

ВЛИЯНИЕ ОСТРОВНОГО ЭФФЕКТА НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ФИТОЦЕНОЗОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЯН ЗАПАДНОГО КAVKAZA (БАССЕЙНЫ РЕК БЕЛАЯ И МАЛАЯ ЛАБА)

Т. Г. Ескина.

В настоящее время происходит усиление антропогенной фрагментации ландшафтов – сокращение площадей первоначально более крупных природных территорий и увеличение степени изоляции возникающих на их месте «островов» (Малышев, 1980; Уилкоккс, 1983; Бигон и др., 1989). Снижение интенсивности обмена видами между такими сообществами вызовет постепенное уменьшение видового богатства, рост степени их неполноценности (островной эффект). Данное обстоятельство привлекает внимание к прикладным аспектам островной экологии, основу которой составляет теория динамического равновесия Мак-Артура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1963, 1967). Однако, несмотря на важность проблемы, вопросы – насколько правомерна теория равновесия и какова ее значимость для природоохранной практики, – до настоящего времени остаются открытыми (Симберлофф, 1982, 1988; Williamson, 1989; Doak, Mills, 1994).

Исследования в области островной экологии представляют первоочередной интерес при организации новых природных резерватов. При увеличивающихся масштабах антропогенного воздействия необходимость их создания очевидна, причем, наряду с крупными ООПТ, предпочтение будет отдаваться сетям небольших резерватов (Дзыбов, 1986; Ливеровская, 1990; Соколов и др., 1990; Литвицкая, 1993; Черпаков и др., 1995; Акатов, 1996). А влияние островного эффекта на формирование горных фитоценозов в настоящее время изучено недостаточно (Simpson, 1974; Riebesell, 1982; White, Miller, 1988 и др.). На Большом Кавказе подобные исследования фитоценозов среднетравных субальпийских и низкотравных альпийских лугов проводились В. В. Акатовым (1995, 1999). Целью настоящей работы является изучение влияния островного эффекта на видовое богатство меньших по площади полянных сообществ.

Материал и методика.

Обследование полян проводилось на территории Кавказского заповедника на 9 горных массивах и хребтах в бассейнах рек Белая (хр. Ду-ду-гуш, хр. Пшекиш, г. Абаго, хр. Пастбище Абаго) и Малая Лаба (г. Ятыргварга, хр. Сергиев Гай, хр. Магишо, г. Цахвоа). Было обследовано 44 поляны, на которых выполнено описание 51 полянного фитоценоза. Обследованные поляны расположены на высоте от 730 до 2100 м н. у. м. и имеют площадь от 0,3 до 30 га.

Оценка степени влияния островного эффекта на видовое богатство со-

обществ проводилась по методике Акатова В. В. (1995, 1999). Предполагается, что, если изоляция и ограниченная площадь действительно влияют на видовое богатство фитоценозов, следует ожидать, что они будут содержать меньшее число видов, чем соответствующее емкости среды, т.е. будут неполночленными. Причем, степень их неполночленности должна отрицательно коррелировать с площадью фитоценозов и положительно – с удаленностью этих фитоценозов от потенциальных источников диаспор (других фитоценозов того же типа). Индикатором проявления островного эффекта может служить также положительная корреляция между степенью неполночленности и видовой емкостью сообществ. Кроме того, в случае, если не все виды способны длительно обитать в малых по площади изолированных фитоценозах, то размер видовой фонда меньших по площади сообществ будет меньше, чем сообществ больших по площади. Под видовым фондом сообществ, при этом, понимается группа видов, обитающих в пределах определенной области и потенциально способных существовать в этих сообществах (MacArthur, Wilson, 1963; Ricklefs, 1987).

Выявление наличия этих эффектов должно дать косвенные доказательства, которые позволили бы оценить, насколько площадь и степень изолированности сообществ определяют видовое богатство расположенных в их пределах фитоценозов, и в какой степени эти факторы следует учитывать в природоохранной практике.

Сбор фактического материала осуществлялся в период массового цветения видов по методикам, позволяющим определять значения параметров, необходимых для тестирования указанных выше эффектов. На каждой из исследуемых полей был выделен участок однородной растительности площадью 400 м², в его пределах закладывались регулярным способом 10 площадок размером 4 x 4 м, на которых выполнялись геоботанические описания и отмечалось присутствие видов сосудистых растений. На основе выполненных описаний определялись значения S_{400} (общее число видов, зарегистрированных в пределах участка площадью 400 м²) и средние значения S_{16} (число видов, отмеченных для площади 16 м²). Значения ВД (показатель степени его неполночленности (полночленности)) рассчитывались, как S_{400}/S_{16} (Акатов, 1995, 1999). В качестве оценки видовой фонда сообществ больших и малых полей использовали общее число видов, зарегистрированных в этих сообществах. Данный метод дает весьма грубую оценку размеров видовой фондов, однако, достаточно часто используется в исследованиях подобного рода (Connor, Simberloff, 1978; Hagneny, 1997; Fenechel et al., 1997 и др.). Размер малых площадок близок к минимальному ареалу анализируемых сообществ. Размер крупных отражает возможность выбора максимально однородных участков местообитаний.

Площадь, высоту над уровнем моря, степень изолированности полей,

расстояние между фитоценозами, а также значения других необходимых для анализа параметров оценивали на основе топографической и геоботанической карт (М 1: 50000). Рельеф местности при этом не учитывался.

При общей характеристике объектов исследования использовались традиционные методы флористического и фитоценологического анализа. При количественном анализе данных использовались методы статистического анализа (Лакин, 1980; Владимирский, 1983 и др.).

Результаты и обсуждение.

Лесные поляны Западного Кавказа, по-видимому, имеют антропогенное происхождение и связаны с поселениями адыгских племен, а также развитием у них отгонного животноводства. Нельзя исключить, что образование некоторых полейн вблизи верхней границы леса может быть связано и с естественными причинами: сходом лавин, камнепадами, оползнями или ветровалами. После прекращения антропогенного воздействия в связи с заповеданием территории начались процессы восстановления лесной растительности, скорость которых, однако, из-за «механизмов ингибирования» (Бигон и др., 1989) относительно невелика. На высотах от 1200 до 1500 м н. у. м. она не превышает 0,13 га в год. В высокогорной зоне процессы зарастания полейн практически отсутствуют.

Классификация описанных растительных сообществ методом Браун-Бланке позволила выделить две однородных по видовому составу группы фитоценозов. В первую группу объединены 12 фитоценозов, описанных на 12 полянах, расположенных в пределах высот от 1700 до 2000 м н. у. м.. Они характеризуются значительным преобладанием видов субальпийских среднетравных лугов (доминирующие и константные виды: *Poa longifolia* Trin., *Geranium sylvaticum* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Rotch, *Astrantia maxima* Pall., *Anemonastrum fasciculatum* (L.) Holub, *Gentiana septemfida* Pall., *Linum hypericifolium* Salisb., *Alchemilla dura* Bus., *Veronica gentianoides* Vahl и др.) и могут быть отнесены к асс. *Poa longifolii-Calamagrostietum arundinaceae* Semagina 1992 (Семагина, 1992). Во вторую – 24 фитоценоза, описанные на 18 полянах, расположенных в пределах высот 1050–1950 м н. у. м.. Фитоценозы этой группы характеризуются преобладанием в их составе видов субальпийского высокоотравья и лесного крупнотравья: *Milium effusum* L., *Symphytum asperum* Lepech., *Geum urbanum* L., *Urtica dioica* L., *Aconitum orientale* Mill., *Lapsana grandiflora* Bieb., *Silene multifida* (Adams) Rohrb., *Asperula rivalis* Sibth. & Smith., *Lathyrus pratensis* L., *Vicia sepium* L., *Mentha caucasica* Gand., *Phleum pratense* L., *Cardamine pectinata* Pall. ex DC. и др.). Остальные 15 фитоценозов характеризовались преобладанием низкогорных видов растений (в том числе сорных) или имели переходный характер и в анализе не использовались.

Значения параметров, характеризующих 12 фитоценозов высокогор-

ных полян (первая группа) представлены в таблице 1. Как видно, площадь этих полян (А) варьирует от 0,9 до 13,4 га, а расстояние до границы леса (L) – от 50 до 1050 м. В связи с тем, что основным источником диаспор растений для сообществ высокогорных полян являются среднетравные субальпийские луга (модель «остров-материк»), нами не определялось расстояние между самими полянами. Степень изоляции полевных сообществ оценивалась также путем расчета индекса изолирующей способности лесных фитоценозов (I), отделяющих поляны от сообществ субальпийских лугов. Он пропорционален доле субальпийских видов в этих сообществах и для березового криволеся составил 9,1, березово-пихтового леса – 8,0, березово-кленового – 6,1, соснового – 7,6, пихтового – 3,8.

Таблица 1. Характеристика фитоценозов высокогорных лесных полян.

№	Название горного массива	Высота н.у.м., м	Эксп. Скл.	Крут. Скл.,°	А, га	L, м	I	S ₄₀₀	S ₁₆	BD
1	Г. Абаго	1778	3	11	3	1050	9,1	38	19,2	1,98
2		1850	3	20	7	550	9,1	35	16,2	2,16
3		1850	С-з	14	7	550	9,1	24	12,6	1,9
4		1860	В	11	0,9	250	6,1	45	28,2	1,6
5		1860	С-в	7	3,1	500	8,0	53	26,8	1,98
6	Хр. Пастбище Абаго	1760	Ю	10	3	100	3,8	54	32,3	1,67
7		1700	С-з	20	2,5	150	6,1	47	28,9	1,63
8		1763	3	5	2	750	3,8	37	22,7	1,63
9	Хр. Пшекиш	1900	Ю	5	13,4	50	7,6	45	24,3	1,85
10		1760	Ю-з	15	13	50	7,6	46	25,4	1,81
11		2000	С	15	2,7	75	9,1	30	13,9	2,16
12		1714	С-з	10	8,1	375	9,1	38	19,2	1,98

Обозначения: А, L, I, S₄₀₀, S₁₆, BD – в тексте.

Флористическое богатство высокогорных полян варьирует от 30 до 54 видов на 400 м² и от 12,6 до 32,3 видов на 16 м². Общее число видов, зарегистрированных в этих сообществах, составило 129. Сопоставление значений BD для полевных сообществ (от 1,6 до 2,16, в среднем 1,86) и близких по составу к ним субальпийских среднетравных лугов обследованных массивов (от 1,87 до 2,48, в среднем 2,17; по: Акатов, 1995) показывает более высокую степень неполноценности полевных фитоценозов, что может быть результатом проявления островного эффекта.

Оценка связей между значениями BD, площадью полян, расстоянием до верхней границы леса, изолирующей способностью лесных фитоценозов и видовой емкостью полевных сообществ (S₁₆) производилась с помощью корреляционного и регрессионного анализа, результаты которого представлены в таблице 2.

Таблица 2. Соотношения между значениями анализируемых параметров.

№	n	Модель	r	P	r _s	P
1	12	BD=1,804+0,011 A	0,226		0,442	
2	12	BD=1,817+0,001 L	0,197		0,198	
3	12	BD=1,244+0,084 I	0,844	P<0,01	0,879	P<0,01
4	12	BD=2,39-0,023 S16	-0,739	P<0,01	-0,673	P<0,05

Обозначения: n – объем выборки, r – коэффициент корреляции,
r_s – коэффициент корреляции рангов Спирмена.

Наличие положительной зависимости между степенью полночленности фитоценозов и их площадью согласуется с теорией динамического равновесия, но невысокое значение коэффициента корреляции позволяет предположить, что масштаб варьирования площади полян оказывается недостаточным для существенного влияния этого фактора на видовое богатство фитоценозов. Возможно, это обстоятельство объясняется также наличием «экотонного эффекта» – проникновением в небольшие по размеру изоляты видов смежных сообществ, что сдерживает рост степени их неполночленности. О несущественном влиянии площади полян на распределение видов свидетельствует и сопоставление общего числа видов, зарегистрированных на относительно малых (0,9–3,0 га) и на более крупных (3,1–13,4 га) полянах: 95 и 90 видов соответственно.

Отсутствие отрицательной зависимости между BD и удаленностью сообщества от верхней границы леса и наличие положительной корреляции между BD и изолирующей способностью лесного ценоза, отделяющего поляну от субальпийских лугов, свидетельствует о том, что степень проявления островного эффекта на видовое богатство высокогорных полян в большей степени зависит от типа лесного сообщества, выполняющего функцию изолирующей среды, чем от расстояния до субальпийских лугов – потенциальных источников диаспор.

Одним из проявлений островного эффекта является снижение степени полночленности сообществ на градиенте роста емкости среды: фитоценозы с исходно большим видовым разнообразием характеризуются более высокой степенью неполночленности, чем исходно бедные по составу, что хорошо согласуется с данными по субальпийским фитоценозам изолированных высокогорных массивов (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999).

Значения параметров, характеризующих 24 фитоценоза верхнегорных полян (вторая группа) представлены в таблице 3. Они расположены на 18 полянах площадью от 0,3 до 24 га. Изолированность сообществ оценивали посредством двух показателей: расстояние до ближайшей более крупной поляны (40–2000 м) (L₁), среднее расстояние до трех ближайших полян (150 – 2200 м) (L₂). Флористическое богатство верхнегорных полян варьирует от

27 до 54 видов на 400 м² и от 14,9 до 32,4 на 16 м². Общее число видов, зарегистрированных в этих сообществах, составило 144. Средний уровень их полночленности (BD=1,61) примерно на 13% меньше, чем полночленность фитоценозов высокогорных полей и на 35%, чем полночленность субальпийских среднетравных лугов.

Таблица 3. Характеристика фитоценозов верхнегорных лесных полей.

№	Название горного массива	Высота н. у. м.	Экс. Скл.	Круг. Скл., ^о	A, га	L ₁	L ₂	S ₄₀₀	S ₁₆	BD
1.1	Г. Ятыргварта (б. р. М. Лаба)	1530	Ю-в	3	2	750	417	43	26,6	1,61
1.2		1530	Ю-в	3	2	750	417	46	30,9	1,48
2	Г. Ятыргварта (б. р. М. Лаба)	1400	Ю-в	3	5,3	150	150	33	19,5	1,69
3		1450	Ю	10	4,5	100	267	40	25,6	1,56
4		1350	Ю-в	3	1	100	117	38	26,9	1,41
5		Хр. Ду-ду-гуш (б. р. Белая)	1400	Ю-з	1	3	50	233	35	21,8
6	1100		Ю	2	24	300	217	52	30,6	1,7
7.1	Хр. Серг. Гай (б. р. М. Лаба)	1230	Ю	8	10,5	250	483	32	19,8	1,77
7.2		1230	С-з	3	10,5	250	483	45	25,7	1,75
8.1	Хр. Магило (б. р. М. Лаба)	1050	С-з	2	5	250	117	44	29,8	1,47
8.2		1050	С-з	1	5	250	117	54	32,4	1,67
8.3		1100	С-з	1	5	250	117	42	26,3	1,6
9.1		1050	С-з	2	20	300	117	38	23,8	1,57
9.2		1100	з	3	20	300	117	51	29,9	1,7
10.1		1550	Ю-з	7	2,1	500	750	47	28,8	1,63
10.2		1550	Ю-з	8	2,1	500	750	38	21,7	1,75
11		1450	Ю-з	5	3,9	750	1000	42	29,3	1,43
12	Хр. Магило (б. р. М. Лаба)	1800	Ю	6	3,75	50	266	27	16,1	1,68
13		1950	Ю-з	8	2	40	172	29	17,8	1,63
14	Г. Цахвоа (б. р. М. Лаба)	1450	С-з	3	10,5	2000	1250	30	22,6	1,33
15		1300	С-з	1	2,5	2000	1133	37	23,4	1,58
16		1200	С-в	5	1	500	350	35	21,6	1,62
17	Хр. Паст. Абаго (б. р. Белая)	1700	Ю-з	20	0,3	1600	2200	43	27,5	1,56
18	Хр. Пшекиш (б. р. Белая)	1660	С-з	3	0,6	625	142	28	14,9	1,88

Обозначения: A, L₁, L₂, S₄₀₀, S₁₆, BD – в тексте.

Характер соотношения между значениями BD, площадью и степенью изолированности полей, а также видовой емкостью сообществ показан в таблице 4. Из нее следует, что ни один из перечисленных факторов не оказывает существенного влияния на степень полночленности сообществ. При этом, общее число видов, зарегистрированных в сообществах меньших по площади полей (0,3–3,75 га) составило примерно 92 % от общего числа видов сообществ более крупных полей (3,9–20 га). Таким образом, результаты по сообществам верхнегорных полей хорошо согласуются с результатами по сообществам высокогорных полей.

Таблица 4. Соотношения между значениями анализируемых параметров.

№	n	Модель	R	P	r_p	P
1	24	BD=1,596+0,002 A	0,129		0,178	
2	24	BD=1,655-0,0001 L1	-0,371		-0,2	
3	24	BD=1,646-0,0001 L2	-0,294		-0,106	
4	24	BD=1,867-0,01 S16	-0,4	P<0,05	-0,346	

Выводы и рекомендации.

На основе полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Фитоценозы лесных полян испытывают влияние островного эффекта, о чем свидетельствует анализ степени их неполноценности, причем, высокогорные в меньшей степени, чем верхнегорные.

2. Варьирование площади полянных сообществ от одного до нескольких десятков гектар практически не влияет на уровень их видовой полнотности.

3. Удаленность фитоценозов высокогорных полян от сообществ подобного типа не играет существенной роли для проявления островного эффекта. Более важной оказывается изолирующая способность лесных ценозов, отделяющих поляну от основного источника диаспор – субальпийских среднетравных лугов.

4. Одним из проявлений островного эффекта у сообществ высокогорных полян является снижение степени их полнотности на градиенте видового богатства, то есть фитоценозы с исходно большим видовым богатством при прочих равных условиях характеризуются более высокой степенью неполнотности, чем исходно бедные по составу, что хорошо согласуется с данными по альпийским и субальпийским фитоценозам Западного Кавказа. Однако, у сообществ верхнегорных полян такая зависимость не выявлена.

Полученные результаты позволяют предложить рекомендации, которые необходимо учитывать при организации резерватов, предназначенных для сохранения подобных растительных сообществ:

- для сохранения биологического разнообразия неэффективно создание охраняемых территорий площадью до 30 га;

- если планируется создание сети небольших по размеру резерватов, охраняемые участки должны соединяться хорошо «проницаемыми» для большинства видов растительными сообществами;

- в случае, если охраняемые участки в сети ООПТ отделены друг от друга растительностью, представляющей собой эффективную изолирующую среду, расстояние между ними существенного влияния на сохранение видового богатства оказывать не будет.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГЭФ В.2.5.42. и Програм-

мы Министерства образования РФ «Фундаментальные исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук – Университеты России» (проект 015,07,01.60).

Автор выражает благодарность д. б. н. Акатову В. В. за консультации и помощь в сборе и анализе фактического материала, а также Ескишу А. В. и инспекторам лесной охраны Восточного отдела КГПБЗ за содействие при проведении полевых работ.

Литература

Акатов В. В. Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Ботан. журн. 1995. Т. 80. №4. С. 49–64.

Акатов В. В. К проблеме выделения новых охраняемых территорий на Западном Кавказе // Геогр. Краснодар. кр.: антропогенные воздействия на окр. среду. Краснодар. 1996. С. 237–243.

Акатов В. В. Роль межценоотических миграций растений в формировании альпийских фитоценозов Западного Кавказа // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 72–79.

Акатов В. В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп. 1999. 114 с.

Акатов В. В., Акатова Т. В. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов Западного Кавказа // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. 1999. Т. 104 Вып. 3. С.32–37.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Т. 2. М., 1989. 477 с.

Владимирский Б. М. Математические методы в биологии. Ростов-на-Дону: изд-во Ростовского госуниверситета, 1983. 303 с.

Дзыбов Д. С. Охрана редких и ценных видов флоры и фауны на основе воспроизводства их ресурсов // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране. Ставрополь, 1986. С. 34–36.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.

Ливеровская Т. Ю. Проблемы сохранения биоты и охраняемые территории Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М.: Наука, 1990. С. 187–197.

Литвинская С.А. Охрана гено и ценофонда Северо-Западного Кавказа. Ростов-на-Дону., 1993. 110 с.

Мальшев Л. И. Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. №3. С. 338–349.

Семагина Р. Н. К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кав-

казского биосферного заповедника. Деп. в ВИНТИ АН СССР. 1992. № 831-В2. 48 с.

Симберлофф Д. С. Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // Экология. 1982. №4. С. 3–13.

Симберлофф Д. С. Биогеографические модели распространения видов и организации сообществ // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки: пер. с англ. М.: Прогресс, 1988. С. 60–81.

Соколов В. Е., Сыроечковский Е. Е., Забелина Н. М. Перспективы развития сети заповедников на Кавказе // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. М., 1990. С. 358–364.

Уилкоккс Б. А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М., 1983. С. 117–142.

Черпаков В. В., Акатов В. В., Немцев А. С. Экологическая территория «Фишт»: предпосылки, концепция, проблемы // Экология и мы. Майкоп, 1995. С. 333–349.

Connor E. F., Simberloff D. Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna // Ecological Monographs. 1978. Vol. 48. P. 219–248.

Doak D. F., Mills L. S. A useful role for theory in conservation // Ecology. 1994. Vol. 75. №3. P.615–626.

Fenchel T., Esteban G. F., Finlay B. J. Local versus global diversity of microorganismus: cryptic diversity of ciliated protozoa // Oikos. 1997. Vol. 80 N 2. P.220–225.

Hagueny B. The relationship between local and regional species richness: comparing biotas with different evolutionary histories // Oikos. 1997. Vol. 80. N 3. P. 583–587.

MacArthur R. H., Wilson E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. №4. P. 373–387.

MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. Princeton N.Y.: Princeton Univ. Press. 1967. 203 p.

Ricklefs R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. 1987. Vol. 235. P. 167–171.

Riebesell J. F. Arctic-alpine plants on mountaintops: agreement with island biogeography theory // Amer. Natur. 1982. Vol. 119. P. 657–674.

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.

Williamson M. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial // J. Biogeogr. 1989. Vol. 16. P. 3–4.