

Акатов В.В., Акатова Т.В. Островной эффект и условия долгосрочного сохранения растительных сообществ // Географические основы формирования экологических сетей в России и Восточной Европе. Ч. 1. Мат-лы электронной конф. (1-28 февраля 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 18-24.

Островной эффект и условия долгосрочного сохранения растительных сообществ

В.В. Акатов¹, Т.В. Акатова²

1

akatovmgti@mail.ru

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник,

Pervomayskaya St, 191; Maikop, 385000; Russia. E-mail: *akatovmgti@mail.ru*

²Caucasus State Nature Biosphere Reserve

Sovetskaya St, 187; Maikop, 385000; Russia.

Conditions of the long-term conservation of fragmented plant communities were determined on base results of island biogeographic studies: 1) area of protected fragments of communities must be at least 50-200 km²; 2) more rich by species communities require for long-term conservation larger area of natural reserves, than less rich; 3) species richness of fragments are affected more by surrounding communities (matrix effect) than by distance between fragments.

Стремительное разрушение природных ландшафтов ведет к ситуации, когда уже в ближайшем будущем видовое разнообразие организмов будет сохраняться преимущественно на небольших фрагментах биологических сообществ. Поэтому можно ожидать, что островной эффект, предсказанный теорией равновесия МакАртура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1963), станет причиной новой волны вымирания видов в более или менее отдаленной перспективе. С целью минимизации негативных последствий данного процесса предлагается формирование сетей природных резерватов (ecological networks). Эта стратегия предполагает охрану видового разнообразия территорий в рамках единой функционально и территориально связанной системы, включающей собственно ООПТ, их буферные и охранные зоны, миграционные коридоры (Малышев, 1980; Нухимовская, 1981; Крохмаль, 2005 и др.).

Решение этой задачи невозможно без обсуждения прикладных аспектов теории равновесия. Рассматриваются несколько вопросов, среди которых два имеют наибольшее значение: 1) о минимальной площади резерватов, обеспечивающей в условиях изоляции долговременное сохранение определенного числа видов организмов тех или иных систематических групп; 2) об условиях, необходимых для естественной реколонизации видов на участки в случае их локального вымирания, в том числе о минимально необходимом для этого расстоянии между резерватами.

Ответить на эти вопросы можно на основе информации, полученной при исследовании островов, ранее соединявшихся с сушей, или островных местообитаний,

ставших изолятами в результате изменения климата либо антропогенной трансформации ландшафтов – *habitat islands* (Brown, 1971; Diamond, 1975; Малышев, 1980; Уилкокс, 1983 и др.). Число утраченных видов, а, соответственно, и уровень неполноценности (*unsaturation, depauperate*) островных биот, можно определить, если допустить, что каждый остров первоначально имел то же число видов, которое сейчас имеет участок «материка» того же размера.

В частности, часть информации о последствиях нарушения миграционных процессов для видового богатства сообществ получена путем изучения биот настоящих островов (Diamond, 1975; Soule et al., 1979; Уилкокс, 1983; Малышев, 1980). Так, по данным Л.И. Малышева (1980), многие крупные острова, площадь которых превышает 8000 км², по уровню флористического богатства в пересчете на 100 км² имеют «материковую» флору. Мелкие острова (4-8000 км²), сходные с материком по уровню богатства, как правило удалены от него не более, чем на 100 км. Другие острова такой же площади, но удаленные на 100-200 км, характеризуются флорой в 1.2-1.5 раза беднее материковой (в пересчете на 100 км²), а удаленные на 200-500 км – почти в 2 раза. По расчетам Л.И. Малышева (1980), для сохранения видового богатства сосудистых растений в резерватах их площадь должна быть значительной – не меньше минимальной площади выявления конкретной флоры. В Арктике – не менее 100 км², в умеренной и теплой зонах она исчисляется несколькими сотнями или тысячами квадратных километров. По данным Т.Д. Case и М.Л. Cody (1987), среди островов Калифорнийского залива, удаленных от полуострова Нижняя Калифорния не более чем на 20 км, только острова с площадью менее 3 км² имеют обедненные, по сравнению с участками материка, флоры.

К сожалению, по ряду причин возможности использования данных по биотам настоящих островов при организации экологических сетей ограничены: 1) большинство островов на порядок крупнее, чем большинство существующих охраняемых территорий и изолированных фрагментов природных ландшафтов; 2) уровень изоляции биот островов существенно отличается от такового у остатков сообществ, разбросанных в пределах агрокультурного или техногенного ландшафта; 3) продолжительность их изоляции намного значительнее, чем обычно рассматриваемые временные горизонты природоохранного планирования (обычно до 1000 лет: Шаффер, 1989).

Этих недостатков можно было бы избежать, если в качестве моделей использовать сообщества, ставшие изолятами по вине человека (фрагменты лесов, степей и т.д.), а в качестве эталона – их сплошные массивы. Но продолжительность изоляции таких фрагментов преимущественно не велика – зачастую не превышает 50-250 лет, что, как показывают результаты многих исследований, не достаточно для ощутимого проявления островного эффекта (Kemper et al., 1999; Krauss et al, 2004; 2010; Butaye et al., 2005; Helm et al, 2006; Загурная, 2008, 2010; Kuussaari, 2009; Krauss et al, 2004; 2010), хотя известны и противоположные примеры (Cagnolo et al, 2006).

Высказывается мнение, что островные местообитания природного происхождения (пещеры, озера, реки, болота и т.д.) и особенно вершины гор предоставляют хорошие возможности для определения условий долгосрочного сохранения фрагментированных сообществ (Watling, Donnelly, 2006). Однако и они имеют недостатки: 1) часто плохо выраженные границы, а соответственно трудно определяемая площадь; 2) трудно оцениваемый уровень и период изоляции; 3) во многих случаях – отсутствие эталонов полноценности, то есть сообществ, которые можно рассматривать в качестве участков «материка».

Следует также обратить внимание на то, что способ оценки уровня видовой неполноценности островных сообществ путем сопоставления их видового богатства с числом видов на участках такой же площади «материка», часто не применим к природным изолятам, так как выявленная разница может быть связана не с нарушением миграционных процессов, а с существенным различием фитосреды на участках. Небольшие естественно изолированные участки ценозов чаще встречаются на краю ценоареалов (фрагменты степей и лесов в зоне экотона, участки высокогорных лугов на обособленных высокогорных массивах, расположенных по периферии горных систем и т.д.) и, соответственно, сформированы в относительно менее благоприятных условиях среды, чем участки сплошных массивов. В определенной степени это справедливо и для биот настоящих островов (Kelly et al. 1989).

С целью снизить влияние данного фактора при оценке степени проявления островного эффекта, мы попробовали анализировать не видовое богатство ценозов, а соотношение числа видов на их небольших (S) и существенно более крупных, но однородных участках (N) (Акатов, 1999; Akatov et al., 2005). В основе этого подхода лежат два хорошо известных явления: 1) изоляция ведет к выпадению из сообществ в первую очередь редких видов (Preston, 1962; MacArthur, Wilson 1963; Dzwonko, Loster 1989; Kwiatkowska, 1994); 2) если выпадают виды со средней и высокой численностью, то оставшиеся, при неизменных условиях среды, обычно увеличивают обилие и встречаемость (эффект компенсации: MacArthur & Wilson 1963; Чернов, 2005; Gonzalez, Logeau, 2009; Морозов, 2009). Благодаря этим процессам снижение видового богатства крупных участков в результате изоляции не должно сопровождаться существенным изменением числа видов на малых, и его можно рассматривать в качестве индикатора условий среды. Отсюда, чем сильнее влияние изоляции на видовое богатство сообществ, тем более низкими значениями N/S они должны характеризоваться.

Этот тест был опробован на примере ряда высокогорных фитоценозов и сообществ полей Западного Кавказа (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2002, 2003; Akatov et al., 2005), а также фрагментированных остатков степей и широколиственных лесов юга России (Демина и др., 2006; Загурная, 2008, 2010). На рисунке ниже показано соотношение между площадью обособленных лесом высокогорных массивов Западного Кавказа и значениями N/S у расположенных на них сообществах субальпийских среднетравных лугов. Между данными параметрами наблюдается статистически значимая положительная связь ($r = 0.804$, $n = 16$, $P < 0.001$), что свидетельствует об ослаблении влияния изоляции на видовое богатство субальпийских фитоценозов по мере увеличения площади высокогорных массивов. На этом же рисунке помимо графика вычерчены две горизонтальные пунктирные прямые. Нижняя соответствует среднему значению N/S для участков субальпийских фитоценозов необособленных массивов (4.44). Как следует из рисунка, данное значение выше, в среднем на 15-20%, чем у подавляющего большинства участков сообществ изолированных массивов площадью менее 40 км². Верхняя горизонтальная прямая соответствует среднему значению N/S для пяти участков субальпийских фитоценозов с наиболее высоким уровнем полноты ($N/S=5.68$). По сравнению с такими сообществами уровень полноты фитоценозов изолированных горных массивов площадью менее 40 км² ниже на 30-40%. Из рисунка также видно, что средний уровень значений N/S у изолированных сообществ теоретически достигает значения 4.44 на горных массивах площадью 60-70 км²; значения 5.68 – на массивах площадью около 200 км².

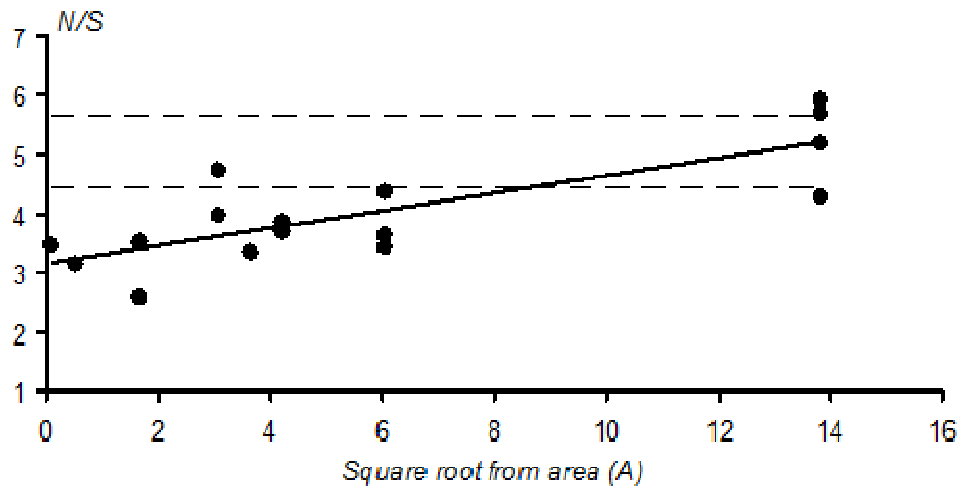


Рис. Соотношение между площадью высокогорных массивов ($A^{0.5}$) и значениями N/S

Использованы данные по 8 массивам и 16 участкам субальпийских лугов; площадь массивов: 0.01 - 200 км², расстояние до ближайшего более крупного массива от 0.68 до 12 км; предполагаемое время их изоляции – около 1000 лет (Квавадзе, 1990; Акатов, 1999).

N – общее число видов, выявленных на 25 площадках по 16 м², то есть на площади 400 м²; S – среднее число видов сосудистых растений на площадке 0.5 м² в пределах каждого участка. Нижняя горизонтальная пунктирная прямая соответствует среднему значению N/S для 23 участков субальпийских фитоценозов необособленных высокогорных массивов; верхняя – для 5 участков фитоценозов с наиболее высокими значениями этого показателя.

Fig. The relationships between the area of non-woody vegetation on isolated high mountain ranges of the Western Caucasus ($A^{0.5}$) and N/S ratio in subalpine meadow communities.

16 sites of meadow communities were described on 8 isolated high mountain ranges. The area of non-woody vegetation on these mountains ranges from 0.01 to 36.5 km². Distance between them and larger mountain ranges from 0.68 to 12 km.

N – the number of species of vascular plants per site 400 м²; S – the mean number of species of vascular plants per plot 0.5 м² within the sites. Lower horizontal dashed line corresponds to mean N/S ratio for 23 subalpine meadow communities sites of non-isolated high mountain ranges; upper horizontal dashed line – to mean N/S for 5 communities with highest values of this ratio.

Полученные нами данные в целом согласуются с расчетами Л.И. Малышева (1980) по Арктике, представленными выше. Результаты изучения изолятов существенно меньшего размера свидетельствуют о недостаточности их площади для сохранения видов растений в долгосрочной перспективе. Так, О.Н. Демина с коллегами определила, что значения N/S у остатков степных фитоценозов долины реки Западный Маныч (заповедник «Ростовский») в среднем выше, чем у сходных по структуре сообществ субальпийских лугов небольших обособленных высокогорных массивов Западного Кавказа, но ниже, чем у таких же сообществ необособленных массивов, что может свидетельствовать о влиянии изоляции

на их видовое богатство (Демина и др., 2006). По данным Ю.С. Загурной, изолированные фрагменты широколиственных лесов Западного Предкавказья площадью от 9.5 до 616 га имеют более низкие значения N/S по сравнению с участками сплошных лесов того же типа, хотя выявленные различия статистически не значимы, что, скорее всего, связано с небольшим периодом их изоляции (Загурная, 2008, 2010). Т.Г. Ескина (2002, 2003), используя показатель N/S , выяснила, что луговые фитоценозы полей среднегорных и высокогорных лесов Западного Кавказа площадью до 20 га обеднены по сравнению с близкими по структуре и составу субальпийскими лугами этого района примерно на 25-40%. L.R. Obeso и С. Aedo (1992) на основе анализа видового богатства открытых группировок растений изолированных пляжей (площадь: 0.05-71.1 га) Атлантического побережья Испании делают вывод, что на всех обследованных участках происходит вымирание видов, и ни один из них не пригоден для организации резерватов. Кроме того, результаты наших исследований показали, что многовидовые сообщества преимущественно менее устойчивы к нарушению миграционных процессов, чем маловидовые, и поэтому для их сохранения требуются более крупные резерваты и более строгие меры охраны (Акатов, 1998; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2003). Это согласуется с представлением о большей чувствительности к островному эффекту флор тропических островов по сравнению с флорами островов умеренной и, особенно, холодной зон (Мальшев, 1980; Chown et al, 1998). Данное обстоятельство представляется важным, учитывая, что при выборе участков под резерваты обычно отдается предпочтение тем из них, которые характеризуются наиболее высоким видовым разнообразием (Вольф, 1991; Соколов и др., 1997).

Считается, что резерваты, составляющие заповедную сеть, должны быть не слишком удалены друг от друга, иначе эффект «архипелага» будет утрачен (Мальшев, 1980; Пузаченко, Дроздова, 1986). По данным Л.И. Мальшева (1980), для флоры высших сосудистых растений режим изоляции будет возникать при удалении охраняемых участков на 100-200 км от крупных массивов природного растительного покрова. Однако, как свидетельствуют результаты других исследований, миграционные возможности растений более ограничены. О низкой интенсивности обмена видами между островными сообществами может свидетельствовать отсутствие отрицательной корреляции между их видовым богатством и степенью изолированности. И такая ситуация для сосудистых растений во многих случаях была выявлена (Billing, 1974; Simpson, 1975; Case, Cody, 1987; White, Miller, 1988; Kelly et al, 1989; Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999; Ескина, 2002, 2003), несмотря на то что расстояние между изолятами часто не превышало 0.5 – 25 км. Результаты исследований около 5000 лесных фитоценозов на севере Швеции показали, что только виды с высокой способностью к распространению могут эффективно утилизировать сеть ключевых лесных местообитаний; для других она непригодна (Aune et al., 2005). Кроме того, было показано, видовое богатство изолятов более чем от расстояния между ними зависит от особенностей окружающей растительности (Metzger, 1997; Kemper et al., 1999; Ескина, 2003). Опыт изучения высокогорной растительности Западного Кавказа свидетельствует, что выполнять роль миграционных коридоров могут не только однотипные, но и смежные на градиенте среды сообщества (Акатов, 1999).

Таким образом, можно сделать вывод, что если разделяющая изоляты среда неприемлема для обитания растений, то расстояние в несколько километров или даже сот метров может оказаться непреодолимым препятствием для их распространения. Поэтому в основу стратегии долгосрочного сохранения растительных сообществ должно быть положено снижение вероятности локального вымирания видов путем организации, по возможности, более крупных резерватов, по крайней мере площадью не менее 50-100 км². Решению этой проблемы могло бы также способствовать формирование вокруг них буферных зон и миграционных коридоров, а также благоприятных агрокультурных

ландшафтов (коцепция матрицы: Metzger, 1997; Watling, Donnelly, 2006; Kuussaari, 2009; Wiens, 2009). Следует отметить, однако, что в условиях современной России управление использованием земель, направленное на достижение, в том числе, и природоохранных целей, представляется мало реальным.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке РФФИ (грант № 97-04-48360), ГЭФ (проект В.2.5.42) и Министерства образования РФ (проект 015.07.01.60).

Основная литература

- Акатов В.В. Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 121-131.
- Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовая неполноценность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 3. С. 32-37.
- Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп, 1999. 114 с.
- Ескина Т.Г. Площадь и степень изоляции как факторы варьирования видовой полнотности фитоценозов лесных полей Северо-Западного Кавказа // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Серия Естеств. науки. 2002. № 4. С. 87-89.
- Загурная Ю.С. Влияние изоляции на состав и видовое богатство фитоценозов дубовых лесов предгорной части Северо-Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 37-42
- Малышев Л.И. Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 338-349.
- Billings W.D. Alpine phytogeography across the Great Basin // Naturalist Memoirs. 1977. Vol. 2. P. 105-117.
- Case T.J., Cody M.L. Testing theories of island biogeography // Amer. Sci. 1987. Vol. 75. P. 402-411.
- Diamond J.M. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves // Biol. Conserv. 1975. Vol. 7. P. 129-146.
- Helm A., Hanski I., Pärtel M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation // Ecol. Lett. 2006. Vol. 9. P. 72-77.
- 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. Vol. 77. P. 1021-1028.
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation // Trends Ecol. Evol. 2009. Vol. 24. P. 564-571.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography// Evolution. 1963. Vol.17. N4. P. 373-387.
- Watling J.I., Donnelly, M.A. Fragments as islands: A synthesis of faunal responses to habitat patchiness // Conservation Biology. 2006. Vol. 20. №4. P. 1016-1025.

Whittaker R.J., Araújo M.B., Jepson P., Ladle R.J., Watson J.E.M., Willis K.J. Conservation Biogeography: assessment and prospect // Diversity Distrib. 2005. Vol. 11. P. 3-23

Wiens J.A. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation // Landscape Ecol 2009. Vol. 24. P.1053–1065

03.02.2011

© В.А. АКАТОВ, Т.В. АКАТОВА, 2011 г.