

© В. В. Акатов

РОЛЬ МЕЖЦЕНОТИЧЕСКИХ МИГРАЦИЙ РАСТЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ АЛЬПИЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

V. V. AKATOV. THE ROLE OF PLANT INTERCOENOTIC MIGRATIONS IN FORMATION OF ALPINE
PHYTOCOENOSES OF THE WESTERN CAUCASUS

На основании данных о современном распределении растений посредством специального теста оценена роль сообществ субальпийских среднетравных лугов как источника диаспор или «миграционного коридора» в формировании альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа. Показана необходимость учета межценотических миграций при оценке перспектив сохранения видового разнообразия сообществ в условиях антропогенного изменения растительного покрова.

Любой фитоценоз независимо от занимаемой им площади окружен фитоценозами других типов и является в той или иной степени экологическим изолятом. Совокупности особей видов в конкретном фитоценозе составляют популяции, которые называют ценопопуляциями (Работнов, 1983). Они характеризуются определенными численностью, жизненностью, демографической и пространственной структурами. Если вид способен произрастать в нескольких смежных фитоценозах, между которыми отсутствуют преграды, препятствующие распространению его диаспор, то ценопопуляции этого вида образуют некую локальную популяцию, относительно изолированную от других локальных популяций. Если вид произрастает только в определенном типе сообществ, то его ценопопуляции являются одновременно и локальными популяциями.

Продолжительность жизни популяций видов растений в фитоценозах (ценопопуляций) либо в группах соседних фитоценозов (локальных популяций) конечна и зависит от их численности, стабильности генетической и демографической структуры, степени стохастичности окружающей среды, частоты локальных нарушений (Mac Arthur, Wilson, 1963; Шаффер, 1989). При случайном вымирании популяций растений в одном из фитоценозов источником диаспор для повторного заселения могут быть ценопопуляции либо фитоценозов того же типа, либо соседних фитоценозов других типов. В первом случае миграция видов может осуществляться как непосредственно, минуя промежуточные фитоценозы, так и с использованием этих фитоценозов в качестве «миграционных коридоров».

Вероятность повторного заселения фитоценозов у различных видов неодинакова. Она зависит от их средней численности в фитоценозах того же типа, способности к расселению, степени представленности в смежных фитоценозах, расстояния между локальными популяциями и особенностей разделяющей их среды.

Вероятность присутствия того или иного вида в фитоценозе и соответственно число занятых им фитоценозов определяются соотношением интенсивности процессов его вымирания и иммиграции. Данное положение легло в основу динамических

моделей распределения видов R. Levins (1969) и I. Hanski (1982a, b). Математическое выражение модели I. Hanski имеет следующий вид:

$$dp/dt = ip(1-p) - e'p(1-p),$$

где p — доля занятых видом участков (фитоценозов) ($0 \leq p \leq 1$), $ip(1-p)$ — скорость колонизации вакантных участков, $e'p(1-p)$ — скорость локального вымирания вида. Уравнение позволяет сделать два предсказания о характере распределения видов: 1) отрицательная корреляция между вероятностью локального вымирания и количеством занятых участков предполагает наличие положительной корреляции между распределением и обилием видов (чем выше среднее обилие вида на участках, тем ниже вероятность его локального вымирания и тем большее число участков занято этим видом); 2) если вероятность вымирания варьирует стохастически, то виды должны иметь тенденцию к колонизации всех участков ($p = 1$) или региональному вымиранию ($p = 0$); соответственно распределение видов сообщества по частоте встречаемости должно быть бимодальным: много видов присутствует на многих участках, много — на небольшом количестве участков и мало видов имеет промежуточную встречаемость.

Как следует из модели I. Hanski, основным фактором, определяющим частоту встречаемости видов в регионе, является их среднее локальное обилие, влияющее на вероятность локального вымирания. Однако на частоту региональной встречаемости видов должны оказывать влияние также факторы, определяющие скорость повторного заселения фитоценозов. Среди них — представленность видов в смежных фитоценозах. Учитывая, что большая часть семян падает на землю вблизи от родительских растений, а с удалением от них плотность их оседания резко снижается (Вульф, 1933; Удра, 1982, 1989; Бигон и др., 1989), данный фактор должен играть весьма существенную роль. Если это так, то определенная часть видового состава фитоценозов должна быть обусловлена межценотическими миграциями. Это положение представляет интерес с точки зрения сохранения видового разнообразия сообществ. Уничтожение окружающей растительности может привести к снижению разнообразия сообществ даже при отсутствии непосредственного на них воздействия (нарушения структуры этих сообществ или сокращения их площади и фрагментации).

В принципе, сам факт влияния межценотического обмена диаспорами на распределение видов растений и формирование фитоценозов не вызывает сомнений. Вопрос в другом: является ли это влияние существенным или оно незначительно и им можно пренебречь как при решении теоретических проблем, так и в природоохранной практике? Понятно, что необходимым условием значимости межценотических миграций является достаточно высокая интенсивность локального вымирания ценопопуляций. Если вероятность локального вымирания популяций невысока, то обмен диаспорами между ними становится более важным с точки зрения генетических эффектов, чем с точки зрения динамики численности популяций (Гилпин, 1989). Основную роль в распределении видов в этом случае будут играть степень их специализации и неоднородность среды. Эти факторы положены в основу статических моделей распределения видов (Hengeveld, Haeck, 1982; Brown, 1984; Raunkiaer, 1934, цит. по: Gotelli, Simberloff, 1987; Kolasa, Stayer, 1988; Kolasa, 1989, и др.). Уничтожение окружающей растительности в данной ситуации не приведет к снижению видового богатства нетронутых сообществ.

Цель настоящей статьи — оценить значение сообществ субальпийских среднетравных лугов как источника диаспор или «миграционного коридора» растений в формировании альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа. Этот вопрос представляет как общий, так и частный интерес.

Относительно небольшие по площади фитоценозы низкотравных лугов и пустошей, окруженные сообществами среднетравных лугов, долгоснежных местообитаний, растительными группировками скал и осыпей, представляют собой типичный пример экологических изолятов. Вместе с тем эти сообщества характеризуются незначитель-

ной флуктуационной динамикой. Их состав и соотношение между компонентами слабо меняются по годам (Онипченко, 1987; Гужова и др., 1990). Определение роли межценотических миграций в их формировании даст представление о важности этих процессов в сообществах подобного типа, а значит, и в более динамичных сообществах.

В литературе непосредственных данных о роли процессов локального вымирания и иммиграции видов (в том числе из соседних сообществ) в формировании сообществ и флористических комплексов альпийского пояса очень немного, и они не позволяют сделать определенные выводы (Riebsell, 1982; Hadley, 1987; White, Miller, 1988, и др.).

На своем нижнем пределе альпийские сообщества граничат с сообществами среднетравных субальпийских лугов, которые характеризуются большей площадью и (в силу более низкого расположения на склоне) значительно меньшей степенью изолированности. Соединяя многие горные массивы, именно эти сообщества должны служить «миграционным коридором» и дополнительным источником диаспор при колонизации альпийских фитоценозов. В силу некоторых особенностей организации выпаса на Западном Кавказе современное состояние альпийских и субальпийских лугов оказалось существенно различным. Степень трансформации последних несравненно выше (Косенко, Костылев, 1964; Белоновская, Ясный, 1990; Акатов, Акатова, 1991), и это может сказаться на интенсивности межценотических миграций. Таким образом, оценка перспектив сохранения видового разнообразия альпийских сообществ невозможна без учета данного фактора.

Объекты и методы сбора полевого материала

Исследования проводили в бассейнах рек Белая, Большая Лаба, Малая Лаба, Мзымта и Большой Зеленчук на 16 горных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов. На основе физиономических или флористических признаков, а также признаков местообитаний было выделено 50 фитоценозов альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей (асс. *Pediculari chroorhynchae* — *Eritrichietum caucasicum* Minaeva, 1987; Онипченко и др., 1987) и 32 фитоценоза субальпийских среднетравных лугов (асс. *Poa longifolii* — *Calamagrostietum arundinacea* Semagina 1992; Семагина, 1992).

В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м², заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким способом фактического материала для каждого вида были рассчитаны 4 показателя.

\bar{r}_A — средняя встречаемость вида в пределах альпийских фитоценозов (r_A — доля числа площадок с присутствием вида от общего числа площадок, %). Показатель отражает локальную встречаемость видов или плотность их ценопопуляций.

R_A — число заселенных видом альпийских фитоценозов. Показатель характеризует региональную встречаемость или распределение видов.

R_M — число заселенных видом групп альпийских фитоценозов, приуроченных к определенным горным массивам. Общее число таких групп — 10 (на двух массивах по 2 фитоценоза, на трех по 3, на двух по 4 и на трех по 8).

R_C — число заселенных видом субальпийских фитоценозов (характеризует представленность видов в сообществах среднетравных лугов).

В пределах 50 альпийских фитоценозов выявлено 185 видов сосудистых растений. Используя опубликованные данные по различным сообществам высокогорной зоны Западного Кавказа (Онипченко и др., 1987; Акатов, 1989; Онипченко, Сеннов, 1992; Онипченко и др., 1992; Семагина, 1992) и собственные неопубликованные материалы, мы выбрали 57 видов, зоны оптимума которых приходятся на сообщества низкотравных лугов и лишайниковых пустошей либо по крайней мере включают их. Причем эти виды либо совсем отсутствуют в сообществах субальпийских среднетравных

Численные значения показателей, характеризующих
распределение анализируемых альпийских видов

| Виды | $\bar{r}_A, \%$ | R_A | R_M | R_C |
|--|-----------------|-------|-------|-------|
| <i>Alchemilla caucasica</i> Bus. | 59 | 44 | 10 | 10 |
| <i>A. retinervis</i> Bus. | 35 | 31 | 10 | 13 |
| <i>Androsace albana</i> Stev. | 21 | 4 | 2 | 0 |
| <i>Anemone speciosa</i> Adam. | 91 | 27 | 8 | 2 |
| <i>Antennaria caucasica</i> Boriss. | 38 | 30 | 8 | 1 |
| <i>Anthemis abagensis</i> Fed. | 37 | 12 | 4 | 10 |
| <i>A. marschalliana</i> Willd. | 86 | 43 | 10 | 12 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. | 46 | 36 | 10 | 28 |
| <i>Anthyllis caucasica</i> (Grossh.) Juz. | 55 | 14 | 5 | 8 |
| <i>Aster alpinus</i> L. | 33 | 17 | 7 | 0 |
| <i>Astragalus levieri</i> Freyn ex Somm. et Levier | 26 | 16 | 8 | 0 |
| <i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw. | 14 | 5 | 2 | 9 |
| <i>Campanula biebersteiniana</i> Schult. | 97 | 50 | 10 | 8 |
| <i>C. collina</i> Bieb. | 37 | 17 | 9 | 29 |
| <i>Carex huetiana</i> Boiss. | 83 | 49 | 10 | 18 |
| <i>C. tristis</i> Bieb. | 86 | 49 | 10 | 12 |
| <i>Carum caucasicum</i> (Bieb.) Boiss. | 90 | 41 | 9 | 5 |
| <i>Cerastium purpurascens</i> Adam. | 46 | 30 | 6 | 4 |
| <i>Chamaesciadium acaule</i> (Bieb.) Boiss. | 54 | 20 | 6 | 0 |
| <i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hartm. | 24 | 30 | 9 | 14 |
| <i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub. | 36 | 4 | 2 | 1 |
| <i>Empetrum caucasicum</i> Juz. | 34 | 11 | 5 | 0 |
| <i>Eremogone lychnidea</i> (Bieb.) Rupr. | 39 | 21 | 7 | 0 |
| <i>Erigeron alpinus</i> L. | 48 | 23 | 8 | 4 |
| <i>Festuca ovina</i> L. | 100 | 50 | 10 | 23 |
| <i>Gentiana djimilensis</i> C. Koch | 90 | 48 | 10 | 10 |
| <i>G. oschtenica</i> (Kusn.) Woronow | 28 | 20 | 9 | 9 |
| <i>G. septemfida</i> Pall. | 54 | 38 | 9 | 31 |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. | 22 | 19 | 8 | 19 |
| <i>Helictotrichon adzharicum</i> (Albov) Grossh. | 91 | 50 | 10 | 21 |
| <i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. | 18 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> (L.) Schur | 58 | 33 | 8 | 19 |
| <i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichen. | 43 | 26 | 9 | 0 |
| <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh) Lej. | 74 | 43 | 10 | 28 |
| <i>L. spicata</i> (L.) DC | 66 | 39 | 8 | 0 |
| <i>Minuartia circassica</i> (Albov) Woronow | 66 | 38 | 9 | 6 |
| <i>M. oreina</i> (Mattf.) Schischk. | 44 | 24 | 9 | 4 |
| <i>Muscari racemosum</i> (L.) Mill. | 33 | 13 | 6 | 5 |
| <i>Myosotis alpestris</i> F. W. Schmidt | 50 | 43 | 10 | 29 |
| <i>Onobrychis biebersteinii</i> Sirj. | 57 | 13 | 6 | 7 |
| <i>Oxytropis kubanensis</i> Leskov | 63 | 22 | 5 | 1 |
| <i>Pedicularis chroorrhyncha</i> Vved. | 89 | 50 | 10 | 6 |
| <i>Plantago saxatilis</i> Bieb. | 62 | 22 | 9 | 10 |
| <i>Polygonum carneum</i> C. Koch | 94 | 45 | 10 | 32 |
| <i>P. viviparum</i> L. | 68 | 18 | 5 | 2 |
| <i>Potentilla gelida</i> C. A. Mey | 43 | 29 | 6 | 3 |
| <i>Primula algida</i> Adams | 34 | 22 | 6 | 2 |
| <i>P. kusnetzovii</i> Fed. | 34 | 32 | 7 | 10 |
| <i>Ranunculus oreophilus</i> Bieb. | 61 | 36 | 9 | 13 |
| <i>Senecio aurantiacus</i> Hoppe ex Willd. | 36 | 20 | 7 | 6 |

| Виды | $\bar{r}_A, \%$ | R_A | R_M | R_C |
|---|-----------------|-------|-------|-------|
| <i>Taraxacum confusum</i> Schischk. | 31 | 15 | 7 | 15 |
| <i>T. porphyranthum</i> Boiss. | 63 | 36 | 8 | 3 |
| <i>Traunsteinera sphaerica</i> (Bieb.) Schlechter | 13 | 11 | 3 | 14 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. | 59 | 37 | 9 | 13 |
| <i>Valeriana alpestris</i> Stev. | 47 | 32 | 9 | 8 |
| <i>Veronica gentianoides</i> Vahl. | 57 | 42 | 10 | 31 |
| <i>Viola oreades</i> Bieb. | 61 | 41 | 9 | 11 |

лугов, либо представлены в них, но эта представленность ниже, равна или незначительно выше, чем в альпийских фитоценозах. Эти 57 видов и явились объектом нашего исследования. Их перечень, а также данные по локальной и региональной встречаемости на Западном Кавказе приведены в таблице.

Обоснование метода анализа

Наиболее точную оценку роли процессов локального вымирания и локальной (региональной), в том числе межценотической, миграции видов в их распределении в регионе и формировании сообществ можно получить в результате долговременных наблюдений на постоянных участках (Hanski, 1982a; Gotelli, Simberloff, 1987). Однако проведение таких наблюдений связано с техническими сложностями, особенно учитывая, что даже 10—30 лет наблюдений могут оказаться недостаточными, так как временные горизонты природоохранного прогнозирования и планирования (для чего в конечном счете и проводятся подобные исследования) обычно составляют 100—1000 лет (Сулей, 1989; Шаффер, 1989). С другой стороны, соответствие фактических данных предсказаниям модели I. Hanski (корреляция между распределением и обилием, бимодальность распределения видов) еще не является доказательством важности этих процессов.

Эти соотношения могут быть объяснены и на основе статических моделей. В частности, С. Raunkiaer (1934, цит. по: Gotelli, Simberloff, 1987) предложил иное объяснение бимодальности: обычные на тех или иных типах местообитаний виды являются адаптированными к этим типам местообитаний, в то время как относительно редкие виды являются адаптированными к другим типам местообитаний. Другая модель, разработанная J. Brown (1984), основывается на положении о том, что виды с более широкими экологическими нишами имеют большие по площади ареалы, встречаются в большем числе сообществ и имеют более высокое обилие в каждом из этих сообществ. Корреляция между обилием и распределением видов является логичным следствием этого положения. Кроме того, в соответствии с моделью J. Brown виды, часто встречающиеся за пределами сообществ определенного типа, к которым они наиболее адаптированы, должны характеризоваться относительно большей толерантностью к условиям среды и соответственно чаще встречаться в сообществах этого типа по сравнению с видами, редко встречающимися за его пределами.

Применительно к вопросу, рассматриваемому в настоящей статье, краткий анализ динамических и статических моделей можно резюмировать следующим образом: независимо от механизма, определяющего распределение альпийских растений, должна иметь место положительная корреляция между частотой их встречаемости в сообществах субальпийских среднетравных лугов (R_C) и альпийских низкотравных лугов и пустошей (R_A). Поэтому ее выявление само по себе не может свидетельствовать о важной роли субальпийских сообществ в распределении альпийских видов. Необходим иной критерий, и им может быть положительная корреляция между значениями R_A и R_C у видов с равными значениями \bar{r}_A .

Если распределение альпийских видов определяется исключительно факторами среды, то те из них, которые широко представлены в субальпийских сообществах, должны быть весьма обильны и широко представлены и в альпийских сообществах. Соответственно между \bar{r}_A , R_A и R_C должна иметь место положительная корреляция, а виды с равными значениями \bar{r}_A должны иметь примерно равные значения R_A и R_C , либо должны варьировать независимо.

Если же в распределении альпийских видов определенную роль играют процессы их вымирания и иммиграции, то виды с одинаковыми значениями \bar{r}_A , но разными R_C должны иметь равную среднюю вероятность вымирания в альпийских фитоценозах, но различную вероятность повторного в них заселения и соответственно различную представленность в этих фитоценозах. Поэтому при $\bar{r}_A = \text{const}$ между значениями R_A и R_C должна наблюдаться положительная корреляция.

Анализ фактического материала предполагает несколько операций: 1) определение параметров уравнения регрессии R_A по \bar{r}_A ; 2) расчет ожидаемой региональной встречаемости (\bar{R}_A для каждого значения \bar{r}_A); 3) вычисление отклонений фактической региональной встречаемости от ожидаемой ($R_A - \bar{R}_A = \hat{R}_A$); 4) определение коэффициентов корреляции и параметров уравнений регрессии \hat{R}_A по R_C .

В том случае, если субальпийские сообщества как дополнительный источник диаспор действительно играют ощутимую роль в распространении альпийских растений, между значениями \hat{R}_A и R_C должна наблюдаться положительная корреляция. Аналогичным образом может быть оценено влияние межценотических миграций на распространение альпийских видов в группах альпийских фитоценозов, приуроченных к определенным горным массивам (R_M).

Результаты и обсуждение

Результаты анализа, представленные на рис. 1 и 2, могут быть сведены к следующему.

1. Между локальной и региональной встречаемостью альпийских видов действительно существует зависимость, которая может быть описана линейными уравнениями регрессии $R_A = 0.46\bar{r}_A + 4.34$ (рис. 1, А) и $R_M = 0.05\bar{r}_A + 4.96$ (рис. 1, Б).

2. Соотношения между \hat{R}_A и R_C , \hat{R}_M и R_C характеризуются достоверной для 0.1 %-ного уровня значимости положительной корреляцией. Коэффициенты корреляции равны 0.488 и 0.452 соответственно, уравнения регрессии имеют вид: $\hat{R}_A^* = 0.39 R_C + 15.25$ (рис. 2, А) и $\hat{R}_M^* = 0.10 R_C + 3.86$ (рис. 2, Б), где $\hat{R}_A^* = \hat{R}_A + 19$ и $\hat{R}_M^* = \hat{R}_M + 5$.

Таким образом, результаты анализа свидетельствуют о том, что граничащие с альпийскими субальпийские сообщества, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию «миграционного коридора», влияют на скорость иммиграции видов на вакантные участки и соответственно на их региональную встречаемость в альпийском поясе Западного Кавказа, на формирование альпийских фитоценозов. При этом влияние межценотических миграций на распределение альпийских растений по отдельным фитоценозам и по их группам, приуроченным к определенным горным массивам, примерно одинаково.

Использование углового коэффициента уравнений регрессии позволяет оценить масштабы этого влияния. Расчеты показывают, что разница в количестве заселенных альпийских фитоценозов и горных массивов видами, широко представленными в субальпийских фитоценозах, по сравнению с видами, имеющими такие же значения \bar{r}_A , но не произрастающими в этих сообществах, составляет в среднем 12 фитоценозов (24 %) и 3 группы фитоценозов (30 %) соответственно. Это весьма существенно, и можно предположить, что строгая приуроченность некоторых видов к сообществам низкотравных лугов и пустошей является одной из возможных причин их отсутствия на ряде горных массивов Западного Кавказа.

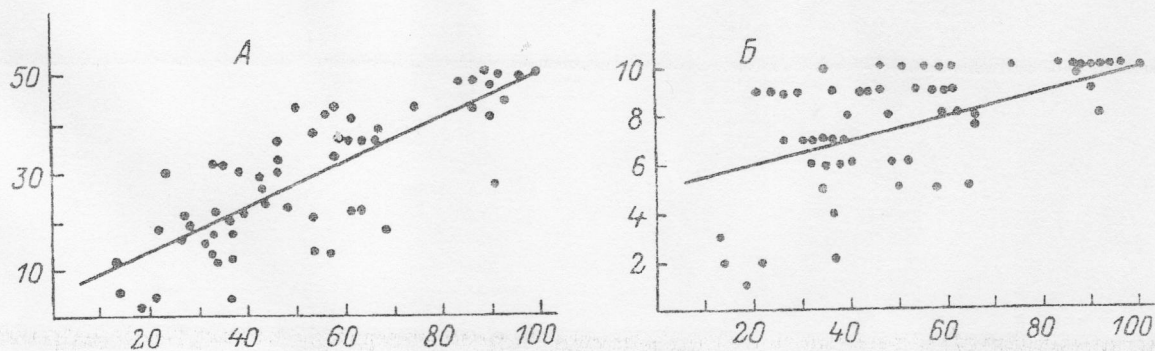


Рис. 1. Соотношение между локальной и региональной встречаемостью альпийских растений.
По осям абсцисс — \bar{r}_A . По осям ординат: А — R_A ; Б — R_M .

Ранее этот вопрос рассматривался достаточно подробно (Акатов, 1993). Одним из результатов проведенного тогда анализа явилось выделение нескольких видов (*Chamaescidium acaule* (Bieb.) Boiss., *Eremogone lychnidea* (Bieb.) Rupr., *Oxytropis kubanensis* Leskov, *Potentilla gelida* C. A. Mey., *Seseli alpinum* Bieb., *Trifolium polyp-hyllum* C. A. Mey), распределение которых по фитоценозам не соответствовало их экологическим предпочтениям. Эти же виды отсутствовали на многих из обследованных горных массивов, т. е. характеризовались пятнистым распределением. Не претендуя на окончательное решение проблемы «пятнистости» в данной публикации, обратим внимание на тот факт, что эти виды (за исключением *Seseli alpinum*) практически не встречаются в фитоценозах других типов, в том числе в субальпийских (их $R_C = 0-3$).

Если роль субальпийского пояса в распределении альпийских видов можно считать в общем доказанной, то представляет интерес оценить последствия полного уничтожения субальпийских лугов для видового разнообразия альпийских фитоценозов.

Представим гипотетическую ситуацию, когда R_C в результате уничтожения субальпийских лугов для всех альпийских видов станет равной нулю. В этом случае ожидаемое число возможных локальных вымираний ценопопуляций вида i составит $0.39 R_C$, а общее число локальных вымираний для всех анализируемых видов

$$\sum_{n=57}^{i=1} 0.39 R_{Ci} = 224.2.$$

Кроме анализируемых видов, являющихся преимущественно альпийскими или альпийско-субальпийскими формами, в альпийских фитоценозах достаточно часто встречаются типичные субальпийские виды: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Anemonastrum fasciculatum* (L.) Holub, *Betonica macrantha* C. Koch, *Astrantia maxima* Pall., *Linum hypericifolium* Salisb. и др. Их распространение в альпийском поясе скорее всего полностью определяется заносом семян из субальпийских сообществ.

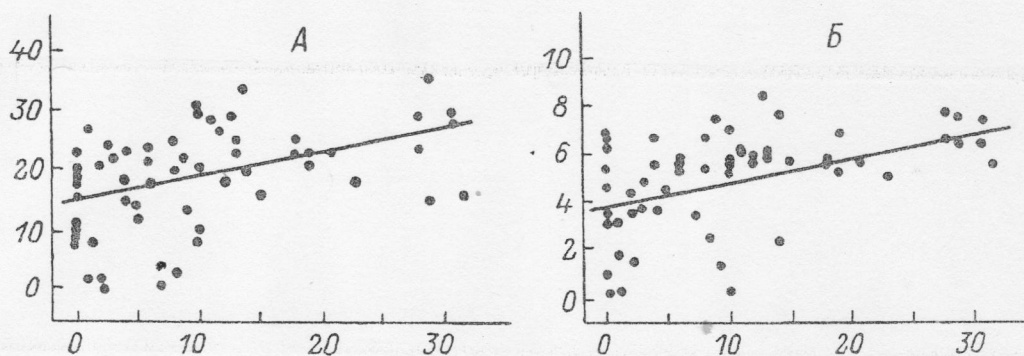


Рис. 2. Соотношение между значениями \hat{R}_A^* , \hat{R}_M^* и R_C у альпийских растений.
По осям абсцисс — R_C . По осям ординат: А — \hat{R}_A^* ; Б — \hat{R}_M^* .

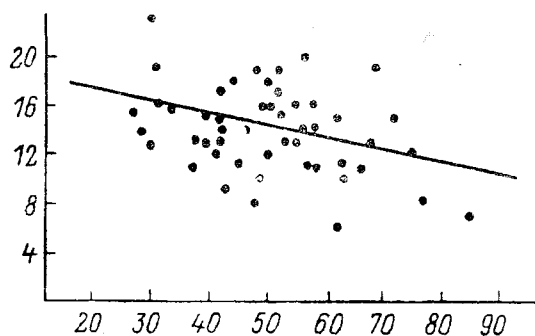


Рис. 3. Соотношение между видовым богатством фитоценозов (S_c) и долей в их составе видов с $R_c \leq 3$ ($r = -0.394$, $y = -0.10x + 19.2$).

По оси абсцисс — S_c ; по оси ординат — доля видов, %

в 50 альпийских фитоценозах произрастает 57 субальпийских видов, каждый из которых встречается в среднем в 3.3 фитоценозах. Если R_c для всех из них станет равной нулю, то это вызовет 188.1 случаев локального вымирания.

Общее число локальных вымираний ценопопуляций альпийских, альпийско-субальпийских и субальпийских видов составит 412.3, а среднее число вымираний в одном альпийском фитоценозе — 8.4. Это соответствует примерно 16 % среднего видового богатства альпийских сообществ. Причем следует ожидать, что сильнее всего пострадают наиболее флористически богатые фитоценозы. Для этого есть две причины: 1) они содержат в своем составе относительно большее число видов, широко распространенных в сообществах субальпийских лугов (рис. 3); 2) в соответствии с графической моделью теории равновесия и полученными ранее фактическими данными флористически богатые фитоценозы характеризуются большей уязвимостью к снижению интенсивности миграционных процессов, чем бедные (Акатов, 1995).

Безусловно, ситуация полного уничтожения среднетравных лугов в результате перевыпаса является мало вероятной, однако выбитые или коренным образом трансформированные скотом участки растительности имеют значительное распространение. По мнению некоторых ботаников, субальпийские луга Кавказа уже находятся на грани исчезновения (Белоновская, Ясный, 1990; Литвинская, 1993, и др.) и в ближайшие годы вряд ли стоит ожидать улучшения их состояния. Поэтому при оценке перспектив сохранения видового разнообразия альпийских сообществ необходимо учитывать и этот фактор.

Выводы

1. Сообщества субальпийских среднетравных лугов, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию «миграционного коридора» для альпийских видов, существенно влияют на их региональную встречаемость на Западном Кавказе и формирование альпийских фитоценозов.

2. Полное уничтожение или сильная трансформация структуры и состава субальпийских лугов в результате антропогенного воздействия может привести к значительному снижению видового богатства альпийских фитоценозов даже без непосредственного на них влияния. Причем в большей степени пострадают флористически богатые фитоценозы.

3. Выявление существенной роли межценотических миграций в формировании альпийских сообществ, характеризующихся значительной стабильностью, свидетельствует о важности этих процессов для многих типов сообществ и необходимости их учета в природоохранной практике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В. В. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1989. № 7472-В89. 32 с.

- Акатов В. В.* Пятнистое распределение альпийских растений Западного Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 34—44.
- Акатов В. В.* Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 49—64.
- Акатов В. В., Акатова Т. В.* О современном состоянии фитогеофона альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды ВГИ. 1991. Вып. 84. С. 114—124.
- Белоновская Е. А., Ясный Е. В.* Антропогенная трансформация горных экосистем Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М., 1990. С. 176—187.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 1. 667 с.
- Вульф Е. В.* Введение в историческую географию растений. М.—Л., 1933. 415 с.
- Гилпин Е. М.* Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.
- Гужова Г. А., Онипченко В. Г., Семенова Т. В.* Механизмы устойчивости альпийских сообществ // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С. 388—389.
- Косенко И. С., Костылев Е. А.* Высокогорные луга массива Лагонаки-Фишт-Оштен // Труды Кубанского сельскохозяйственного института. Краснодар, 1964. С. 125—132.
- Литвинская С. А.* Охрана гено- и ценофона Северо-Западного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1993. 111 с.
- Онипченко В. Г.* Лишайники и высшие растения // Биогеоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа). М., 1987. С. 19—31.
- Онипченко В. Г., Любезнова Н. В., Покаржевская Т. А., Работнова М. В.* Синтаксономия альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Класс *Salicetea herbaceae* Вг.-Вл. 1947. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1992. № 2828-В92.
- Онипченко В. Г., Минаева Т. Ю., Работнова М. В.* К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1987. № 1675-В87. 32 с.
- Онипченко В. Г., Сеннов А. В.* Синтаксономия рододендроновых стлаников Тебердинского заповедника // Биологические науки. 1992. № 4. С. 14—22.
- Работнов Т. А.* Фитоценология. М., 1983. 296 с.
- Семагина Р. Н.* К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1992. № 2831-В2. 48 с.
- Сулей М. Е.* Введение // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 20—23.
- Удра И. Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1047—1059.
- Удра И. Ф.* Характер, типы и основные пути миграции семенных растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1423—1432.
- Шаффер М.* Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.
- Brown J. H.* On the relationship between abundance and distribution of species // American Naturalist. 1984. Vol. 124. N 2. P. 255—279.
- Gotelli N. J., Simberloff D.* The distribution and abundance of tallgrass prairie plants: a test of the core-satellite hypothesis // American Naturalist. 1987. Vol. 130. N 1. P. 18—35.
- Hadley K S.* Vascular alpine plant distributions within the central and southern Rocky mountains, U. S. A. // Arctic and Alpine Research. 1987. Vol. 19. N 3. P. 242—251.
- Hanski I.* Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // Oikos. 1982a. Vol. 38. P. 210—221.
- Hanski I.* Distributional ecology of anthropogenous plants in villages surrounded by forest // Ann. Bot. Fenn. 1982b. Vol. 19. P. 1—15.
- Hengeveld R., Haeck J.* The distribution of abundance. I. Measurements // J. Biogeogr. 1982. Vol. 9. P. 303—316.
- Kolasa J.* Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // Ecology. 1989. Vol. 70. P. 235—241.
- Kolasa J., Sayer D.* Patterns of the abundance of species: a comparison of two hierarchical models // Oikos. 1988. Vol. 53. P. 235—241.
- Levins R.* Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entomol. Soc. Am. 1969. Vol. 15. P. 237—240.
- MacArthur R. M., Wilson E. O.* An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387.

Riebsell J. F. Arctic-alpine plants on mountain-tops: agreement with island biogeography theory // *American Naturalist*. 1982. Vol. 119. N 5. P. 657—674.

Shmida A., Wilson M. Biological determinants of species diversity // *Y. Biogeogr.* 1985. Vol. 1. P. 1—20.

White P. S., Miller R. I. Topographic models of vascular plant richness in the southern Appalachian high peaks // *J. Ecology*. 1988. Vol. 76. P. 192—199.

Кавказский государственный
биосферный заповедник
Майкопский государственный
технологический институт
Майкоп

Получено 10 IV 19

SUMMARY

Using the data on the modern distribution of plants by special test the role of the subalpine meadows as a species pool or «corridor of migration» in the formation of the alpine short grass meadow and lichen heath phytocoenoses in the Western Caucasus was determined.
