

УДК 581.55

ВИДОВАЯ НЕПОЛНОЧЛЕННОСТЬ СУБАЛЬПЕЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ ИЗОЛИРОВАННЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ МАССИВОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

А.В. Акатов, Т.В. Акатова

Сокращение видового богатства сообществ, изолированных от других сообществ того же типа вследствие нарушения равновесия между процессами локального выпадения видов и их иммиграции, известно под названием "видовой коллапс", или "островной эффект" (Уилкоккс, 1983; Бигон и др., 1989). Несмотря на то что теории, предсказывающие островной эффект, были разработаны более 30 лет назад (Preston, 1962; MacArthur, Wilson, 1963, 1967), их правомерность все еще остается неясной (Симберлофф, 1982, 1988), причем в значительной мере из-за несовершенства тестов, используемых для выявления данного феномена.

Основным способом оценки островного эффекта служит определение корреляции между числом видов, площадью и удаленностью изолятов от источников распространения диаспор. Однако одни острова могут быть беднее видами, чем другие, также из-за разного набора местообитаний (Connog, McCoy, 1979), в результате случайного распределения видов (Coleman, 1981), менее благоприятных для видов условий среды (Kelly et al., 1989). Поэтому в качестве более строгого теста островного эффекта могла бы служить отрицательная корреляция между площадью и степенью неполночленности сообществ-изолятов и положительная — между их неполночленностью и удаленностью от потенциальных источников диаспор. Под степенью неполночленности (полночленности) понимается разница между реальным числом видов в сообществе и числом видов, соответствующим его видовой емкости (Раменский, 1924; Работнов, 1983; Акатов, 19956; и др.). Для количественной оценки степени неполночленности (полночленности) фитоценозов можно использовать показатель $BD = S_c/S$, где S_c — число видов на крупном по площади однородном участке фитоценоза, а S — среднее число видов на небольших площадках, заложенных в пределах большого участка. Чем меньше численные значения BD , тем ниже степень полночленности и, соответственно, выше степень неполночленности сообществ (более подробно см.: Акатов, 1995а, 19956; 1997а).

Сложность геологического строения и высокая степень расчлененности рельефа горных районов создают условия, благоприятные для формирования экологически изолированных фитоценозов. Поэтому высокогорные сообщества наряду с сообществами настоящих островов являются одним из наиболее перспективных объектов для тестирования островного эффекта. Однако непосредственных данных об этом немного, и они неопределенны (Simpson, 1975;

Billings, 1977; Riebesell, 1982; Hadley, 1987; White, Miller, 1988; Onipchenko, Semenova, 1995).

Ранее, на основании относительно низкого уровня варьирования степени неполночленности фитоценозов альпийских лугов и пустошей и субальпийских лугов преимущественно малоизолированных высокогорных массивов, а также в результате анализа пятнистого распределения альпийских видов было сделано предположение, что масштаб различий площади и степени изолированности высокогорных фитоценозов недостаточен, чтобы быть реальным фактором, определяющим различие в вероятности вымирания видов и частоте заноса на них диаспор растений (Акатов, 1993; 19956). Новый фактический материал, собранный в 1996—1997 гг. на изолированных высокогорных массивах, позволил вернуться к этой проблеме. Цель настоящей работы — оценка влияния площади и степени изолированности высокогорных массивов Западного Кавказа на видовую неполночленность (полночленность) субальпийских фитоценозов.

Исследования проводили в бассейнах рек Белая, Малая Лаба, Шахе и Мзымта на 8 изолированных высокогорных массивах Главного и Бокового хребтов Западного Кавказа. Площадь горно-лугового пояса этих массивов варьирует от 0,01 до 191 км², максимальная высота массивов — от 1875 до 2867 м над ур. моря. Два наиболее крупных массива (высокогорная часть Лагонакского нагорья и массив Трю-Ятыргварта) сложены карбонатными горными породами, остальные (массив Кут—Малая Чура, горы Ачишхо, Пшекиш, Хуко, хребты Армянский, Бзыке) — силикатными. Луговая растительность шести массивов представлена субальпийскими и альпийскими фитоценозами, а двух (горы Хуко и хребта Бзыке) — только субальпийскими. Все массивы отделены от других высокогорных массивов и хребтов лесными участками протяженностью от 0,68 до 12 км.

На каждом из массивов на основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитания были выделены 1—4 фитоценоза (общее количество — 16) субальпийских среднетравных лугов (асс. *Poa longifolia* — *Calamagrostietum agudinacea* Semagina, 1992 — Семагина, 1992), не имеющих явных следов выпаса домашнего скота.

В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м², заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким образом фактического материала были определены следующие показатели: S_{400} — общее число видов сосудистых растений, зарегистрированных на 25 площадках по 16 м², т.е. на площади 400 м², S_{16} — среднее число видов на площадках размером 4х4 м; $BD = S_{400}/S_{16}$.

Площадь и степень изолированности фитоценозов оценивали на основе топографической карты посредством трех параметров: x_1 — площадь высокогорного массива, т.е. территории выше границы леса (км²); x_2 — минимальное расстояние между данным высокогорным массивом и другим более крупным по площади

Таблица 1

Характеристика высокогорных массивов и фитоценозов субальпийских среднетравных лугов

| п | Название массива или хребта | x ₁ | x ₂ | x ₃ | S ₄₀₀ | S ₁₆ | BD | h ₁ | h ₂ | h ₃ |
|----|-----------------------------|----------------|----------------|----------------|------------------|-----------------|------|----------------|----------------|----------------|
| 1 | Лагонакское нагорье | 191,00 | 12,00 | 20,55 | 98 | 45,4 | 2,16 | 2867 | 1850 | 1650 |
| 2 | | 191,00 | 12,00 | 20,55 | 105 | 48,5 | 2,16 | 2867 | 1850 | 1650 |
| 3 | | 191,00 | 12,00 | 20,55 | 91 | 44,0 | 2,07 | 2867 | 1850 | 1650 |
| 4 | | 191,00 | 12,00 | 20,55 | 113 | 49,5 | 2,28 | 2867 | 1850 | 1650 |
| 5 | массив Трю-Ятыргварта | 36,50 | 6,00 | 7,65 | 62 | 28,8 | 2,19 | 2761 | 2150 | 1973 |
| 6 | | 36,50 | 6,00 | 7,65 | 80 | 44,0 | 1,82 | 2761 | 2150 | 1973 |
| 7 | | 36,50 | 6,00 | 7,65 | 48 | 27,5 | 1,75 | 2761 | 2150 | 1973 |
| 8 | массив Кут—Малая Чура | 17,90 | 0,90 | 0,90 | 59 | 30,3 | 1,95 | 2761 | 2150 | 1973 |
| 9 | | 17,90 | 0,90 | 0,90 | 46 | 21,3 | 2,16 | 2178 | 1800 | 1700 |
| 10 | гора Ачишко | 13,40 | 5,25 | 6,90 | 66 | 35,8 | 1,84 | 2391 | 1800 | 1600 |
| 11 | хребет Пшекиш | 9,50 | 4,50 | 9,00 | 62 | 25,1 | 2,47 | 2242 | 2000 | 1600 |
| 12 | | 9,50 | 4,50 | 9,00 | 64 | 32,0 | 2,00 | 2242 | 2000 | 1600 |
| 13 | гора Хуко | 2,80 | 3,75 | 5,40 | 38 | 24,0 | 1,58 | 1902 | 1800 | 1700 |
| 14 | | 2,80 | 3,75 | 5,40 | 51 | 29,5 | 1,72 | 1902 | 1800 | 1700 |
| 15 | хребет Армянский | 0,30 | 0,68 | 0,68 | 54 | 32,5 | 1,66 | 1918 | 1800 | 1750 |
| 16 | хребет Бзыке | 0,01 | 1,63 | 1,71 | 42 | 23,8 | 1,76 | 1875 | 1770 | 1630 |

Обозначения: п — номер фитоценоза; x₁, x₂, x₃, S₄₀₀, S₁₆, BD, h₁, h₂, h₃ — в тексте.

высокогорным массивом или их цепью (км); x₂ — длина наиболее высокого лесного хребта или всех его лесных участков, отделяющих данный высокогорный массив от другого, более крупного по площади высокогорного массива или их цепи (км).

При измерении значений всех трех параметров рельеф местности не учитывался. Площадь конкретных фитоценозов субальпийских среднетравных лугов и их удаленность от других фитоценозов того же типа, расположенных на том же высокогорном массиве, не оценивались по следующим причинам: 1) не для всех высокогорных массивов имеется геоботаническая карта; 2) высокогорная растительность характеризуется высокой комплексностью, поэтому даже на самой крупномасштабной геоботанической карте района исследований (Карта растительности Кавказского государственного биосферного заповедника, 1986, М 1 : 50 000) выделы соответствуют не отдельным фитоценозам, а их комплексам; 3) значительная часть видов может произрастать в различных высокогорных сообществах, поэтому площадь местообитаний, пригодных для их произрастания, будет значительно больше, а степень изолированности ниже, чем соответствующие параметры анализируемых фитоценозов.

Значения параметров x₁, x₂, x₃, S₄₀₀, S₁₆, BD, а также максимальная высота над уровнем моря высокогорных массивов (h₁), высота границы леса в районе хребта, соединяющего высокогорный массив с ближайшим другим, более крупным массивом (h₂), минимальная высота хребтов, соединяющих высокогорные массивы (h₃) представлены в табл. 1. Определение силы и характера связи между ними осуществлялось путем расчета коэффициентов корреляции, детерминации и параметров линейного уравнения регрессии (Венецкий, Венецкая, 1979; Лакин, 1980). В целях преобразования нелинейной зависимости между BD и x₁ в линейную, параметр x₁ был трансформирован в $\sqrt{x_1}$. Анализируются две группы фитоценозов. Первая включает все 16 фитоценозов, горая — 9 фитоценозов, расположенных на высокогорных массивах небольшого размера (менее 20 км²), сложенных только силикатными горными породами.

Результаты и обсуждение

Результаты анализа фактического материала представлены в табл. 2. Они могут быть сведены к следующему.

1. Соотношение между BD и $\sqrt{x_1}$ характеризуется средними положительными значениями коэффициентов корреляции независимо от того, рассматриваются фитоценозы восьми или шести массивов. Варьирование $\sqrt{x_1}$ определяет варьирование BD на 31—39%.

2. Соотношения между значениями BD и x₂, x₃ характеризуются низкой либо средней, но положительной корреляцией.

Таблица 2

Соотношения между значениями анализируемых параметров

| п | N ₁ | N ₂ | Модель | r | r ² | P |
|---|----------------|----------------|---------------------------------|-------|----------------|----|
| 1 | 8 | 16 | BD=0,028 $\sqrt{x_1}$ + 1,806 | 0,550 | 0,303 | ++ |
| 2 | 6 | 9 | BD=0,109 $\sqrt{x_1}$ + 1,634 | 0,604 | 0,365 | + |
| 3 | 8 | 16 | BD=0,028 x ₂ + 1,810 | 0,462 | 0,213 | + |
| 4 | 6 | 9 | BD=0,022 x ₂ + 1,840 | 0,147 | 0,022 | |
| 5 | 8 | 16 | BD=0,018 x ₃ + 1,809 | 0,528 | 0,278 | ++ |
| 6 | 6 | 9 | BD=0,272 x ₃ + 1,784 | 0,339 | 0,115 | |

Обозначения: п — номер модели; N₂ — число анализируемых фитоценозов, расположенных на N₁ высокогорных массивах; r — коэффициент корреляции (++ — 0,01 < P < 0,05; + — 0,05 < P < 0,1); r² — коэффициент детерминации; x₁, x₂, x₃, BD, h₁, h₂, h₃ — в тексте.

Наличие отрицательной зависимости между степенью неполноценности фитоценозов и размером

высокогорных массивов хорошо согласуется с теорией динамического равновесия и косвенно свидетельствует о перспективности показателя BD для оценки островного эффекта. Напротив, отсутствие положительной зависимости между степенью их неполночленности и степенью изолированности высокогорных массивов не согласуется с этой теорией и позволяет предположить отсутствие или низкую интенсивность иммиграции видов из соседних массивов в силу невысокой "проницаемости" верхнегорных лесов для субальпийских растений и малой вероятности переноса их диаспор непосредственно с хребта на хребет.

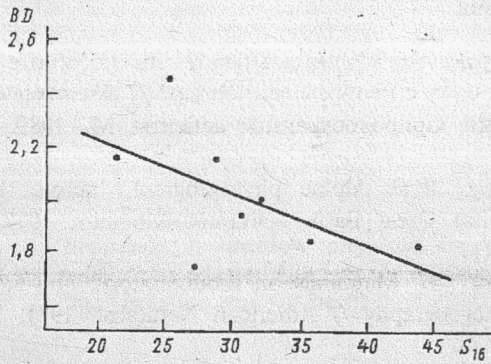
Это означает, что субальпийские фитоценозы изолированных высокогорных массивов могли сформироваться лишь в периоды, когда эти массивы были частью более крупных высокогорных массивов или хребтов. После изоляции луговых фитоценозов лесными их видовое богатство снижалось со скоростью, обратно пропорциональной корню квадратному от площади этих фитоценозов. Сообщества (флоры, фауны), у которых скорость вымирания видов превышает скорость их иммиграции, называют неравновесными, или реликтовыми (Brown, 1971; Wilcox, 1982; Riebesell, 1982). На основании работ Э.В. Квавадзе и ее коллег (Квавадзе, Рухадзе, 1989; Квавадзе, 1990; Квавадзе и др., 1994; Kvavadze, Efremov, 1994) попытаемся восстановить историю субальпийских лугов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа.

Глобальные процессы изменения климата Земли нашли свое отражение и в эволюции климата и растительности Западного Кавказа. За последние 11 тыс. лет здесь произошло 14 только значительных подвижек поясов растительности, когда верхняя граница леса опускалась или поднималась на 200—1000 м. Наиболее низкое положение верхней лесной границы (на 1000 м ниже, чем в настоящее время) наблюдалось в послеледниковый период (10—11 тыс. лет назад), когда вся территория выше 900—1000 м была занята субальпийскими и альпийскими лугами и обследованные нами массивы были частью высокогорных хребтов. В предбореальный и бореальный периоды (9—7 тыс. лет назад) произошло постепенное смещение границы леса вверх примерно до высоты 1300—1400 м над ур. моря, а в атлантическом периоде амплитуда ее поднятия составила не менее 1000 м за 1300 лет. Относительно современного положения граница леса была выше примерно на 300 м и большинство некрупных изолированных массивов были лесными. В результате похолодания в суббореальный период (4—3 тыс. лет назад) она спустилась не менее чем на 700 м. Высокогорная растительность сформировалась вновь. Ее площадь была в тот период больше, а степень изолированности меньше, чем в настоящий. Со второй половины суббореала начинается длительный процесс поднятия растительных поясов, который продолжается до настоящего времени, периодически прерываясь нис-

ходящими миграциями растительности. Наконец, в последнее тысячелетие рассматриваемые высокогорные массивы были преимущественно изолированы от более крупных массивов и хребтов, и скорость роста неполночленности сообществ была функцией их площади. Каковы же итоги этого процесса?

Сопоставление значений BD фитоценозов наиболее крупного массива — Лагонакского нагорья (2,07—2,28) — и фитоценозов неизолированных массивов Западного Кавказа (2,21±0,03) (Акатов, 1995б; табл. 2.) не позволяет выявить существенных различий, т.е. степень их неполночленности примерно одинакова. Это свидетельствует о том, что размер метапопуляций растений достаточно велик, чтобы за счет обмена особями локальных популяций компенсировать их вымирание в том или ином фитоценозе данного массива. Соответственно площадь около 200 км² можно считать достаточной для сохранения в условиях высокогорий популяций большинства сосудистых растений в течение длительного по продолжительности срока.

Метапопуляции растений массивов площадью 3—40 км² состоят преимущественно из небольшого числа некрупных локальных популяций. Такие метапопуляции имеют меньше шансов существовать длительное время. Они вымирают либо в результате синхронного действия средовых факторов (климатических флуктуаций, эпифитотий и др.), либо случайного нарушения баланса между процессами иммиграции и вымирания локальных популяций (Гилпин, 1989; Hanski et al., 1996). В результате снижения общего числа видов, обитающих на высокогорных массивах (т.е. видового фонда), наблюдается снижение интенсивности обмена фитоценозов видами. Как следует из табл. 1, результатом этого процесса является рост степени неполночленности некоторых фитоценозов. Поэтому фитоценозы средних по размерам массивов характеризуются наибольшим варьированием значений BD (от 1,75 до 2,47). Неравномерность роста степени неполночленности сообществ может быть связана с особенностями их пространственного распределения, стохастичностью процессов иммиграции и вымирания видов, а также с различной чувствительностью много- и маловидовых сообществ к нарушению баланса этих процессов. В предыдущих работах было показано, что между видовой емкостью и неполночленностью альпийских и субальпийских фитоценозов наблюдается положительная корреляция (Акатов, 1995а, 1995б; Акатов, в печати). Из рисунка следует, что такая зависимость имеет место и у фитоценозов средних по размеру изолированных высокогорных массивов. Если допустить, что первоначально они имели те же значения BD , что и сообщества неизолированных либо крупных массивов, то можно определить число утраченных ими видов. Как следует из результатов расчетов, фитоценозы с $S_{16} > 30$ видов утратили примерно 11—26% своего видового состава, в то время



Соотношение между значениями BD и S_{16} у фитоценозов субальпийских среднетравных лугов высокогорных массивов площадью 3–40 км² ($r = -0,592$; $r^2 = 0,350$;
 $BD = -0,20S_{16} + 2,632$)

как видовое богатство трех из четырех исходно более бедных фитоценозов (с $S_{16} = 22–29$ видам) осталось неизменным, соответствующим условиям среды.

Субальпийские виды на наиболее малых по площади массивах (0,01–3 км²) представлены преимущественно простыми популяциями, имеющими относительно небольшую численность и, соответственно, высокую вероятность локального вымирания в результате стохастичности условий среды или их демографической структуры (Шаффер, 1989). Все фитоценозы этих массивов характеризуются низкой степенью полноты (BD = 1,58–1,76). Они потеряли примерно 26–40% видов.

Сравним результаты нашего анализа с результатами исследований, выполненных в других горных системах мира. Работ по оценке влияния площади и изолированности на формирование горных или высокогорных сообществ растений в целом немного (Simpson, 1975; Billing, 1977; Riebesell, 1982; Hadley, 1987; White, Miller, 1988; Onipchenko, Semenova, 1995). Во всех из них отмечается наличие корреляции между площадью изолированных высокогорных или верхнегорных массивов и числом произрастающих на них видов растений. Однако, как отмечалось в начале статьи, такая зависимость может быть связана не только с островным эффектом, но и с другими причинами. Изучение верхнегорных елово-пихтовых лесов десяти массивов Южных Аппалачей (White, Miller, 1988) привело к выводу, что разнообразие местообитаний и некоторые другие факторы в той же степени или даже сильнее, чем площадь, определяют видовое богатство. Что касается фактора изолированности, то выводы, сделанные авторами о его роли, еще более неопределенны. Так, K. Hadley (1987), рассмотрев распределение альпийских растений по высокогорным массивам Скалистых гор (Северная Америка), нашел высокую отрицательную корреляцию между видовым богатством массивов и их удаленностью от ближайшего массива. J. Riebesell (1982) делает вывод, что процессы иммиграции игра-

ют важную роль в формировании альпийских сообществ Andirondack Mountains, и что эти сообщества не являются реликтовыми. По его мнению, транспортировка диаспор растений осуществляется преимущественно птицами или млекопитающими. Напротив, В. Simpson (1975), исследовавший видовое разнообразие растений парамона севере Анд, отметил более сильную его зависимость от изолированности сообществ в плейстоцене, чем в настоящее время. P. White и R. Miller (1988) выявили слабую положительную связь между видовым богатством елово-пихтовых лесов и дистанцией между хребтами Южных Аппалачей, что противоречит теории равновесия. W. Billing (1977) отметил неравновесность альпийских флор массивов Great Basin. В двух последних работах делается предположение, что иммиграция видов из сообществ, расположенных на более низких высотах, имеет большее значение для формирования сообществ, чем обмен видами между сообществами одного типа.

Межценоотические миграции играют значительную роль и на Кавказе. Так, сообщества субальпийских среднетравных лугов, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию “миграционного коридора” для альпийских видов, примерно на 16% определяют видовое богатство альпийских фитоценозов (Акатов, 1997). Принимая во внимание переходный характер и соответственно более низкую специфичность видового состава субальпийских сообществ по сравнению с альпийскими, можно предположить их значительную зависимость от миграции видов из высокогорных и лесных сообществ верхнего предела леса. Причем эта зависимость должна быть тем сильнее, чем меньше размер сообщества-изолята, так как влияние на видовое богатство небольших по размеру изолятов оказывают также “экотонный эффект” и “масс-эффект” — поселение видов в местообитаниях, где не обеспечивается самоподдержание их популяций (Mader, 1984; Shmida, Wilson, 1985). Проникновение в сообщества видов смежных сообществ сдерживает рост степени их неполноты. Возможно поэтому значение BD фитоценоза наименьшего по размеру массива (хребет Бзыке) не только не меньше, но даже несколько превышает значения этого параметра у фитоценозов более крупных массивов (табл. 1). И все же, как свидетельствуют результаты данного исследования, интенсивность такого рода миграций оказалась недостаточной для предотвращения снижения видового богатства субальпийских сообществ небольших по размеру изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа.

Работы проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Грант № 97–04–48360.

Авторы благодарят Т.Г. Ескину и В.А. Алексева за помощь при сборе фактического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В.* Пятнистое распределение альпийских растений Западного Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 11. С. 34—44.
- Акатов В.В.* Факторы варьирования флористического богатства сообществ альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа // Экология. 1995а, № 1. С. 29—35.
- Акатов В.В.* Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Бот. журн. 1995б. Т. 80, № 4. С. 49—64.
- Акатов В.В.* Видовая емкость и размер видового фонда колонизации высокогорных фитоценозов Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997а. Т. 102, вып. 5. С. 72—79.
- Акатов В.В.* Роль межценоотических миграций растений в формировании альпийских фитоценозов Западного Кавказа // Бот. журн. 1997б. Т. 82, № 10. С. 111—120.
- Акатов В.В.* Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов // Бот. журн. (в печати).
- Венецкий И.Г., Венецкая В.И.* Основные математико-статистические понятия и формулы в экономическом анализе: Справочник. М., 1979. 447 с.
- Гиллин М.Е.* Пространственная структура и жизнеспособность популяции // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.
- Квавадзе Э.В.* Актюпалинологические аспекты био-стратиграфии и палеогеографии голоцена горных регионов Закавказья // Автореф. дис. ... д-ра геол.-мин. наук. Тбилиси, 1990. 49 с.
- Квавадзе Э.В., Ефремов Ю.В., Букреева Т.Ф., Акатов В.В.* Палинологическая характеристика серии озерных и болотных отложений голоцена в истоках р. Закан (Западный Кавказ) // Сообщения Академии наук Грузии. 1994. Т. 150, № 1. С. 177—184.
- Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П.* Растительность и климат голоцена Абхазии. Тбилиси, 1989. 138 с.
- Лакин Т.Ф.* Биометрия. М., 1980. 293 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М., 1983. 296 с.
- Раменский Л.Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестн. опытного дела. Воронеж, 1924. С. 37—73.
- Семагина Р.Н.* К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. М., 1992. (Деп. ВИНТИ № 2831-В 2).
- Симберлофф Д.С.* Теория островной биогеографии и организации охраняемых территорий // Экология, 1982. № 4. С. 3—13.
- Симберлофф Д.С.* Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки / Пер. с англ. М., 1988. С. 60—81.
- Уилкокс Б.А.* Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М., 1983. С. 117—142.
- Шаффер М.* Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.
- Billings W.D.* Alpine phytogeography across the Great Basin // The Great Basin Naturalist Memoirs. 1977. Vol. 2. P. 105—117.
- Brown J.H.* Mammals on mountaintops: non-equilibrium insular biogeography // American Naturalist. 1971. Vol. 105. P. 464—478.
- Coleman B.D.* On random placement and species-area relations // Mathematical biosciences. 1981. Vol. 54. P. 191—215.
- Connor E.F., McCoy E.D.* The statistics and biology of the species-area relationship // American Naturalist. 1979. Vol. 113. P. 791—833.
- Hadley K.S.* Vascular alpine plant distributions within the Central and Southern Rocky Mountains, USA // Arctic and Alpine Research. 1987. Vol. 19. N 3. P. 242—251.
- Hanski I., Moilanen A., Gyllenberg M.* Minimum viable metapopulation size // The American Naturalist. 1996. Vol. 147. P. 527—541.
- Kelly B.J., Wilson J.B., Mark A.F.* Causes of species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // J. of Ecology. 1989. Vol. 77. P. 1021—1028.
- Kvavadze E.V., Efremov Y.V.* Palynological studies of the river Bezymiznka (West Caucasus) // Acta Palaeobotanic. 1994. Vol. 32(2). P. 205—214.
- MacArthur R.M., Wilson E.O.* The theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17, N 4. P. 373—387.
- MacArthur R.M., Wilson E.O.* The theory of Island Biogeography. Princeton-N.Y., 1967. 203 p.
- Mader H.J.* Animal habitat isolation by roads and agricultural fields // Biological Conservation. 1984. Vol. 29. P. 81—96.
- Onipchenko V.G., Semenova G.V.* Comparative analysis of the floristic richness of alpine communities in the Caucasus and the Central Alps // J. of Vegetation. Science. 1995. Vol. 6, N 2. P. 299—304.
- Preston F.W.* The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. Vol. 43. P. 185—215, 410—432.
- Riebesell J. F.* Arctic-alpine plants on mountaintops: agreement with island biogeography theory // The American Naturalist. 1982. Vol. 119. P. 657—674.
- Shmida A., Wilson M.* Biological determinants of species diversity // J. of Biogeography. 1985. Vol. 12. P. 1—20.
- Simpson B.B.* Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes // Paleobiology. 1975. Vol. 1. P. 273—294.
- White P.S., Miller R.J.* Topographic models of vascular plant richness in the Southern Appalachian high peaks // J. of Ecology. 1988. Vol. 76. P. 192—199.
- Wilcox B.A.* Supersaturated island faunas: a species-age relationship for lizards on post-Pleistocene islands // Science. 1982. Vol. 199. P. 996—998.

**SPECIES INCOMPLETENESS OF SUBALPINE PHYTOCENOSIS
OF ISOLATED WESTERN CAUCASUS HIGH MOUNTAINS**

V.V. Akatov, T.V. Akatova

Summary

Relationship between the area and isolation degree of high mountain and incompleteness degree of subalpine meadow phytocenosis has been analyzed. We have revealed that phytocenosis of 0,01—2,80 squared km area of the high mountain have lost about 26—40% of species diversity since their isolation due to the "Island effect".