Чубатова Н.В. Онтоморфогенез и характер вегетативного размножения *Clematis glauca* Willd. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 6. С. 32—38.

Goebel K. Einleitung in die experimentalle Morphologie der Pflanzen. Leipzig; Berlin, 1908. 260 s.

Hochreutiner G. Etude sur les phanérogames aquatiques du Rhône et du Port de Genève. Part 2 // Rev. gener. Bot. 1896. T. 8. P. 158—167.

Kumazawa M. Developmental history of the abnormal structure in the geophilous organ of *Aconitum* // Bot. Mag. Tokyo, 1937. Vol. 51. N 612. P. 914—925.

Laing H.E. Respiration of the rhizomes of *Nuphar* advenum and other water plants // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 7. P. 574—581.

Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledones. Vol. 1. Oxford, 1950. 724 p.

Rauh W. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. N. F. 7 1939. N 49. S. 268—508.

Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London, 1967. 610 p.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae* // Sci. Rep. Osaka Univ. 1964. Vol. 13. N 1. P. 25—38.

Биологический ф-т МГУ
119899, Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию
24.09.97

Polymorphism of roots and root systems in the family *Ranunculaceae*

R.P. Barykina

Summary

The generalized information on morphology, anatomy and organogenesis of roots and root systems has been given for *Ranunculaceae* with different living forms, longevity, developmental rhythms and ecology. We have revealed the homo- and heterorisois types of root system formation and the main tendency of theirs development in onto- and philogenesis. Analyzing the fine structure of water crowfoot roots we have concluded they took an active part in the plant mineral nutrition. The latent and evident root particulation accompanied by abnormal secondary thickening is an important adaptive feature of high mountainous species. We have clarified the nature of "radical tubers". The term "gemmo-rhizous tuber" has been introduced. The tendency of rooting zone shifting from maternal shoot axis to the axile or terminal bud has been indicated.

УДК 581.55

ВИДОВАЯ НЕПОЛНОЧЛЕННОСТЬ СУБАЛЬПИЙСКИХ 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" (Уилкокс, 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 не ясной (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 (Connor, 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, 1995б; 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, 1995б; 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; 1995б). 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 км^2, 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 longifolii — Calamagrostietum arundinacea Semagina, 1992 — Семагина, 1992), не имеющих явных следов выпаса домашнего скота.

В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м^2, 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 м^2, т.е. на площади 400 м^2, S_{16} — среднее число видов на площадках размером 4x4 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 (км^2); x_2 — минимальное расстояние между данным высокогорным массивом и другим более крупным по площади

Таблица 1

Характеристика высокогорных массивов и фитоценозов субальпийских среднетравных лугов

n	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 Ачишхо	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: n — номер фитоценоза; x_1, x_2, x_3, S_{400}, S_{16}, BD, h_1, h_2, h_3 — в тексте.

высокогорным массивом или их цепью (км); x_3 — 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 x_1, x_2, x_3, S_{400}, S_{16}, BD, а также максимальная высота над уровнем моря высокогорных массивов (h_1), высота границы леса в районе хребта, соединяющего высокогорный массив с ближайшим другим, более крупным массивом (h_2), минимальная высота хребтов, соединяющих высокогорные массивы (h_3) 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 x_1 в линейную, параметр x_1 был трансформирован в $\sqrt{x_1}$. Анализировали две группы фитоценозов. Первая включает все 16 фитоценозов, вторая — 9 фитоценозов, расположенных на высокогорных массивах небольшого размера (менее 20 км^2), 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 x_2, x_3 характеризуются низкой либо средней, но положительной корреляцией.

Таблица 2

Соотношения между значениями анализируемых параметров

n	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: n — номер модели; N_2 — число анализируемых фитоценозов, расположенных на N_1 высокогорных массивах; r — коэффициент корреляции (++ — $0{,}01 < P < 0{,}05$; + — $0{,}05 < P < 0{,}1$); r^2 — коэффициент детерминации; x_1, x_2, x_3, BD, h_1, h_2, h_3 — в тексте.

Наличие отрицательной зависимости между степенью неполночленности 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 нисходящими 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 км^2 можно считать достаточной для сохранения в условиях высокогорий популяций большинства сосудистых растений в течение длительного по продолжительности срока.

Метапопуляции растений массивов площадью 3—40 км^2 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