

© В. В. Акатов

**ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ  
И ОРГАНИЗАЦИЯ ПРИРОДНЫХ РЕЗЕРВАТОВ**V. V. AKATOV. SPECIES DIVERSITY OF PHYTOCOENOSES  
AND CREATION OF NATURAL PRESERVES

На примере высокогорных фитоценозов Западного Кавказа показано, что стратегия сохранения определенного количества видов путем организации небольшого числа резерватов, включающих в себя наиболее богатые видами сообщества, в ряде случаев является менее эффективной в долгосрочном плане по сравнению с организацией большего числа резерватов, включающих в себя более бедные видами сообщества.

Согласно теории динамического равновесия островной экологии (Mac Arthur, Wilson, 1963, 1967) и динамическим моделям распределения видов (Levins, 1969; Hanski, 1982a, b), продолжительность жизни популяций растений и животных в сообществах, изолированных тем или иным способом от других сообществ того же типа, ограничена. Долговременное неблагоприятное сочетание условий среды должно привести в некоторый момент времени к вымиранию таких популяций. Скорость вымирания локальных популяций зависит от их численности, степени стохастичности физической среды и межпопуляционных взаимодействий, частоты локальных нарушений (Шаффер, 1989).

Видовое разнообразие сообществ может оставаться стабильным в течение значительного промежутка времени только в случае, если вымирание видов компенсируется их иммиграцией извне. Интенсивность обмена особями или диаспорами видов между сообществами одного типа определяется общим числом видов в регионе, способных обитать в этих сообществах (видовой фонд колонизации), и степенью их изолированности, т. е. расстоянием между ними, сходством с соседними сообществами, наличием между ними орографических, гидрологических или иных преград.

Если число видов в сообществах определяется исключительно условиями абиотической и биотической сред (т. е. соответствует видовой емкости среды), а интенсивность поступления диаспор извне и площадь сообществ столь велики, что их увеличение не приведет к увеличению числа видов на расположенных в их пределах участках определенного и значительного размера, то такие сообщества можно считать полночленными. Но экологически изолированные небольшие по площади фитоценозы могут иметь видовое разнообразие более низкое, чем соответствующее емкости среды. Это связано с относительно более высокой скоростью вымирания видов и относительно низкой скоростью их иммиграции извне. Увеличение площади и снижение степени изолированности таких сообществ приведет к увеличению числа видов на расположенных в их пределах участках определенного и значительного размера. Такие сообщества можно считать неполночленными (при разработке этих определений использовались работы: Раменский, 1924; Preston, 1962; Mac Arthur, Wilson, 1963, 1967; Margalef, 1972; Работнов, 1983; Kelly et al., 1989).

Одним из результатов антропогенного преобразования ландшафтов Земли является фрагментация — уменьшение площади и увеличение степени изолированности многих биологических сообществ, в том числе лесных, степных, болотных, высокогорных луговых и др. Можно ожидать, что в недалеком будущем большинство природных резерватов станет экологическими изолятами (островами) с ограниченным числом внешних источников колонизации (Уилкоккс, 1983). Снижение интенсивности обмена видами между сообществами резерватов и сопредельных территорий вызовет постепенное уменьшение видового разнообразия охраняемых сообществ, рост степени их неполночленности (островной эффект). В связи с данным обстоятельством в печати прошло активное обсуждение прикладных аспектов теории островной экологии. Две проблемы обсуждались при этом наиболее часто: 1) о предпочтительности

одного большого или нескольких меньших по площади резерватов (Abele, Patton, 1976; Малышев, 1980; Cole, 1981; Simberloff, Gotelli, 1984; Deshayes, Morisset, 1989; Dzwonko, Loster, 1989; Zacharias, Brandes, 1990, и др.), 2) об оптимальной форме резерватов (Diamond, 1975; Game, 1980; Blonin, Connor, 1985; Dzwonko, Loster, 1988, и др.).

Несмотря на то что фактические данные, получаемые в результате исследований видового разнообразия сообществ и числа редких видов в разных по площади и форме изолятах, пока не позволяют сформулировать общие рекомендации природоохранных мероприятий, они существенно дополнили наши знания в данной области (Симберлофф, 1982; Уилкоккс, 1983; Бигон и др., 1989). Однако до последнего времени была обойдена вниманием еще одна проблема, связанная с теорией равновесия и организацией охраняемых территорий. Дело в том, что при выборе участков под резерваты обычно отдают предпочтение тем из них, которые характеризуются наиболее высоким видовым разнообразием. Существует мнение о том, что таким образом можно существенно уменьшить подлежащие охране площади природных комплексов (Вольф, 1991). Но является ли этот способ сохранения генофонда эффективным в долгосрочном плане? Другими словами, что предпочтительнее для сохранения определенного числа видов: небольшое число охраняемых участков с высокой видовой емкостью среды и соответственно высоким видовым разнообразием или большее число участков с большей суммарной площадью, но с меньшей емкостью среды?

Для определения отдаленных последствий фрагментации необходимо изучение сообществ, длительное время являющихся изолятами. Сложность геологического строения и высокая степень расчлененности рельефа горных регионов создают условия, благоприятные для формирования экологически изолированных фитоценозов. Поэтому высокогорные сообщества являются одними из наиболее перспективных объектов для тестирования островного эффекта. Цель настоящей статьи — рассмотреть указанную выше проблему на примере растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Западного Кавказа.

### Район 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 Западного Кавказа. На основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитаний было выделено 50 фитоценозов альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей (асс. *Pediculari chroothynchae—Eritrichietum caucasicum* Minaeva 1987 (Онипченко и др., 1987)) и 32 фитоценоза субальпийских среднетравных лугов (асс. *Poa longifolii—Calamagrostietum arundinaceae* Semagina 1992 (Семагина, 1992)).

В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м<sup>2</sup>, заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким образом материала были составлены сводные списки видов отдельных фитоценозов, общие списки для альпийских (185 видов) и субальпийских (300 видов) фитоценозов, а также определены следующие показатели:

$S$  — среднее число видов сосудистых растений на площадке 16 м<sup>2</sup> для каждого фитоценоза;

$S_c$  — общее число видов, зарегистрированных на 25 площадках;

$BD = S_c/S$  — мера варьирования видового состава фитоценозов;

$R$  — доля заселенных видом альпийских или субальпийских фитоценозов, %.

### Видовое разнообразие и неполночленность фитоценозов

В связи с тем что число видов, произрастающих в пределах границ фитоценоза, всегда больше, чем на любом его участке небольшого размера, каждый вид потенци-

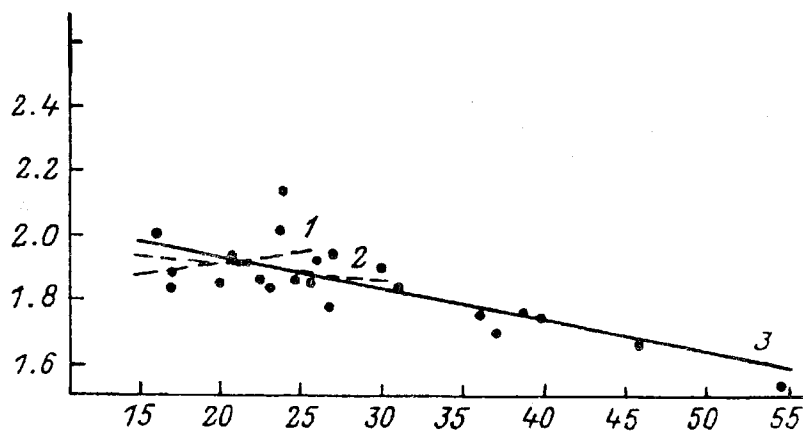


Рис. 1. Соотношение между  $BD$  и  $\bar{S}$  у фитоценозов альпийских лугов и пустошей.

Линии регрессии  $BD$  для  $\bar{S}$ , соответствующей: 1 — 16—25, 2 — 16—30, 3 — 16—55 видам. По оси абсцисс —  $\bar{S}$ ; по оси ординат —  $BD$ .

ально может произрастать на любом из этих участков, а обмен диаспорами растений между участками относительно свободный, можно считать, что их среднее видовое разнообразие ( $\bar{S}$ ) должно достаточно объективно отражать среднюю видовую емкость микробиотопов, а при условии, что анализируемые фитоценозы являются гомогенными, этот показатель может быть использован при сравнении флористической емкости равных по площади крупных участков различных фитоценозов. Если такие крупные гомогенные участки равны по площади и удалены от экотонов, то число произрастающих на них видов ( $S_c$ ) будет определяться преимущественно двумя факторами: емкостью среды и степенью неполноценности сообществ. В этом случае относительная неполноценность сообществ может быть оценена через отношение  $S_c/S$  ( $BD$ ). Чем меньше численные значения этого показателя, тем выше степень неполноценности (Акатов, 1995а, б).<sup>1</sup>

Соотношение между значениями  $BD$  и  $\bar{S}$  у фитоценозов альпийских лугов и пустошей и субальпийских среднетравных лугов показано на рис. 1 и 2. Все представленные фитоценозы расположены на территории Кавказского биосферного заповедника, а если за его пределами, то не имеют явных следов выпаса домашнего скота.

На рис. 1 показано соотношение между  $BD$  и  $\bar{S}$  у 23 альпийских фитоценозов, описанных на высокогорных массивах, либо имеющих относительно большую площадь (более 10 км<sup>2</sup>), либо слабо изолированных друг от друга. Последнее предполагает, что они связаны между собой «коридорами» высокогорной травянистой растительности, а если и разделены участком леса, то ширина этого участка не превышает 100 м. Как видно, это соотношение характеризуется высокой отрицательной корреляцией ( $r = -0.80$ ,  $P \leq 0.01$ ;  $BD = -0.01\bar{S} + 2.13$ ). Дополнительно были рассчитаны коэффициенты корреляции и уравнения регрессии для части альпийских фитоценозов с  $\bar{S} = 16—25$  ( $r = 0.18$ ,  $BD = 0.005\bar{S} + 1.81$ ), а также  $\bar{S} = 16—30$  видов ( $r = -0.21$ ,  $BD = -0.004\bar{S} + 2.0$ ). Они свидетельствуют об отсутствии существенной связи между  $BD$  и  $\bar{S}$  у фитоценозов с невысокой видовой емкостью.

На рис. 2 показано соотношение между  $BD$  и  $\bar{S}$  у трех групп субальпийских фитоценозов. Первая группа (рис. 1, а) включает в себя 30 фитоценозов, характеризующихся теми же особенностями расположения, что и альпийские. Между  $BD$  и  $\bar{S}$  имеет место отрицательная корреляция ( $r = -0.60$ ,  $P \leq 0.01$ ;  $BD = -0.016x + 2.73$ ). Вторая группа является частью первой и включает в себя 6 субальпийских фитоце-

<sup>1</sup> Другими словами, если степень изолированности фитоценоза увеличится, а скорость иммиграции видов соответственно снизится, то это вызовет снижение общего числа видов в фитоценозе (островной эффект). Однако на отдельных его участках небольшого размера количество видов (альфа-разнообразие —  $S$ ) скорее всего останется прежним либо изменится незначительно. В результате произойдет снижение значения  $S_c/S = BD$ . Таким образом, чем меньше величина  $BD$ , тем выше степень неполноценности фитоценоза в целом.

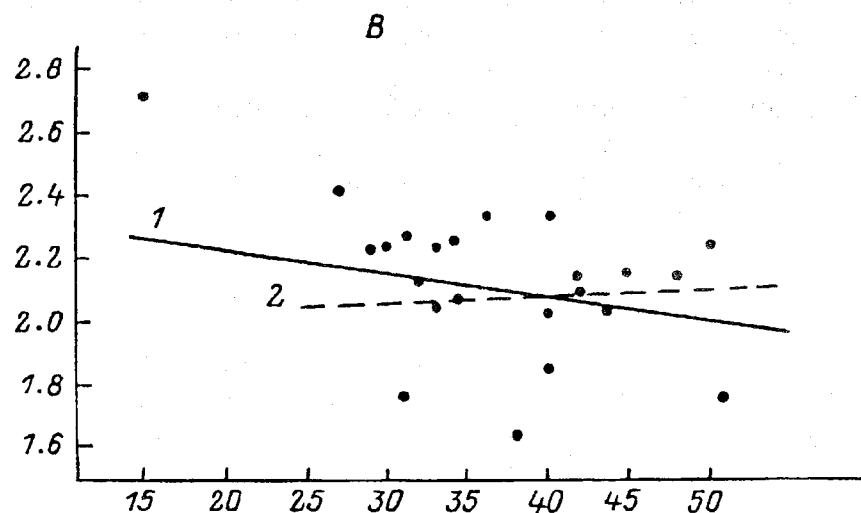
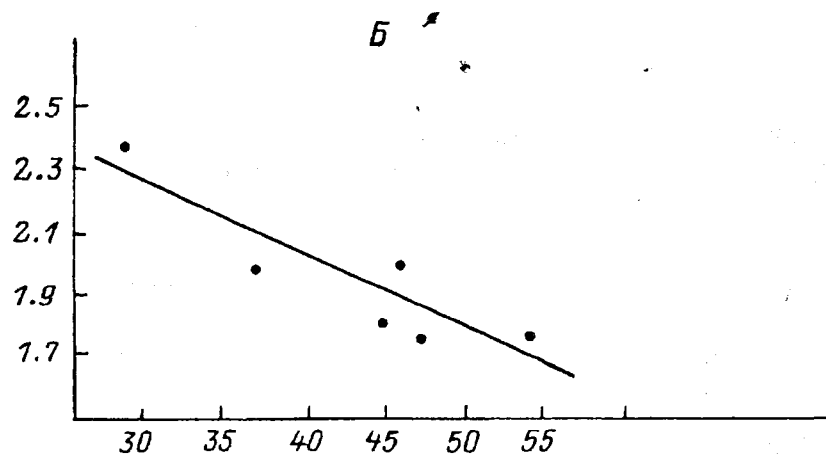
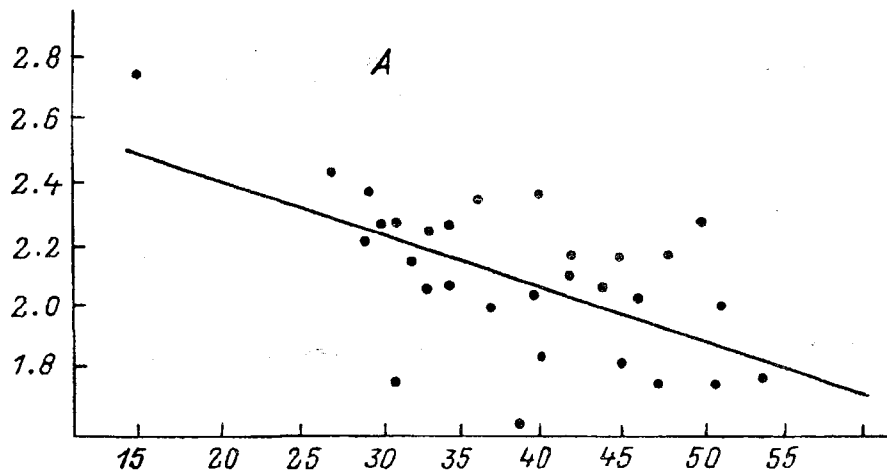


Рис. 2. Соотношение между  $BD$  и  $\bar{S}$  у фитоценозов субальпийских среднетравных лугов.

А — у всех анализируемых фитоценозов; Б — у фитоценозов г. Большой Тхач; В — у фитоценозов, кроме расположенных на г. Большой Тхач (линии регрессии  $BD$  для  $S = 15-50$  (1) и  $25-50$  (2) видов). По осям абсцисс —  $S$ ; по осям ординат —  $BD$ .

нозов г. Большой Тхач (бассейн р. Белая) (рис. 2, Б). Этот высокогорный массив хотя и не является абсолютно изолированным, но представляет собой оконечность узкого высокогорного хребта (Передового), связанного с соседним Боковым хребтом еще более узким перешейком. Поэтому степень изолированности этих фитоценозов в среднем несколько выше, чем других. Соотношение  $BD$  и  $S$  характеризуется

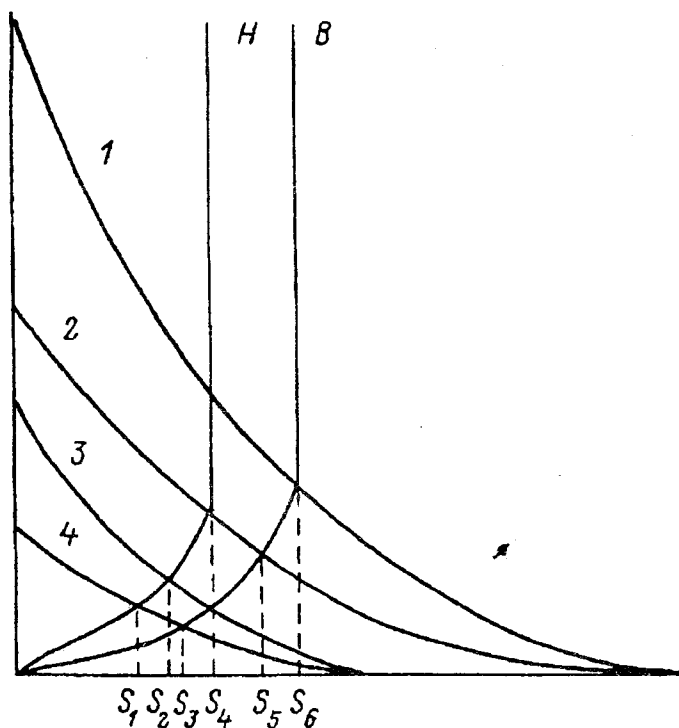


Рис. 3. Графическая модель, иллюстрирующая зависимость числа видов в сообществах с различной видовой емкостью от интенсивности обмена между этими сообществами особями или диаспорами видов.

1—4 — кривые скорости иммиграции видов в сообщества, соответствующие высокому (1), среднему (2), низкому (3) или очень низкому (4) уровням интенсивности обмена особями или диаспорами видов между этими сообществами; *H*, *B* — кривые скорости локального выпадения видов для сообществ с низкой (*H*) и высокой (*B*) видовой емкостью. Число видов в сообществах ( $S_1 \dots S_n$ ) устанавливается в точке пересечения кривых локального выпадения и иммиграции видов. По оси абсцисс — число видов; по оси ординат — скорость.

высокой отрицательной корреляцией ( $r = -0.87$ ,  $P \leq 0.01$ ;  $BD = -0.024S + 3.0$ ), а фитоценозы с относительно высокими значениями  $S$  (45—55 видов) имеют в среднем меньшие значения  $BD$ , чем аналогичные фитоценозы третьей группы. Она включает в себя оставшуюся часть (24) суб-

альпийских фитоценозов (рис. 2, *B*). Для них характерна низкая статистически недостоверная отрицательная корреляция:  $r = -0.17$ ,  $BD = -0.007S + 2.37$ . В случае исключения из этой группы фитоценоза, расположенного на г. Алоус (его координаты:  $S = 15$ ,  $BD = 2.73$ ), коэффициент корреляции становится положительным и еще более низким:  $r = 0.05$ ,  $BD = 0.002S + 2.02$ .

Таким образом, результаты анализа фактического материала показывают: 1) между  $S$  и  $BD$  сообществ может иметь место отрицательная корреляция, которая свидетельствует о том, что уровень неполночленности сообществ при определенных обстоятельствах растет с увеличением емкости среды и видового богатства фитоценозов (иные объяснения снижения  $BD$  на оси  $S$  или  $S_c$  были рассмотрены и признаны менее убедительными ранее: Акатов, 1995б); 2) данная зависимость наблюдается у фитоценозов с видовой емкостью выше некоторой пороговой величины, что позволяет рассматривать фитоценозы с более низкой видовой емкостью как в среднем полночленные; 3) пороговая величина тем ниже, а степень неполночленности тем выше, чем выше степень изолированности фитоценозов.

У альпийских фитоценозов неполночленность начинает проявляться после превышения емкости ( $S$ ), соответствующей примерно 30 видам. У субальпийских фитоценозов, относящихся к третьей группе, пороговый уровень расположен скорее всего за пределами  $S$ , равной 50 видам, а у относительно более изолированных фитоценозов г. Большой Тхач он соответствует примерно 40—45 видам.

Выявленный рост уровня неполночленности сообществ на градиенте роста емкости среды, вероятнее всего, связан с недостаточной интенсивностью обмена диаспорами растений между ними. Для объяснения данного феномена был предложен новый вариант графической модели теории равновесия (Акатов, 1995б), отличающийся от исходного двумя моментами (рис. 3).

1. Кривые скорости локального вымирания видов для островов с различной площадью заменены на кривые, построенные по тому же принципу для сообществ с одинаковой площадью, но с различной видовой емкостью. С увеличением числа видов в сообществе средний размер популяций уменьшается, а интенсивность межвидовой конкуренции и вероятность конкурентного исключения возрастают, что ведет к росту скорости локального выпадения видов. При одинаковом числе видов в фитоценозах и соответственно одинаковом среднем размере популяций вероятность локального

выпадения видов выше, когда условия среды менее благоприятны (Шаффер, 1989). Поэтому кривая скорости локального выпадения видов для фитоценоза с низкой видовой емкостью расположена над кривой для фитоценоза с высокой видовой емкостью. Это положение согласуется с предсказанием «С» теории равновесия (Mac Arthur, Wilson, 1963 : 377): «Если остров имеет меньшую площадь, более суровый климат (или другую причину более высокой скорости вымирания), то кривая вымирания будет выше, а число видов на острове меньше».

2. Форма этих кривых изменена таким образом, что после достижения фитоценозом видového богатства, соответствующего видовой емкости, дальнейшее увеличение скорости иммиграции не приведет к увеличению в нем числа видов, т. е. предполагается существование верхнего предела видového разнообразия, который был теоретически обоснован R. Margalef (1972).

Графическая модель показывает, как изменяется число видов в сообществах с различной видовой емкостью при изменении интенсивности миграционных процессов. Рассмотрим три ситуации.

1. Предположим, что интенсивность миграций изменяется от высокого до среднего уровня; фонд колонизации остается прежним. Из модели следует, что сообщество  $H$  (с низкой видовой емкостью) является полночленным при высокой интенсивности миграционных процессов и останется таковым, если их интенсивность снизится до среднего уровня ( $S_4$ ). Соответственно число видов в сообществе  $H$  при этом не изменится. Сообщество  $B$  (с высокой видовой емкостью) является полночленным при высокой интенсивности обмена диаспорами ( $S_6$ ), но при ее снижении до среднего уровня потеряет часть видов и станет неполночленным ( $S_5$ ).

2. Интенсивность обмена диаспорами между сообществами изменяется от высокого или среднего до низкого или очень низкого уровня; фонд колонизации уменьшается более чем в 2 раза. При этом сообщество  $B$  потеряет большее число видов ( $S_6(S_5) - S_4(S_3)$ ), чем сообщество  $H$  ( $S_4 - S_2(S_1)$ ), но доля утерянных видов в обоих сообществах будет примерно равной.

3. Интенсивность миграционных процессов снижается от низкого до очень низкого уровня. В этом случае видовое разнообразие сообщества  $B$ , составляющее около 75 % обедненного фонда колонизации, снизится в меньшей степени (от  $S_4$  до  $S_3$ ), чем разнообразие сообщества  $H$  (от  $S_2$  до  $S_1$ ).

### Видовое разнообразие и размер фонда колонизации фитоценозов

Соотношение между видовым разнообразием (емкостью) и размером видového фонда колонизации имеет значение по двум причинам.

1. При построении графической модели предполагалось, что размер фонда колонизации для сообществ с различной емкостью является одинаковым. Но так ли это на самом деле?

2. Если фонд колонизации маловидовых сообществ значительно ниже такового многовидовых, то, как бы ни была велика суммарная площадь маловидовых сообществ, их заповедание не позволит сохранить весь набор видов, обитающих в сообществах этого типа.

Соотношение видového разнообразия и размера фонда колонизации сообществ определяли путем анализа зависимости видového сходства сообществ от их среднего видového разнообразия. Предположим, что независимо от емкости все фитоценозы определенной группы имеют видовой фонд, равный  $S$ , любой вид из  $S$  характеризуется случайным распределением, и вероятность его нахождения в любом фитоценозе зависит только от видového богатства этих фитоценозов ( $S_c$ ) и равна  $S_c/S$ . Тогда ожидаемое число общих видов у фитоценозов с  $S_{c1}$  и  $S_{c2}$  будет равно  $S_{c1}S_{c2}/S$ , а коэффициент сходства Сьеренсена может быть записан следующим образом:

$$K_s = \frac{2S_{c1}S_{c2}}{S(S_{c1} + S_{c2})} \quad (1)$$

Заменив  $S_{c1}$  и  $S_{c2}$  на  $\bar{S}_c$ , получим

$$K_s = \frac{\bar{S}_c}{S} \quad \text{или} \quad S = \frac{1}{K_s} \cdot \bar{S}_c \quad (2)$$

Таким образом, если все фитоценозы независимо от емкости будут иметь равный фонд колонизации ( $S = \text{const}$ ), то значения  $K_s$  будут расти или снижаться пропорционально росту или снижению  $S_c$ , а соответственно и средней видовой емкости сравниваемых фитоценозов ( $\bar{S}$ ).

Теперь обозначим видовой фонд, среднее сходство и богатство маловидовых фитоценозов как  $S'$ ,  $K_s'$  и  $\bar{S}_c'$ , а многовидовых —  $S''$ ,  $K_s''$  и  $\bar{S}_c''$ . Тогда

$$S' = \frac{1}{K_s'} \cdot \bar{S}_c' \quad \text{и} \quad S'' = \frac{1}{K_s''} \cdot \bar{S}_c''$$

Эти два уравнения позволяют получить выражение, необходимое для определения соотношения размеров видовой фондов фитоценозов с различной видовой емкостью:

$$S' = \frac{K_s'' \cdot S_c'}{K_s' \cdot S_c''} \cdot S'' = \frac{K_s'' \cdot BD' \cdot \bar{S}'}{K_s' \cdot BD'' \cdot \bar{S}''} \cdot S'' \quad (3)$$

Все описанные фитоценозы были ранжированы в порядке возрастания значений  $\bar{S}$ . Сходство определялось между теми из них, которые имели максимально близкие значения  $\bar{S}$ , но располагались на разных высокогорных массивах. При расчете коэффициентов не учитывались виды с  $R = 81-100\%$ . Они присутствуют почти во всех фитоценозах и практически не участвуют в круговороте видов. Однако в силу того, что их доля в маловидовых фитоценозах выше, чем во многовидовых, они в определенной степени завышают сходство между маловидовыми фитоценозами. Общее число таких видов в альпийских фитоценозах равно 16. Маловидовые фитоценозы в среднем содержат по 14 видов, фитоценозы со средним и высоким разнообразием — по 15 видов. В видовом фонде субальпийских фитоценозов их общее число равно 23. Фитоценозы с низким видовым разнообразием в среднем содержат по 16 видов, со средним разнообразием — 20, высоким — 22.

На рис. 4 показано соотношение между значениями видовой емкости ( $K_s$ ) и средней видовой емкостью ( $\bar{S}$ ) сравниваемых фитоценозов. Оно характеризуется достоверной для 1 %-ного уровня значимости положительной корреляции (у альпийских фитоценозов:  $r = 0.534$ ,  $K_s = 0.82\bar{S} + 15.8$  (рис. 4, А); у субальпийских:  $r = 0.547$ ,  $K_s = 0.60\bar{S} + 7.86$  (рис. 4, Б)). Значения  $BD$  можно определить, используя приводимые ранее уравнения регрессии:  $BD_A = -0.010\bar{S}_A + 2.13$  (рис. 1) и  $BD_{CA} = -0.016\bar{S}_{CA} + 2.73$  (рис. 2, А). Так как при расчете  $K_s$  не учитывались виды с  $R = 81-100\%$ , то вместо величины  $S_c$  во всех случаях использовалась величина  $(S_c - n)$ , где  $n$  — число видов с  $R = 81-100\%$ .

Расчеты показывают, что у альпийских фитоценозов с емкостью, соответствующей 17 и 34 видам, фонд колонизации, включающий виды с  $R = 1-80\%$ , составляет 54 и 89 % фонда фитоценозов с максимальной емкостью (51 вид). Если предположить, что видовой фонд сообществ с высоким видовым разнообразием примерно равен общему числу видов, зарегистрированных в сообществах этого типа (185 видов), то в маловидовых сообществах способны произрастать 91 вид с  $R = 1-80\%$  и 16 видов с  $R = 81-100\%$ . Это составляет 58 % общего фонда колонизации. Фонд сообществ с  $\bar{S}$ , соответствующей 34 видам, составляет соответственно 90 % общего фонда. У субальпийских фитоценозов с  $\bar{S}$ , соответствующей 20 и 36 видам, фонд колонизации составляет 85 и 99 % от общего фонда колонизации многовидовых фитоценозов (с

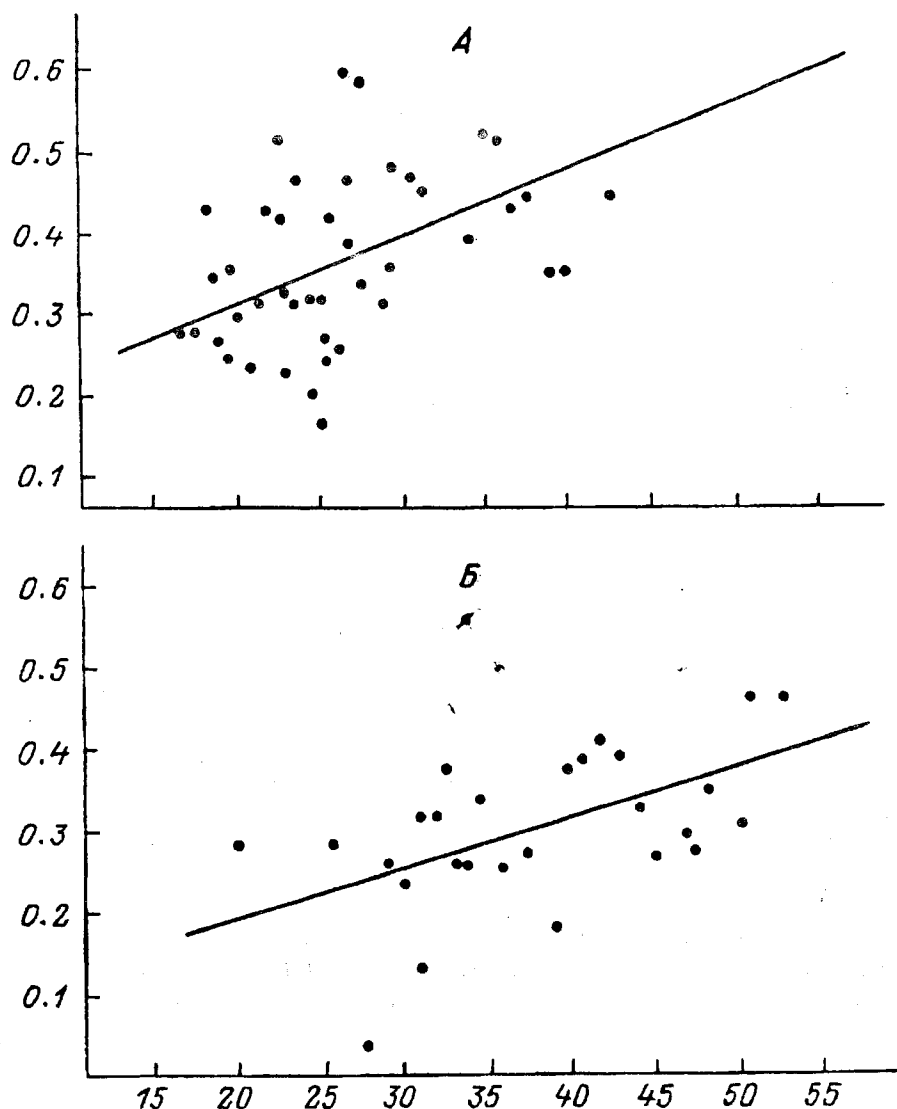


Рис. 4. Соотношение между значениями  $K_S$  и  $\bar{S}$  у фитоценозов альпийских лугов и пустошей (А) и субальпийских среднетравных лугов (Б).

По осям абсцисс —  $\bar{S}$ ; по осям ординат —  $K_S$ .

$\bar{S} = 53$ ). Отметим, что из общего числа видов, произрастающих в альпийских и субальпийских сообществах, 32 % (в обоих случаях) зарегистрировано только в 1—3 альпийских и 1—2 субальпийских фитоценозах, т. е. является случайным для этих типов сообществ.

Таким образом, практически все (за исключением некоторых случайных) субальпийские виды, произрастающие в сообществах с высоким видовым разнообразием, потенциально способны произрастать в сообществах с низким, а альпийские — в сообществах со средним видовым разнообразием. Большинство альпийских видов может произрастать также в сообществах с низким разнообразием. Кроме того, если абсолютный размер видового фонда у маловидовых сообществ все же меньше, чем у многовидовых, то относительный его размер ( $S/S$ ) у первых более чем в 1.5—2.0 раза больше, чем у вторых (в 1.76 раза у альпийских и в 2.34 раза у субальпийских). Этот фактор должен оказывать влияние на скорость иммиграции видов и обуславливать более высокую устойчивость маловидовых (т. е. с меньшей видовой емкостью) сообществ к нарушению миграционных процессов.



## Видовое разнообразие фитоценозов и выделение новых охраняемых территорий

Применительно к выделению новых охраняемых территорий сделанные выше выводы означают следующее.

В том случае, если новые заповедники или национальные парки предполагается создавать в регионе с ненарушенным или относительно мало нарушенным растительным покровом, сформированным преимущественно полночленными сообществами, и по прогнозу в будущем степень его нарушенности возрастет, но не очень существенно (ситуация 1), то для сохранения определенного числа видов предпочтительнее заповедовать не один участок (или малое число участков) с наиболее высоким видовым разнообразием, а большее число более бедных видами участков со средним или несколько выше среднего разнообразием. Напротив, в случае, если новые природные резерваты предполагается создавать в регионе с сильно нарушенным биоценотическим покровом и существенно обедненной флорой и фауной (ситуация 3), то для сохранения определенного числа видов предпочтительнее выделять меньшее число участков с более высоким видовым богатством, чем большее число менее богатых видами участков. (Данное предсказание требует фактического подтверждения.)

Что касается ситуации 2, когда новые природные резерваты предполагается создавать в регионе с мало нарушенным биоценотическим покровом, но по прогнозу в будущем степень его нарушенности существенно возрастет, а фонд колонизации снизится в результате регионального вымирания видов, то предсказания графической модели кажутся менее определенными. Так как доля утерянных видов в обоих типах сообществ ожидается одинаковой, абсолютное число таких видов в одном богатом сообществе окажется тем же самым, что и в двух нескольких более бедных сообществах с общим числом видов, соответствующим богатому. Однако существует ряд других аргументов против заповедания небольшого числа богатых видами сообществ.

1. Большее число заповеданных участков создаст дополнительные возможности для естественной или искусственной реколонизации видов в случае их вымирания на одном или нескольких из них (Уилкоккс, 1983; Бигон и др., 1989; Шаффер, 1989).

2. Так как специфичность видового состава сообществ обычно невысока, значительная его часть может быть обусловлена миграциями организмов из соседних сообществ других типов. Например, сообщества субальпийских среднетравных лугов, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию «миграционного коридора» для альпийских видов, примерно на 16 % определяют видовое богатство альпийских фитоценозов. Соответственно уничтожение субальпийских лугов в результате перевыпаса должно привести к снижению видового богатства альпийских фитоценозов даже без непосредственного на них воздействия. Последствия разрушения окружающих биоценозов зависят от степени специфичности видового состава охраняемых сообществ, а она, например, ниже в альпийских сообществах с высоким видовым разнообразием, чем с низким. В том случае, когда более высокое видовое богатство одних сообществ по сравнению с другими того же типа обусловлено большим участием в их формировании видов, характерных для соседних сообществ, богатые сообщества будут более уязвимыми к нарушению межценотических миграций, чем бедные.

3. Сложные сообщества преимущественно менее устойчивы к внешнему, неприродному вмешательству, чем простые (см. обзоры: Уатт, 1971; Василевич, 1983; Бигон и др., 1989).

### Заключение

Итак, результаты анализа соотношения степени неполночленности, видового фонда колонизации и видового разнообразия высокогорных фитоценозов Западного Кавказа, а также ряд других аргументов свидетельствуют о том, что стратегия

сохранения определенного количества видов путем организации небольшого числа резерватов, характеризующихся наиболее высоким видовым разнообразием, возможно, предпочтительна экономически, но чаще, особенно когда объектом охраны являются слаботрансформированные сообщества, может оказаться менее эффективной в долгосрочном плане по сравнению с организацией большего числа более бедных видами резерватов.

В завершение необходимо обратить внимание на три обстоятельства, ограничивающих значение сделанных выводов. 1. Они сделаны на основе изучения растительных сообществ. Для того чтобы рекомендации были более обоснованными, необходимы исследования других компонентов биоценозов. 2. Предполагалось, что объектом охраны является какой-то один определенный тип сообщества, различные варианты которого отличаются альфа-разнообразием. 3. Рекомендации основываются на предположении о том, что целью организации новых природных резерватов является сохранение максимального количества видов без учета их относительной эволюционной ценности. В том случае, если целью охраны являются конкретные (редкие, эндемичные, реликтовые) виды или их группы, необходимо учитывать и другие критерии, в том числе характер распределения таких видов на градиенте видовой емкости среды.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В. В.* Факторы варьирования флористического богатства сообществ альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа // *Экология*. 1995а. № 1. С. 29—34.
- Акатов В. В.* Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // *Бот. журн.* 1995б. Т. 80. № 4. С. 49—64.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.
- Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
- Вольф Э. К.* Спасение редких биологических видов // *Мир на ладони*. 1991. Т. 2. № 2. С. 12—21.
- Мальшев Л. И.* Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // *Журн. общ. биол.* 1980. Т. 41. № 3. С. 338—349.
- Онпиченко В. Г., Минаева Т. Ю., Работнова М. В.* К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Деп. в ВИНТИ, № 1675-В-87. М., 1987. 32 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. Р.* К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. Деп. в ВИНТИ, № 2831-В2. М., 1992. 22 с.
- Симберлофф Д. С.* Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // *Экология*. 1982. № 4. С. 37—73.
- Уатт К.* Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. М., 1971. 463 с.
- Уилкоккс 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.
- Abele L. G., Patton W. K.* The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans // *J. Biogeogr.* 1976. N 3. P. 35—47.
- Blonin M. S., Connor E. F.* Is there a best shape for nature reserves? // *Biol. Conserv.* 1985. N 32. P. 277—288.
- Cole B. J.* Colonizing abilities, island size, and the number of species on archipelagos // *Amer. Natur.* 1981. Vol. 117. P. 629—638.
- Deshaye J., Morisset P.* Species-area relationships and the SLOSS effect in a subarctic archipelago // *Biol. Conserv.* 1989. N 48. P. 265—276.
- Diamond J. M.* The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves // *Biol. Conserv.* 1975. N 7. P. 129—146.

*Dzwonko Z., Loster S.* Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // *Vegetatio*. 1988. Vol. 76. P. 15—27.

*Dzwonko Z., Loster S.* Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills // *Oikos*. 1989. Vol. 56. P. 77—86.

*Game M.* Best shape for nature reserves // *Nature*. 1980. Vol. 287. P. 630—632.

*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. Fennici*. 1982b. Vol. 19. N 1. P. 1—15.

*Kelly B. J., Wilson J. B., Mark A. F.* Causes of the species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // *J. Ecol.* 1989. Vol. 77. P. 1021—1028.

*Levins R.* Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 1969. Vol. 15. P. 237—240.

*Mac Arthur R. M., Wilson E. O.* An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. 1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387.

*Mac Arthur R. M., Wilson E. O.* The theory of Island Biogeography. Princeton; N. Y.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

*Margalef R.* Homage to Evelyn Hutchinson: or why there is an upper limit to diversity // *Trans. Connecticut Acad. Arts. Sci.* 1972. N 44. P. 211—235.

*Preston F. W.* The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. 1962. N 13. P. 185—215, 410—432.

*Simberloff D., Gotelli N.* Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone // *Biol. Conserv.* 1984. N 29. P. 27—46.

*Zacharias D., Brandes D.* Species-area — relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany // *Vegetatio*. 1990. Vol. 88. P. 21—29.

Кавказский государственный  
биосферный заповедник  
Майкоп

Получено 10 II 1997

#### SUMMARY

Analysis of species richness, degree of species unsaturation and species pool of high mountain phytocoenoses in the Western Caucasus shows that the strategy of preservation of definite species number by creation of a few preserves with communities maximally rich by species composition, in certain cases is less effective in long-term aspect than the organization of numerous preserves containing communities less rich in species composition.