн. № 1. С. 3-12.
- Марков А.В.*, 2001б. Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 6. С. 460-471.
- Миркин Б.М.*, 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 136 с.
- Онипченко В.Г., Семенова Т.В.*, 1988. Флористическая насыщенность некоторых альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Вести. МГУ. Сер. биол. № 3. С. 42^5.
- Онипченко В.Т., Минаева Т.Ю., Рабогнова М.В.*, 1987. К синтаксономии субальпийских сообществ Тебердинского заповедника. М. 32 с. - Деп. в ВИНТИ АН СССР. 06.02.87, № 1675-В87.
- Онипченко В.Т., Любезнова Н.В., Покаржевская Т.А., Рабогнова М.В.*, 1992. Синтаксономия альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Класс Salicetea herbaceae BR-VL. 1947. М. 20 с. - Деп. в ВИНТИ АН СССР. 22.09.92, № 2828-В92.
- Пианка Э.*, 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Риклефс Р.*, 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Семагина Р.Н.*, 1992. К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. М. 48 с. - Деп. в ВИНТИ АН СССР. 22.09.92. № 2831-В92.
- Сохадзе Е.В.*, 1982. Известняки и растительность (ботанико-географический анализ на примере Евразии). Тбилиси: Мецниереба. 162 с.
- Стародубцев В.Н.*, 1991. Ветреницы: систематика и эволюция. Л.: Наука. 200 с.
- Толмачев А.И.*, 1948. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботан. журн. Т. 33. № 2. С. 161-180.
- Толмачев А.И.*, 1958. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 316-360.
- Тумаджанов И.И., Беридзе Р.К.*, 1968. К кариогеографическому изучению представителей верхнеальпийской аднивальной флоры Большого Кавказа // Ботан. журн. Т. 52. № 1. С. 58-68.
- Уиттекер Р.*, 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Федоров А.Л.*, 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы // Материалы по изучению четвертичного периода СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 230-248.
- Шварц С.С.*, 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шифферс Е.Н.*, 1953. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 400 с.
- Харадзе А.Л.*, 1965. О субнивальном поясе Большого Кавказа // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 25. Тбилиси: Мецниереба. С. 103-114.
- Харадзе А.Л.*, 1969. Географические расы и их таксономический ранг в связи с некоторыми вопросами флоры Кавказа // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 27. Тбилиси: Мецниереба. С. 114-127.

- Харадзе АЛ.*, 1970. К флорогенезу кавказских колокольчиков // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 28. Тбилиси: Мецниереба. С. 89-102.
- Юриев Б.А.*, 1987. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Ботан. журн. Т. 72. № 11. С. 1436-1448.
- Bolger D.T., Alberts A.C., Sonleit V.E.*, 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets // Amer. Natur. V. 137. № 2. P. 155-166.
- Brown J.H., Barry J.F., Kelt D.A.*, 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental // Amer. Natur. V. 156. № 3. P. 314-321.
- Caley M.J., Schluter D.*, 1997. The relationship between local and regional diversity // Ecology. V. 71. № 1. P. 70-80.
- Currie D.J., Paquin V.*, 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness // Nature. V. 329. P. 326-327.
- Dupre C.*, 2000. How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions // Oikos. V. 89. № 1. P. 128-136.
- Favarger C.*, 1975. Cytotaxonomie et histoire de la flore orophile des alpes et de quelques autres massifs montagneux d'Europe // Revue de botanique. № 77. P. 3-45.
- Francis A., Currie D.J.*, 1998. Global patterns of tree species richness in moist forests: another look // Oikos. V. 81. № 3. P. 598-602.
- Froberg H., Eriksson O.*, 1997. Local colonization and extinction of field layer plants in a deciduous forest and their dependence upon life history features // J. Veget. Science. V. 8. P. 395-400.
- Gaston K.J.*, 1994. Estimating extinction rates: Joseph Banks legacy // Trends Ecol. Evol. V. 9. № 3. P. 80-82.
- 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 // Amer. Natur. V. 147. № 4. P. 527-541.
- Kaufman E.G., Fagerstrom J.A.*, 1993. The phanerozoic evolution of reef diversity // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 315-330.
- Latham R.E., Ricklefs R.E.*, 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 294-315.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. V. 17. № 4. P. 373-387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton N.J.: Princeton Univ. Press. 200 p.
- Pimm S.L., Jones H.L., Diamond J.*, 1988. On the risk of extinction // Amer. Natur. V. 132. № 6. P. 757-785.
- Preston F.W.*, 1962. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. V. 13. P. 185-215, 410-432.
- Qian H., Ricklefs R.E.*, 2000. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants // Nature. V. 407. № 14. P. 180-182.
- Ricklefs R.E.*, 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. V. 235. P. 167-171.
- Ricklefs R.E., Latham R.E.*, 1993. Global patterns of diversity in mangrove floras // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 215-230.
- Ricklefs R.E., Schluter D.*, 1993. Species diversity: regional and historical influences // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 215-230.
- Ricklefs R.E., Latham R.E., Qian H.*, 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests; distinguishing ecological influences and historical contingency // Oikos. V. 86. № 2. P. 369-373.
- Shaffer M.L.*, 1981. Minimum population sizes for species conservation // Bioscience. V. 31. P. 131-134.
- Shmida A., Wilson M.*, 1985. Biological determinants of species diversity // J. Biogeogr. V. 12. P. 1-20.
- Schluter D., Ricklefs R.E.*, 1993a. Species diversity: an introduction to the problem // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 1-11.
- Schluter D., Ricklefs R.E.*, 1993b. Convergence and the regional component of species diversity // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 230-241.
- 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.
- Singh J.S., Bourgeron P., Lauenroth W.K.*, 1996. Plant species richness and species-area relations in a shortgrass steppe in Colorado // J. Veget. Science. V. 7. № 5. P. 645-650.
- Terborgh J.W., Faaborg J.*, 1980. Saturation of bird communities in the West Indies // Amer. Natur. V. 116. № 2. P. 178-195.
- Van Valkenburgh B., Janis C.M.*, 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 330-341.
- Westoby M.*, 1993. Biodiversity in Australia compared with other continents // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 170-178.
- Zobel M., van der Maarel E., Dupie C.*, 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // Applied Vegetation Science. V. 1. P. 55-66.

Evolutionary Saturation of Species Pool in Present High Mountain Plant Communities of Western Caucasus

V. V. Akatov¹, S. G. Chefranov¹, T. V. Akatova²

¹ *Maykop State Technological University, ul. Pervomaiskaya, 191, Maykop, 385000
e-mail: akatovmgti@mail.ru*

² *Caucasus State Natural Biosphere Reserve,
ul. Sovetskaya, 187, Maykop, 385000
e-mail: mastakan@maykop.ru*

The relative level of evolutionary saturation/nonsaturation of high mountain plant communities in Western Caucasus was defined by analysis of correlation between their local richness (LR) and size of species pool (SP). It is expected that if compared biotas are differently distant from the point of equilibrium one should look forward to a significant variation in correlation between LR and SP determined with the greater sensitivity of LR in comparison with SP in respect of abiotic factors. The lower is correlation LR/SP the greater is level of evolutionary nonsaturation in analysed communities.

The results of analysis confirm the assumptions on

1. incompleteness of flora development in the high mountain zone in Western Caucasus,
2. different ages of alpine and subalpine communities,
3. different time necessary to attain the equilibrium with species pools of communities formed under extreme and more favourable conditions,
4. dependence of temps of flora development on the isolation of mountain ridges and massifs.

The species pools of the most extreme alpine ecotope communities characterized by low environment capacity (plant groups of moving taluses, low-species communities of alpine tapises, meadows and grounds) as well as the most of subalpine communities are evolutionary saturated or close to this condition. Development of species pools of alpine multi-species low-grass meadows as well as some of subalpine middle-grass meadows evidently is not completed yet. They can be considered to be the most probable places of the new species appearance by speciation or immigration from another Caucasus regions.