

УДК

РОЛЬ ИСТОРИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ОПРЕДЕЛЕНИИ СОВРЕМЕННОГО ВИДОВОГО БОГАТСТВА ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

В. В. Акатов, С. Г. Чефранов*, Т. В. Акатова***

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

*** Кавказский государственный природный биосферный заповедник
385000 Майкоп, Советская, 187
Поступила в редакцию 07.02.2005 г.*

Роль исторических процессов в формировании современного видового разнообразия древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа определяли через анализ соотношения между их локальным богатством (числом видов на участках 300 м²) и размером актуального видового фонда (числом видов на 1 га). Результаты показали, что многие из них характеризуются значительной неполноценностью видового состава. Сделано предположение, что видовая неполноценность древесного яруса низкогорных дубовых и полидоминантных широколиственных лесов связана преимущественно с нарушениями, вызванными климатическими колебаниями в плейстоцене, а субальпийских березовых лесов – с незавершенностью процесса их формирования. Результаты согласуются с существующими представлениями об эволюции горных лесов Кавказа, а также с мнением А.Г. Долуханова (1980), что низкогорная зона южного макросклона Западного Кавказа не была рефугиумом для древесных видов в плейстоцене.

Проблема определения роли исторических факторов в формировании современного видового богатства биологических сообществ длительное время привлекает внимание исследователей (Раменский, 1971; Малышев, 1969; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Юрцев, 1987; Ricklefs, 1987; Wright et al., 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Кожаринов, Морозова, 1997; Francis, Currie, 1998; Harrison et al., 2001; Морозова, Кожаринов, 2001; Акатов и др., 2002а, 2003; Qian, Ricklefs, 2004). Однако, несмотря на значительные усилия по решению данной задачи, знания в этой области остаются поверхностными и часто оспариваются. В последние годы особо активно обсуждается вопрос о соотношении роли факторов среды и исторических процессов в определении видового богатства древесного яруса лесных сообществ. Кроме общего роста внимания к этой проблеме интерес к сообществам древесных растений вызван еще как минимум двумя причинами. Во-первых, представления об истории формирования этих ценозов лучше обеспечены прямыми доказательствами в виде палеоботанических материалов, поскольку древесные виды достаточно хорошо представлены в ископаемом состоянии. Во-вторых, широко известные различия в видовом богатстве тропических и умеренных лесов, а также умеренных лесов Восточной Азии, Северной Америки и Европы касаются в первую очередь древесного яруса и

в значительно меньшей степени – других компонентов (например, травяного яруса) этих сообществ (Ricklefs et al., 1999). По мнению ряда экологов, распределение видового богатства деревьев лесных фитоценозов на широкой пространственной шкале вполне можно объяснить варьированием условий (емкости) биотической и абиотической среды (количеством доступных ресурсов, степенью сезонности климата, частотой физических нарушений, характером межвидовых взаимодействий), и для серьезного учета исторических процессов нет достаточно веских оснований (Currie, Paquin, 1987; Wright et al., 1993; Francis, Currie, 1998). В частности, в соответствии с одной из экологических гипотез, более продуктивная среда поддерживает большее число особей организмов в расчете на один вид и, таким образом, снижает вероятность случайного вымирания видов, способствуя росту видового богатства сообществ (energy-diversity hypothesis) (Wright et al., 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Qian, Ricklefs, 2004).

В соответствии с другой точкой зрения, многие описанные и хорошо известные пространственные структуры видового богатства не являются прямым следствием различий физических условий и связаны (по крайней мере, частично) с процессами видообразования и уникальными событиями истории, включая тектонические процессы, оледенения и климатические изменения (Мейен, 1987а;

Ricklefs, 1987; Qian, Ricklefs, 2004). Так, относительно низкое разнообразие видов деревьев на территориях с умеренным и холодным климатом может быть связано со сложностью их колонизации в историческом прошлом из-за необходимости формирования в процессе эволюции механизмов устойчивости к низким температурам и морозам (Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999; Qian et al., 2003; Qian, Ricklefs, 2004). В свою очередь климатические флуктуации плейстоцена вызвали элиминацию преимущественно стенобионтных и стенохорных видов и способствовали, таким образом, формированию в целом более обширных экологических и пространственных ареалов у растений высоких широт, что также могло обусловить низкое, относительно современных условий среды, региональное таксономическое богатство растительных сообществ северных регионов (Толмачев, 1954; Агаханянц, 1981; Qian et al., 2003).

Более высокое видовое богатство умеренных лесов Восточной Азии по сравнению с аналогичными сообществами востока Северной Америки (в 3 раза) и Европы (в 6 раз), по мнению Латам и Риклефса, в значительной мере связано с особенностями истории этих биомов, поскольку в период наиболее активного формирования умеренной флоры Восточная Азия была единственным регионом в Северном полушарии, где между тропическими и высокими широтами располагалась непрерывная зона лесов. Поэтому только здесь вновь возникающие в тропических и субтропических лесах таксоны имели возможность колонизировать местообитания более высоких широт (Latham, Ricklefs, 1993). Палеонтологические данные показывают, что относительно низкое разнообразие древесных растений умеренной зоны Европы и тихоокеанского побережья Северной Америки может быть связано также с вымиранием таксонов во второй половине третичного периода из-за похолодания климата и отсутствия достаточных рефугиумов в более низких широтах. Восток Северной Америки пострадал в этом отношении не так сильно, однако из-за длительной изоляции западного континента от европейского и восточно-азиатского центров видообразования североамериканские леса умеренной зоны никогда не достигали уровня разнообразия аналогичных сообществ Восточной Азии (Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999; Qian et al., 2003; Qian, Ricklefs, 2004).

Длительная дискуссия по данной проблеме связана со значительными трудностями, возникающими при тестировании относительной роли факторов среды и исторических процессов в формировании видового богатства современных сообществ. Традиционно применяют три подхода к решению этой задачи: 1) путем анализа характера исторических изменений видового богатства

биот по палеоботаническим данным (Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Бигон и др., 1989; Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999); 2) путем сравнения видового состава и богатства сообществ, расположенных на биологически равноценных местообитаниях разных континентов или их участков (Уиттекер, 1980; Юрцев, 1987; Ricklefs, 1987; Latham, Ricklefs, 1993; Onipchenko, Semenova, 1995; Huguenuy, 1997); 3) путем анализа характера и силы связи между видовым богатством сообществ и климатическими или физико-географическими условиями среды (Мальшев, 1969; Пианка, 1981; Currie, Paquin, 1987; Кожаринов, Морозова, 1997; Francis, Currie, 1998; Морозова, Кожаринов, 2001).

Однако возможности первого подхода ограничены неполнотой палеонтологической летописи, особенно применительно к некоторым систематическим группам организмов и сообществам экстремальных местообитаний (Толмачев, 1948; Колаковский, 1958; Favarger, 1975; Бигон и др., 1989; Галушко, 1976; Мейен, 1987а). Сложность второго связана с отсутствием четких критериев биологической равноценности местообитаний (Ниценко, 1963; Миркин, Розенберг, 1978; Василевич, 1983), что существенно затрудняет интерпретацию результатов сравнения. О влиянии исторических факторов на видовое богатство современных сообществ может свидетельствовать существенное варьирование значений этого показателя относительно климатически обусловленных трендов (третий подход) (Мальшев, 1969; Latham, Ricklefs, 1993; Кожаринов, Морозова, 1997; Ricklefs et al., 1999; Морозова, Кожаринов, 2001). Однако такое варьирование может быть связано и с неучтенными климатическими факторами или ландшафтно-топологическими особенностями территорий (Francis, Currie, 1998). Применение данного подхода осложняется еще и тем обстоятельством, что обе гипотезы (историческая и экологическая) часто предсказывают одни и те же эффекты. Так, по мнению Риклефса, если колонизация умеренных лесов шла из влажных тропиков и сезонно влажных субтропиков, то наиболее высокое видовое разнообразие древесных видов следует ожидать на местообитаниях с более теплыми и более влажными условиями. Однако такие местообитания характеризуются и наиболее высокой продуктивностью в умеренной зоне. Таким образом, в основе наблюдаемой корреляции между видовым разнообразием и климатическими параметрами, обуславливающими продуктивность лесных сообществ, могут равновероятно лежать как исторические (эволюционные), так и локальные (экологические) причины (Latham, Ricklefs, 1993; Qian, Ricklefs, 2000, 2004).

В целом же если роль исторических процессов в формировании регионального богатства сообществ (гамма-разнообразия, регионального видо-

вого фонда сообществ, по: Partel et al., 1996), несмотря на отсутствие однозначных прямых доказательств, для многих является очевидной, то в отношении локального богатства (числа видов на небольших по размеру участках) вопрос остается открытым даже по признанию наиболее убежденных сторонников исторической гипотезы (Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999, 2004; Qian, Ricklefs, 2004).

АНАЛИЗ ВИДОВОЙ ПОЛНОЧЛЕННОСТИ СООБЩЕСТВ КАК СПОСОБ ТЕСТИРОВАНИЯ ИСТОРИЧЕСКОЙ ГИПОТЕЗЫ

Авторами был предложен новый подход к решению этой проблемы – через оценку относительного уровня видовой полночленности (неполночленности) однотипных сообществ путем анализа соотношения их видового богатства на участках разной площади или между их локальным богатством (S) и размером видового фонда (N). В основе предлагаемого подхода лежат результаты теоретического анализа причин локально-региональной взаимосвязи видового богатства, а также обобщение результатов значительного числа полевых наблюдений, выполненных в разных регионах мира и на разных объектах. Они свидетельствуют, что соотношение роли условий среды, региональных (островной эффект) и исторических процессов в определении видового богатства сообществ или территорий зависит от масштаба оценки феномена: чем меньше рассматриваемый участок сообщества (территории), тем в меньшей степени их видовое богатство зависит от региональных и исторических и в большей – от средовых факторов (Terborgh, Faaborg, 1980; Shmida, Wilson, 1985; Westoby, 1993; Singh et al., 1996; Акатов, 1999; Shurin et al., 2000; Акатов и др., 2002а,б; Qian, Ricklefs, 2004). Если данное утверждение верно, то наличие значительной корреляции между числом видов на участках сообществ разной площади (т. е. когда соотношение N/S у этих сообществ примерно равно) должно свидетельствовать о хорошем соответствии видового богатства более крупных участков сообществ или их видовых фондов (N) современной видовой емкости (условиям) среды, и, следовательно, об эволюционной полночленности этих сообществ, либо по крайней мере об их равной удаленности от этого состояния. Если же сравниваемые неизолированные сообщества характеризуются разным уровнем видовой полночленности, следует ожидать значительного варьирования соотношения между N и S , обусловленного более высокой чувствительностью N , чем S к воздействию исторических факторов. Чем меньше значения N/S , тем выше уровень эволюционной неполночленности анализируемых сообществ (Акатов, 1995, 1999; Акатов, Акатова,

1999; Акатов и др., 2002а, 2003). Следует обратить внимание на то, что предлагаемый показатель полночленности обратно пропорционален средней встречаемости видов сообществ (их видовых фондов) на локальных участках ($N/S = 1/F$, где F – встречаемость видов). Следовательно, его значения возрастают с увеличением среднего уровня экологической специализации видов в условиях конкретных биот, что хорошо согласуется с выводами палеонтологов. Несмотря на ограниченность знаний об эволюции биологических сообществ, почти общепризнанно, что этот процесс идет по пути дробления экологических ниш, в результате которого достигается максимальное разнообразие при минимальном объеме экологического пространства, приходящегося на один вид. С другой стороны, в случае экологических кризисов наблюдается выборочное вымирание наиболее специализированных таксонов, при этом уцелевшие виды снижают уровень своей специализации независимо от исходного состояния (Вахрушев, Раутиан, 1993; Марков, Наймарк, 1994; Жерихин и др., 2001; Журавлев, 2002; Жерихин, 2003).

Предположение о возможности использования среднего обилия видов в сообществах для оценки уровня их эволюционной зрелости недавно сделал Каспари с коллегами (Kaspari et al., 2003). Анализируя факторы варьирования видового богатства сообществ муравьев различных биомов Северной и Южной Америки, они выяснили, что сообщества пустынь и тропического дождевого леса характеризуются относительно большим числом видов муравьев на сумму их обилия по сравнению с другими сообществами этих континентов. Они делают предположение, что данный феномен связан с некоторыми особенностями этих биомов, как, например, с меньшим перекрытием ниш составляющих их видов, возможно, из-за более быстрой эволюции видов или меньшей силы и частоты нарушений этих сообществ в ходе ледниковых циклов плейстоцена.

Предлагаемый подход был апробирован нами при анализе уровня эволюционной полночленности видовых фондов высокогорных травяных фитоценозов Западного Кавказа (Акатов и др., 2003). Полученные результаты хорошо соответствуют существующим представлениям о возрасте и особенностях исторического формирования этих ценозов. Они показывают, что сообщества субальпийских лугов горных массивов, сложенных более древними на Кавказе породами – известняками, более близки к состоянию равновесия, чем аналогичные сообщества, сформированные на других породах. Сообщества субальпийских лугов в целом имеют более высокий уровень полночленности, чем эволюционно более молодых альпийских лугов. При этом в альпийском поясе эволюционно зрелыми или относительно близкими к этому состоянию являются сообщества экстремальных

(группировки растений подвижных осыпей, альпийские ковры и пустоши), а не более благоприятных (альпийские луга) местообитаний.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОД СБОРА ФАКТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

В настоящей работе мы представляем результаты исследования роли исторических факторов в определении видового богатства древесного яруса наиболее распространенных горно-лесных фитоценозов Западного Кавказа: березового и букового субальпийского криволесья, высокогорных, средне- и низкогорных буковых и буково-пихтовых лесов колхидского типа, низкогорных дубовых лесов. Состав и структура этих сообществ описаны во многих работах (Долуханов, 1964; Махатадзе, Урушадзе, 1972; Коваль и др., 1980; Ильин и др., 1980; Гребенщиков и др., 1990; Бебия, 2002, и др.).

Лесная растительность Западного Кавказа имеет длительную историю развития, однако общее похолодание и континентализация климата в плиоцене, а также сильные климатические флуктуации плейстоцена оказали на нее значительное влияние, причем интенсивность происходивших процессов была различной в разных систематических и эколого-ценотических группах организмов, на разных участках высотного градиента и макросклонах Кавказского хребта (Колаковский, 1974; Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980). Это подразумевает существование в данном регионе лесных фитоценозов или отдельных их компонентов с разным уровнем видовой полнотности, что позволяет тестировать историческую гипотезу на примере одного региона. Последнее обстоятельство представляется весьма важным, поскольку отсутствие сопоставимых данных по локальному богатству древесного яруса лесных сообществ разных регионов мира является в настоящее время наряду, конечно, с методическими трудностями одним из основным препятствий для решения обсуждаемой нами проблемы (Latham, Ricklefs, 1993; Maycock et al., 2000; Ricklefs et al., 2004).

Сбор фактического материала был выполнен на 18 горных массивах и хребтах северного (бассейны рек Белая и Малая Лаба) и южного (Шахе, Сочи, Мзымта) макросклонов Западного Кавказа (43°30' – 44°03' N, 39°45' – 40°50' E) в интервале высот от 100 до 2200 м над ур. м., преимущественно в пределах особо охраняемых территорий различного статуса (Кавказский природный биосферный заповедник, Сочинский национальный парк, природный парк “Большой Тхач”, Майкопский ботанический заказник). На каждом из горных массивов на разных высотных уровнях были выбраны однородные участки лесных склонов площадью около одного га, характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах

каждого такого участка были заложены регулярным способом 10 пробных площадок площадью 300 м². На каждой площадке было выполнено краткое описание лесного фитоценоза, включая регистрацию всех видов древесных растений с диаметром ствола более 6 см на высоте груди. Общее число выбранных и описанных участков составило 101, в том числе на северном макросклоне – 53, на южном – 48. Дополнительно на 23 участках, заложенных на разных высотах на северном макросклоне, был произведен учет стволов, относящихся к конкретным видам. На основе всех выполненных описаний были определены значения следующих показателей:

W – плотность древостоя в целом, т.е. среднее число стволов древесных растений на площадке 300 м² (для 23 участков северного макросклона);

w – среднее число стволов сопутствующих видов (т.е. без учета наиболее многочисленного вида) на площадке 300 м²;

S – среднее число видов древесных растений на площадке 300 м² характеризует локальное видовое богатство древесного яруса лесных фитоценозов на каждом участке;

N – общее число видов древесных растений на каждом участке площадью около 1 га; характеризует актуальный видовой фонд лесного сообщества (в соответствии с Пателом (Partel et al., 1996) под актуальным видовым фондом понимают число видов в пределах сообщества или, учитывая сложность определения границ сообществ, на его однородном участке, способных поставлять диаспоры на участки меньшего размера).

МЕТОД И РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА

Размах варьирования и характер динамики видового богатства, а также размера актуального видового фонда горно-лесных фитоценозов (S , N) на градиенте высоты над уровнем моря для северного и южного макросклонов Западного Кавказа показаны на рис. 1. Как видно, значения всех параметров характеризуются высокой степенью изменчивости. Так, среднее число видов на небольших площадках (300 м²) варьирует от 1.2 до 6.7 (рис. 1, А). На южном макросклоне наиболее высокие значения этого показателя наблюдаются в интервале высот от 200 до 400 м над ур. м. Они характерны для мезофитных широколиственных лесов колхидского типа с *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Fraxinus exelsior* L., *Tilia begoniifolia* Stev. и широким участием в подлеске или втором ярусе *Buxus colchica* Rojark. (до 6 видов). С увеличением высоты над уровнем моря до 1900 м и соответственно с ухудшением температурного режима локальное богатство древесного яруса лесных фитоценозов снижается до 1.1-2.0 видов у субальпийских лесов с доминированием *Fagus orientalis* Lipsky. На северном макросклоне Кавказ-

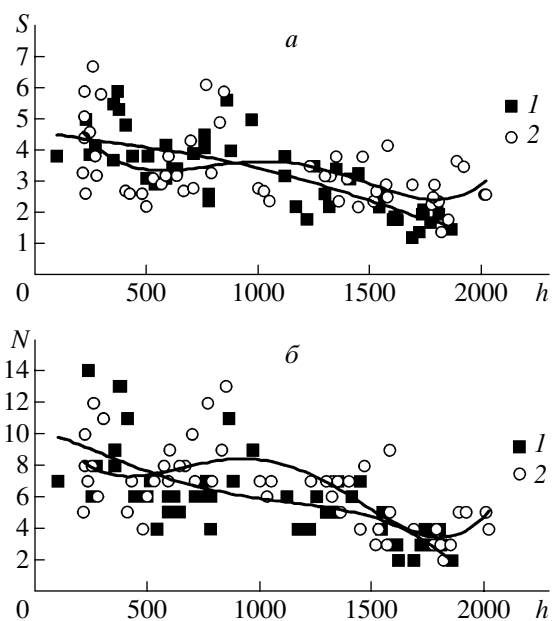


Рис. 1. Изменение локального видового богатства (А) и размера актуального видового фонда (Б) древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа вдоль градиента высоты над уровнем моря. Обозначения: *h* – высота над уровнем моря, *S* – локальное видовое богатство, *N* – размер актуального видового фонда, 1 – южный макросклон, 2 – северный макросклон.

ского хребта высокое локальное богатство наблюдается в широком диапазоне высот (от 200 до 700 м над ур. м.). Оно характерно для низкогорных субсерофитных лесов с доминированием *Quercus robur* L. и среднегорных хвойно-широколиственных лесов с доминированием *Fagus orientalis* Lipsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach (*S* достигает 6.5–6.7 видов). С увеличением высоты над уровнем моря вплоть до верхней границы леса видовое богатство падает до 1.5–3.0 видов на 300 м². Сопоставление локального богатства сообществ южного и северного макросклонов западной части Кавказского хребта указывает на его существенное сходство. Однако сообщества южного макросклона имеют в среднем несколько более высокие значения *S* в интервале высот от 300 до 1000 м над ур. м., но более низкие на больших высотах (1000–1900 м), возможно, из-за более значительного здесь снегового покрова в зимний период (Иванченко и др., 1982). Высотная динамика числа видов на крупных площадках (актуальный видовой фонд – *N*) на обоих макросклонах в целом соответствует изменению *S* (рис. 1, Б). При этом южный макросклон характеризуется в среднем более высокими значениями *N* на высотах от 100 до 500 м, а северный – на большинстве других участков высотного градиента.

Как следует из рис. 2, связь между локальным богатством древесного яруса лесных сообществ (*S*)

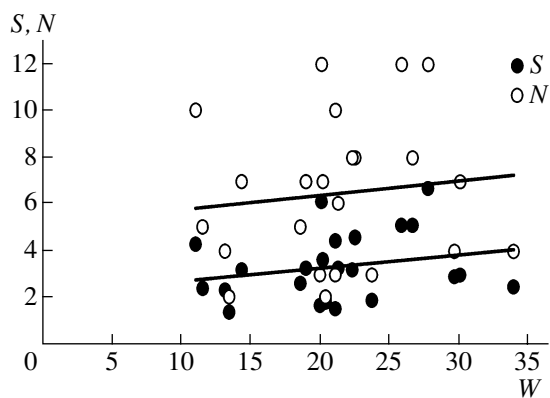


Рис. 2. Соотношение между локальным видовым богатством, размером актуального видового фонда и общей плотностью древостоя в древесном ярусе лесных фитоценозов Западного Кавказа. Обозначения: *S* – локальное видовое богатство, *N* – размер актуального видового фонда, *W* – общая плотность древостоя.

и общей плотностью древостоя (*W*) отсутствует ($r = 0.237, n = 23$). При этом варьирование локального богатства в значительной степени определяется числом стволов сопутствующих пород (*w*) ($r = 0.951, n = 23, P < 0.001$) (рис. 3), которое в свою очередь существенно зависит от высоты над уровнем моря ($r = 0.879, n = 23, P < 0.001$) (рис. 4). Данный эффект свидетельствует в пользу предположения об определяющем влиянии экологических факторов на видовое богатство анализируемых сообществ на малых площадках (Wright et al., 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Kaspari et al., 2003). Связь между *N* и *w* также весьма существенна, но все же не столь высока, как в предыдущем случае ($r = 0.858, n = 23, P < 0.001$) (рис. 3).

В соответствии с энергетической гипотезой (energy-diversity hypothesis: Wright et al., 1993, и др.) ухудшение условий (снижение емкости) среды ведет к снижению числа особей организмов и соответственно к снижению встречаемости обычных и выпадению редких видов. Синхронность этих процессов определяет пропорциональное изменение локального богатства и размера актуального видового фонда полночленных ценозов, на что неоднократно указывалось ранее (Акатов, 1995, 1999; Акатов, Акатова, 1999; Акатов и др., 2002а,б, 2003). Данное обстоятельство позволило рассматривать соотношение *N/S* в качестве показателя степени полночленности сообществ. Однако применительно к маловидовому древесному ярусу лесных фитоценозов умеренной и бореальной зон этот подход требует уточнения. Как следует из рис. 4, общее ухудшение условий среды на высотном градиенте не ведет к снижению плотности древостоя в целом, но к перераспределению стволов деревьев от сопутствующих видов к доминирующей породе, встречае-

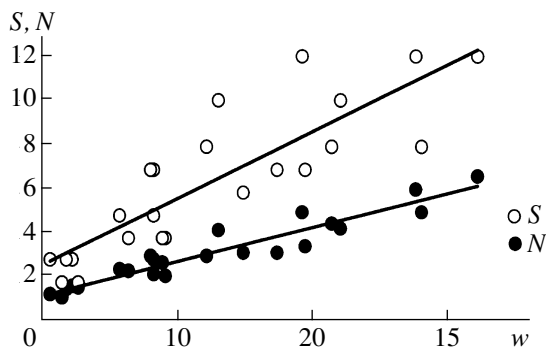


Рис. 3. Соотношение между локальным видовым богатством, размером актуального видового фонда и плотностью стволов деревьев сопутствующих видов в древесном ярусе лесных фитоценозов Западного Кавказа. Обозначения: S – локальное видовое богатство, N – размер актуального видового фонда, w – плотность стволов деревьев сопутствующих видов.

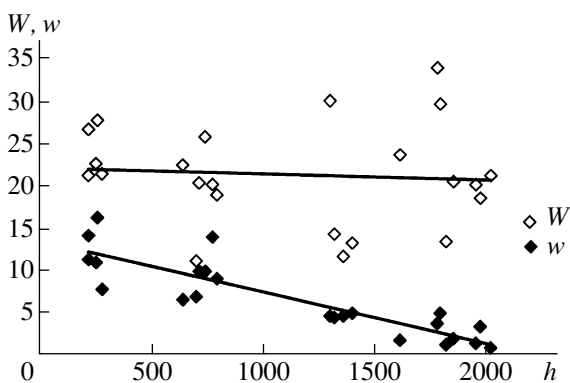


Рис. 4. Изменение общей плотности древостоя и плотности стволов деревьев сопутствующих видов вдоль градиента высоты над уровнем моря. Обозначения: h – высота над уровнем моря, W – общая плотность древостоя, w – плотность стволов деревьев сопутствующих видов.

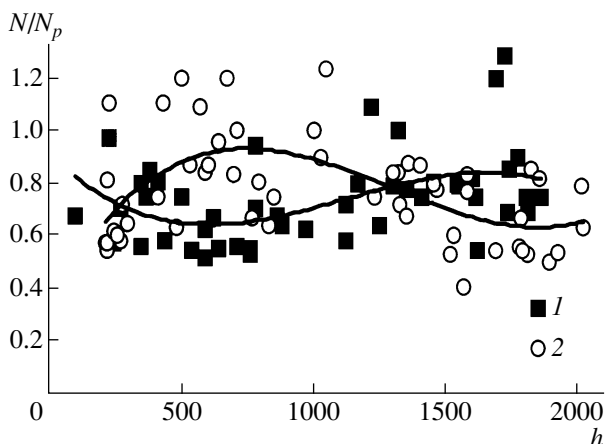


Рис. 5. Изменение уровня видовой полночленности древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа вдоль градиента высоты над уровнем моря. Обозначения: h – высота над уровнем моря, N/N_p – относительный уровень видовой полночленности сообществ, 1 – южный макросклон, 2 – северный макросклон.

мость которой остается неизменной. Поэтому следует ожидать снижения значений N/S на градиенте ухудшения условий среды даже у полночленных сообществ, причем проявление данного эффекта будет более ощутимым у маловидовых ценозов, к числу которых относится древесный ярус исследуемых нами лесов. В связи с этим в нашем и аналогичных случаях в качестве показателя относительного уровня полночленности правильнее использовать соотношение $(N-1)/(S-1)$, а не N/S . Соответственно потенциальный размер актуального видового фонда любого анализируемого сообщества (N_p) может быть определен по формуле

$$N_p = (N_j - 1)/(S_j - 1)(S - 1) + 1,$$

где S_j и N_j – среднее локальное богатство и размер видового фонда эталонных сообществ, S – локальное видовое богатство анализируемого сообщества. В свою очередь относительный уровень полночленности ценозов оценивается через соотношение их реального и потенциального видовых фондов (N/N).

В качестве эталона полночленности мы использовали усредненные данные по соотношению числа видов деревьев на 1 и 0.04 га пяти фитоценозов широколиственных лесов умеренной зоны Японии (Masaki et al., 1999). Считается, что умеренные широколиственные леса Восточной Азии, в том числе и Японии, являются наиболее насыщенными видами среди аналогичных сообществ Северного полушария (Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999, и др.). Однако данный эталон все же следует считать относительным из-за отсутствия информации о том, в какой степени используемые нами ценозы представляют леса региона, а также поскольку нам не известен уровень полночленности этих сообществ по отношению, например, к лесам тропической зоны.

Динамика относительного уровня полночленности древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа вдоль высотного градиента отдельно для северного и южного макросклонов показана на рис. 5. Средние значения этого показателя для различных сообществ представлены в таблице. Как видно из рисунка и таблицы, сообщества характеризуются разным уровнем удаленности от равновесного состояния, а следовательно, и разной ролью исторических факторов в определении их современного видового богатства. Если используемый нами подход верен, то наиболее высоким уровнем полночленности характеризуются буквые и буково-пихтовые леса, занимающие преимущественно среднюю часть высотного профиля. По этому признаку они очень близки к широколиственным лесам Японии. Уровень полночленности других сообществ в той или иной степени ниже, а роль исторических факторов в определении их видового богатства соответственно выше. При

Видовое богатство и относительный уровень видовой полнотности древесного яруса горно-лесных фитоценозов Западного Кавказа

Сообщество	Высота над ур. моря, м	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>N/N_p</i>
Южный макросклон					
Леса с <i>Vixus colchica</i>	100–400	7	4.63	9.50	0.72
Буковые леса	250–800	7	3.63	7.57	0.77
Леса с <i>Castanea sativa</i>	400–1100	12	4.05	7.08	0.58
Буковые и буково-пихтовые леса	1100–1600	11	2.74	5.36	0.81
Буково-пихтовые леса	1600–1800	6	1.98	3.17	0.73
Субальпийское буковое криволесье	1700–1900	5	1.56	2.60	0.96
Северный макросклон					
Дубовые леса	200–300	10	4.54	8.30	0.68
Буковые леса	400–700	9	2.87	6.78	0.95
Буково-пихтовые леса	600–1000	8	4.16	9.13	0.83
Буково-пихтовые леса	1000–1600	13	3.09	6.54	0.84
Буково-пихтовые и пихтовые леса	1600–1900	8	2.35	3.13	0.61
Субальпийское березовое криволесье	1800–2100	6	2.97	4.50	0.61

Обозначения: *n* – число описанных участков; *S* – среднее число видов деревьев на 300 м²; *N* – среднее число видов деревьев на 1 га; *N/N_p* – средний относительный уровень видовой полнотности сообществ (см. текст).

этом на каждом высотном уровне более полночленными являются сообщества с более низким локальным богатством ($r = 0.342$, $n = 100$, $P < 0.001$). Например, маловидовые низкогорные и среднегорные буковые леса обоих макросклонов характеризуются более высоким уровнем полночленности по сравнению с буково-пихтовыми сообществами или широколиственными полидоминантными лесами, расположенными на тех же высотах. В свою очередь субальпийское буковое криволесье южного макросклона, характеризующееся очень низким локальным богатством древесного яруса, имеет более высокий уровень полночленности по сравнению с березовым криволесьем северного макросклона (рис. 5, таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты могут быть сведены к следующему:

1. Видовое богатство древесного яруса лесных сообществ на небольших по площади участках (300 м²) определяется преимущественно плотностью древостоя сопутствующих пород, и для понимания причин его варьирования нет необходимости использовать историческую гипотезу.

2. Размер актуального видового фонда (число видов на 1 га) древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа определяется как экологическими, так и историческими факторами. Уровень видовой полночленности этих сообществ в среднем составляет около 75% от уровня полночленности древесного яруса лесных фитоценозов Японии, выбранных в качестве эталона.

3. Видовые фонды древесного яруса лесных фитоценозов, расположенных на разных высотных уровнях и макросклонах Кавказского хребта, а также на местообитаниях с разной видовой емкостью среды, характеризуются разным уровнем полночленности, что может являться отражением эволюционного возраста или других особенностей их исторического формирования и развития.

По общему признанию (Колаковский, 1974; Мишич, 1974; Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Бебия, 2002) наиболее древними из современных горно-лесных сообществ региона являются мезофитные буковые и буково-пихтовые леса, распространенные в широком высотном интервале на обоих макросклонах западной части Кавказского хребта. Имеются палеонтологические данные, что в виде особого пояса в горах умеренных широт темнохвойные леса существовали уже с олигоцена или даже эоцена (Юрцев, 1972; Сябряй, 1992), а к плиоцену на Кавказе они состояли в значительной мере из современных или близких к ним видов древесных растений. Эти сообщества отличались лишь несколько большим разнообразием хвойных пород. Кроме современных голосеменных здесь произрастали виды родов *Tsuga* и *Cedrus*, которые, впрочем, могли формировать и собственные древостои (Малеев, 1941, Ратиани, 1979; Долуханов, 1980; Бебия, 2002). Во время похолодания в плиоцене и оледенений плейстоцена произошло вымирание некоторых хвойных, однако почти общепризнанно, что смены растительности в течение плиоцена и плейстоцена протекали спокойнее именно на больших высотах

(Юрцев, 1972; Мишич, 1974; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980), поскольку при существенных похолоданиях среднегорные леса могли смещаться на более низкие высоты и переживать суровый климат с наименьшими изменениями видового состава и структуры (Бебия, 2002). Как и следовало ожидать, древесный ярус буковых, буково-пихтовых лесов, расположенных как на северном, так и на южном макросклонах Кавказского хребта, характеризуется в среднем более высоким уровнем полночленности видовых фондов по сравнению с сообществами других типов (рис. 5, таблица). Однако значения этого показателя резко снижаются выше 1500–1600 м над ур. м. в результате выпадения на этом высотном рубеже большинства видов широколиственных деревьев (*Acer pseudoplatanus* L., *A. platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Tilia begoniifolia* Stev. и др.). Наиболее вероятно, что низкий уровень полночленности верхнегорных буково-пихтовых и пихтовых лесов, расположенных в пределах 1500–1900 м над ур. м. и в наибольшей степени напоминающих современную северную тайгу, связан с незавершенностью их формирования в прошлом и имеет первичную природу.

Отличие от лесов среднегорного пояса, низкогорные и предгорные леса северного макросклона, как и других районов Европы, вплоть до плиоцена были близки к субтропическим лесам с преимущественно листопадными породами верхнего яруса и вечнозеленым подлеском, сформированным палеотропическими видами (Van der Burgh, 1994 – цит. по: Peters, 1997). В течение плиоцена они развивались главным образом путем редукции подлеска и увеличения роли травянистых растений, но вплоть до начала плейстоцена все еще содержали некоторые субтропические и влажно-теплоумеренные виды растений даже в главном ярусе (*Zelkova*, *Pterocarya*, *Taxodium*, *Sequoia*). В результате похолодания и периодического иссушения климата в плейстоцене, индуцирующих значительные колебания облесенности южной части Восточно-Европейской равнины, эти леса претерпели значительное обеднение и изменение видового состава, окончательно трансформировавшись в четвертичном периоде в леса субксерофитного типа с доминированием преимущественно различных видов дубов (Галушко, 1976; Ратиани, 1979; Долуханов, 1980). Поэтому не удивительно, что уровень полночленности этих сообществ является одним из наиболее низких в регионе (рис. 5, таблица).

Более молодыми, по сравнению с буковыми и буково-пихтовыми лесами, являются, по-видимому, и фитоценозы верхней границы леса северного макросклона, древесный ярус которых сформирован небольшим числом бореальных и кавказских видов (*Betula litwinowii* Doluch., близкая к *B. pubescens* Ehrh., *Acer trautweteri* Medw., *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L.). Большинство из них

представляют собой элементы светолюбивой флоры зональной тайги, центры развития которой были сосредоточены в областях с холодным континентальным климатом (Долуханов, 1964). Считается, что эти виды появились на Кавказе только в начале плейстоцена, возможно, – в конце плиоцена (Малеев, 1941; Ратиани, 1979; Агаханянц, 1981; Клеопов, 1990). Поэтому, видимо, уровень полночленности древесного яруса этих сообществ в среднем существенно ниже, чем у буковых или буково-пихтовых лесов среднегорья, несмотря на то, что лишь немногие виды холодно-умеренного климата (формирующие эти леса) исчезли с территории Западного Кавказа в четвертичный период (Ратиани, 1979).

В соответствии с распространенным мнением об особой роли колхидских лесов в сохранении видов третичной флоры (Малеев, 1941; Колаковский, 1961, 1974; Мишич, 1974; Бебия, 2002) кажется удивительным, что уровень полночленности древостоев полидоминантных лесов южного макросклона с *Castanea sativa* Mill., а также широколиственных лесов с вечнозеленым подлеском из *Buxus colchica* Pojark. и иногда с участием *Laurocercasus officinalis* Roem. оказывается в среднем невысоким (рис. 5, таблица). Однако данный феномен не противоречит современным представлениям об истории формирования и развития причерноморских лесов. Здесь, по крайней мере в низкогорных и предгорных районах, в начале плиоцена все еще преобладали влажные субтропические леса. В последующем шло обеднение флоры региона. Несмотря на то, что темпы этих изменений были значительно ниже, чем в странах Западной Европы и других частях Кавказа, включая Северо-Западный Кавказ, богатая субтропическая и теплоумеренная дендрофлора нижних ступеней гор и предгорных равнин (до 1000 м над ур. м.) все же почти нацело была уничтожена периодическими вторжениями холодного арктического и западно-сибирского воздуха в ледниковые периоды (Долуханов, 1980). Потепления и снижение континентальности климата в межледниковья не могли восстановить видовое богатство субтропической и теплоумеренной мезофитной растительности палеоколхиды из-за ее обособленности уже к началу четвертичного периода от других теплых и влажных районов. Поэтому несмотря на то, что современный климат этого региона примерно соответствует климатическим условиям верхнего плиоцена (Ратиани, 1979), его дендрофлора в настоящее время значительно беднее по видовому составу. В частности, основной ярус современных низкогорных колхидских лесов сформирован относительно небольшим числом видов деревьев неморального комплекса. Большая же часть сохранившихся реликтов мезофильной дендрофлоры, исторически связанных с муссонными районами Юго-Восточной Азии (*Rhododendron ponticum* L.,

Ilex colchicum Pojark., *Laurocerasus officinalis* Roem.), уцелела лишь благодаря способности к произрастанию достаточно высоко в горах, где зимой спала под укрытием мощного снежного покрова (Колаковский, 1974; Долуханов, 1980).

Относительно более высокий уровень полночленности маловидовых сообществ, по-видимому, также обусловлен историческими процессами. Ранее мы обращали внимание на то, что чем ниже видовая емкость ценозов и соответственно меньше их видовое богатство в равновесной точке, тем при прочих равных условиях (время и скорость формирования) меньше промежутки эволюционного времени, необходимый для достижения сообществами состояния полночленности (Акатов, 1997; Акатов и др., 2002а, 2003). Однако в данном случае это может быть также связано с преобладанием в лесной растительности региона древесных видов с широкими экологическими и высотными ареалами, способных выживать при часто меняющихся климатических условиях. Процесс вымирания в поздний третичный и четвертичный периоды преимущественно стенобионтных видов привел к обеднению в первую очередь больших по размеру видовых фондов, сформированных в более благоприятных условиях среды, и соответственно обусловил более высокий уровень их неполночленности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, результаты анализа роли исторических процессов в определении видового богатства высокогорных травяных (Акатов и др., 2003) и горнолесных (настоящая публикация) сообществ Западного Кавказа показывают, что многие из них характеризуются значительной неполночленностью видового состава, которая в одних случаях (например, низкогорные и некоторые среднегорные лесные сообщества) связана преимущественно с нарушениями, вызванными климатическими колебаниями в плейстоцене, а в других (субальпийские березовые и верхнегорные буково-пихтовые леса, некоторые типы альпийских и субальпийских лугов) является в том числе и результатом незавершенности процесса их формирования в более ранние периоды геологической истории региона. Одной из возможных причин незавершенности формирования ряда высокогорных и лесных сообществ могли быть все те же колебания условий среды в четвертичный период. Вымирание в связи с этим значительного числа преимущественно узкоспециализированных видов, даже на фоне возможного появления (в результате видообразования или иммиграции) новых таксонов, безусловно сдерживало рост видового богатства неполночленных сообществ. Кроме того, по мнению В.М. Урусова (1998), в плейстоцене произошло не только вымирание, но и замедление темпов эволюции сосудистых растений, поскольку частота

ротации климата в этот период была столь высокой, что адаптивная эволюция просто не смогла ее освоить. Однако следует признать, что это объяснение нельзя считать исчерпывающим, поскольку замедление темпов эволюции, к примеру, древесных видов, на Кавказе произошло ранее, по крайней мере с середины плиоцена (Чочиева, 1985), а различие в уровне полночленности высокогорных луговых сообществ сложилось, весьма вероятно, еще раньше.

По-видимому, имеются более глубокие причины этого феномена. Так, по мнению С.В. Мейена (1987б), модель прерывистого равновесия, предложенная для видообразования, хорошо отражает то, что происходит с флорами: периоды их перестроек перемежаются с периодами медленных изменений. В связи с этим широкое распространение получила гипотеза биоценологического регулирования эволюции, в основе которой лежит представление о том, что освобождение экологического пространства вымершими группами организмов, вызванное экзогенными или эндогенными кризисами, стимулирует эволюцию сохранившихся, а неравномерность темпов эволюции связана не столько с узко биологическими, сколько с экологическими причинами, т.е. является следствием устойчивости или неустойчивости экосистем (Красилов, 1973; Шварц, 1980; Расницын, 1987; Вахрушев, Раутиан, 1993; Марков, Наймарк, 1994; Журавлев, 2002; Жерихин и др., 2001; Жерихин, 2003, и др.). Анализ палеонтологических данных в целом подтверждает эти представления. Он показывает, что увеличение темпов эволюции наблюдалось, как правило, после периодов массовых вымираний и снижения степени заполненности адаптивных зон таксонов, а предпосылкой самих вымираний являлся избыток в биотах видов "специалистов", делающих эти системы чувствительными к любому внешнему толчку (Марков и др., 1994; Журавлев, 2002).

В соответствии с этой гипотезой основной причиной низких темпов эволюции организмов является высокая целостность (полночленность) биологических сообществ. Однако, как следует из изложенного выше, наши результаты не согласуются с этими представлениями и скорее поддерживают точку зрения, что неравновесность биот (а следовательно, и восприимчивость их к появлению новых видов) представляет собой широко распространенное явление, устойчиво существующее в течение эволюционно длительных периодов времени (Latham, Ricklefs, 1993; Peters, 1997). Это позволяет предположить, что пониженная напряженность конкурентных отношений в биологических сообществах, возможно, является обязательным, но все же не достаточным условием высокой скорости эволюционных процессов. Соответственно неравномерность филогенеза во времени связана не только с биоценологическим

(экологическим) регулированием этого процесса, необходимо искать и другие причины данного явления, что, впрочем, не отрицают и сами палеонтологи. В частности, А.Ю. Журавлев (2002) обратил внимание на то, что после массовых вымираний в доисторические времена освободившиеся ниши не заполнялись со стремительностью, пропорциональной степени опустошения. Темпы диверсификации в такие периоды зачастую ничем не отличались от фоновых, видимо, из-за сдерживающих, сугубо биотических факторов. Да и после создания первичной структуры биот период окончательной их стабилизации, по мнению В.В. Жерихина, может быть весьма длительным и продолжаться миллионы лет (Жерихин, 1979; Барсков и др., 1996).

В заключение хотелось бы обратить внимание на то, что совершенствование методов анализа видовой неполноценности современных биот, связанной в том числе и с историческими факторами, а также накопление знаний в этой области позволят, возможно, по-новому взглянуть на ряд фундаментальных вопросов, активно обсуждаемых в современной экологии. В частности, например, на проблему избыточных видов или на соотношение видовой разнообразия и устойчивости сообществ как к воздействию внешних экологических факторов, так и к инвазии чужеродных видов (Василевич, 1983; Бигон и др., 1989; Гиляров, 1996; Ghilarov, 1997; Миркин, Наумова, 2002, и др.).

Предполагается, что если эволюция сообществ ведет к снижению средней численности составляющих их видов, то этот процесс должен сопровождаться ростом вероятности вымирания видов в результате внешних воздействий, но одновременно и снижением вероятности инвазии чужеродных видов из-за усиления напряженности ценотических отношений. Поэтому нельзя исключить, что именно разный уровень видовой полноты анализируемых сообществ может быть причиной неопределенности соотношения между их видовой богатством (сложностью), устойчивостью к внешним воздействиям и инвазием. Соответственно можно ожидать, что соотношения типа “полнота – устойчивость” и “полнота – инвазием” будут более определенными и знания в этой области могут оказаться полезными при разработке экологических прогнозов и систем природоохранных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О.Е., 1981. Аридные горы СССР. М.: Мысль. 270 с.
- Акатов В.В., 1995. Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Ботан. журн. Т. 80. № 4. С. 49–64.
- Акатов В.В., 1997. Видовая емкость и размер видовой фонда колонизации высокогорных фитоценозов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. № 5. С. 72–79.
- Акатов В.В., 1999. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во МГТИ. 114 с.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., 1999. Видовая неполноценность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. № 3. С. 32–37.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2002а. Гипотеза видовой фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 2. С. 112–121.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2002б. Видовой фонд и локальное видовое богатство осыпных растительных группировок альпийского пояса Большого Кавказа // Изв. вузов. Сев.-Кав. рег. Ест. науки. № 2. С. 68–72.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. 2003. Об эволюционной полноте видовой полноты современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 4. С. 308–317.
- Барсков И.С., Жерихин В.В., Раутиан А.С., 1996. Проблема эволюции биологического разнообразия // Журн. общ. биологии. Т. 57. № 2. С. 14–39.
- Бебия С.М., 2002. Пихтовые леса Кавказа. М.: МГУЛ. 270 с.
- 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., 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 248 с.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С., 1993. Исторический подход к экологии сообществ // Журн. общ. биологии. Т. 54. № 5. С. 532–552.
- Гребенищikov О.С., Белановская Е.А., Коротков К.О., 1990. Темнохвойные леса Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М.: Наука. С. 40–63.
- Галушко А.И., 1976. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 5–130.
- Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи соврем. биологии. 1996. Т. 116. № 4. С. 493–506.
- Долуханов А.Г., 1964. Темнохвойные леса Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 127 с.
- Долуханов А.Г., 1980. Колхидский подлесок. Тбилиси: Мецниереба. 262 с.
- Жерихин В.В., 1979. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 113–133.
- Жерихин В.В., 2003. Избр. тр. по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 542 с.
- Жерихин В.В., Красилов В.А., Леонова Т.Б., Раутиан А.С., Розанов А.Ю., 2001. Модели эволюции биосферы на основе филоценогенеза (эволюции сообществ) // Глобальные изменения природной среды. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “Гео”. С. 265–273.
- Журавлев А.Ю., 2002. Количественная палеонтология: кривое разнообразие // Природа. № 9. С. 51–54.

- Иванченко Т.Е., Царева Ф.П., Юрченко В.П., Панов В.Д., 1982. Климат туристских маршрутов Западного Кавказа в бассейнах рек Белая и Шахе. Л.: Гидрометеиздат. 34 с.
- Ильин А.И., Гаршина Т.Д., Король Л.Г., Коркешко А.А., 1980. Каштановые леса // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та. С. 142–199.
- Клеопов Ю.Д., 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 352 с.
- Коваль И.П., Полежай П.М., Лигачев И.Н., Алентьев Н.П., 1980. Дубовые леса // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та. С. 49–102.
- Кожаринов 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., 1961. Растительный мир Колхиды. М.: Изд-во МГУ. 459 с.
- Колаковский А.А., 1974. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбил. ин-та леса. Т. 21. С. 98–115.
- Красилов В.А., 1973. Этапность эволюции и ее причины // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 2. С. 227–240.
- Малеев В.П., 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. С. 61–144.
- Мальшев Л.И., 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Ботан. журн. Т. 54. № 8. С. 1137–1147.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б., 1994. Избирательное вымирание специализированных таксонов и его роль в эволюции биоты // Журн. общ. биологии. Т. 55. № 6. С. 673–683.
- Махатадзе Л.Б., Урушадзе Т.Ф., 1972. Субальпийские леса Кавказа. М.: Изд-во Лесн. пром-сть. 112 с.
- Мейен С.В., 1987а. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 2. С. 291–307.
- Мейен С.В., 1987б. Основы палеоботаники. М.: Наука. 408 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2002. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 500–507.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., 1978. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука. 212 с.
- Мишич В., 1974. Реликтовые полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценотической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова // Тр. Тбил. ин-та леса. Тбилиси. Т. 21. С. 116–127.
- Морозова О.В., Кожаринов А.В., 2001. Влияние исторических факторов на распределение видового богатства флоры Восточной Европы // Изв. АН. Сер. геогр. № 5. С. 39–50.
- Ниценко А.А., 1963. О некоторых спорных вопросах теории геоботаники // Ботан. журн. Т. 48. № 4. С. 486–501.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Раменский Л.Г., 1971. Избранные работы. Л.: Наука. 334 с.
- Расницын А.П., 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромиса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 46–66.
- Ратиани Н.К., 1979. Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба. 236 с.
- Сябряй С.В., 1992. Происхождение горно-таежных лесов Карпат // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. № 3. С. 92–100.
- Толмачев А.И., 1948. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботан. журн. Т. 33. № 2. С. 161–180.
- Толмачев А.И., 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Урусов В.М., 1998. Новые гены антропогена: молодое видообразование на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ВГУЭиС. 45 с.
- Чочиева К.И., 1985. Ископаемые Taxodaceae Колхиды. Тбилиси: Мецниереба. 92 с.
- Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Юрцев Б.А., 1972. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Ботан. журн. Т. 57. № 11. С. 1455–1470.
- Юрцев 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.
- Currie D.J., Paquin V., 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness // Nature. V. 329. P. 326–327.
- 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.
- Ghilarov A.M., 1997. Species redundancy versus non-redundancy: is it worth further discussion? // Журн. общ. биологии. Т. 58. № 2. С. 100–105.
- Harrison S.P., Yu G., Takahara H., Prentice L.C., 2001. Diversity of temperate plants in east Asia // Nature. V. 413. № 113. P. 129–130.
- Hugueny B., 1997. The relationship between local and regional species richness: comparing biotas with different evolutionary histories // Oikos. V. 80. № 3. P. 583–587.
- Kaspari M., Yuan M., Lecanne A., 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // Amer. Natur. V. 161. № 3. P. 459–477.
- 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.
- Masaki T., Tanaka H., Tanouchi H., Sakai T., Nakashizuka T., 1999. Structure, dynamics and disturbance regime of temperate broad-leaved forests in Japan // J. Veget. Science. V. 10. P. 805–814.
- Maycock P.F., Guzik J., Jancovic J., Shevera M., Carleton T.J., 2000. Composition, structure and ecological aspects

- of mesic old growth Carpatian deciduous forests of Slovakia, Southern Poland and the Western Ukraine // *Fragm. Flor. Geobot.* V. 45. № 1–2. P. 281–321.
- Onipchenko V. G., Semenova G. V.*, 1995. Comparative analysis of the floristic richness of alpine communities in the Caucasus and the Central Alps // *J. Veget. Science* V. 6. P. 299–304.
- Partel M., Zobel M., Zobel K., Maarel E., van der.* 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities // *Oikos*. V. 75. P. 111–117.
- Peters R.*, 1997. Beech forests. Dordrecht; Boston; London: Kluwer academic publishers. 169 p.
- 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.
- Qian H., Ricklefs R.E.*, 2004. Taxon richness and climate in Angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *Amer. Natur.* V. 163. № 5. P. 773–779.
- Qian H., Song J.S., Krestov P., Guo Q.F., Wu L.M., Shen X.S., Guo X.S.*, 2003. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // *J. Biogeography*. V. 30. P. 129–141.
- 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., 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.
- Ricklefs R.E., Qian H., White P.S.*, 2004. The region effect on mesoscale plant species richness between eastern Asia and eastern North America // *Ecography*. V. 27. P. 129–136.
- Shmida A., Wilson M.*, 1985. Biological determinants of species diversity // *J. Biogeogr.* V. 12. P. 1–20.
- 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.
- 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.
- Wright D.H., Currie D.J., Maurer B.A.*, 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 66–75.

The role of historical processes in determining the present tree species richness of the forests in Western Caucasus

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

* *Maikop state technological university, ul. Pervomaiskaya 191, Maikop, 385000*

e-mail: akatovmgti@mail.ru.

** *Caucasus State Reserve, ul. Sovetskaya 187, Maikop, 385000*

The role of historical factors in variation of present tree species richness of the Western Caucasus forest communities was determined by analysis of correlation between their local richness (S – the mean number of species per 300 m²) and size of actual species pool (N – the number of species per 1 ha). If compared biotas are differently distant from the point of evolutionary equilibrium one should look forward to a significant variation in correlation between S and N determined with the greater sensitivity of N in comparison with S in respect of historical factors. The lower is correlation N/S the greater is lever of species unsaturation in analyzed communities. A mean N/S ratio in Japan temperate broad-leaved forest communities (Masaki et al., 1999) provided the basis of this analysis. The present tree species richness of the forest communities in the 1 ha plots seem are essentially determined by the historical processes. The mountain forest communities of Western Caucasus are characterized on the average with the smaller saturation level of the actual tree species pool in comparison with the Japan temperate broad-leaved forest communities. On the Western Caucasus the middle mountain beech and the coniferous-broad-leaved communities (400–1600 m a.s.l.) are characterized with the higher saturation level of the actual species pool in comparison with the communities located lower and higher. These results fit well into the published historical reconstructions. According to these reconstructions the middle mountain forest communities in the Western Caucasus are historically older than high mountain and low mountain forests, and the extinction of the tree species in the late-Pliocene and Pleistocene was more considerable in low mountain than middle mountain forests. We have found also that the present low mountain forest communities of the southern (to Black Sea) and the northern macroslopes of the Western Caucasus are characterized with the similar saturation level of the actual species pool. These data agree with the assumption of Doluchanov (1980), that low mountain zone of the southern macroslope was not refuge for tree species in the Pleistocene.