

УДК: 581.524.1

## **Число и встречаемость видов растений на участках природных и синантропных фитоценозов субальпийского пояса Западного Кавказа**

Акатов В. В., Акатова Т. В., Чефранов С. Г.

Аннотация:

С целью выявления эффекта компенсации плотностью (ЭКП) в растительных сообществах субальпийского пояса Западного Кавказа было проанализировано соотношение между числом и средней встречаемостью видов растений в пределах площадок 15—16 м<sup>2</sup> с использованием метода численных экспериментов. Результаты показали, что: 1) сообщества с низким видовым богатством могут характеризоваться как низкой, так и высокой средней встречаемостью видов; 2) относительно высокие значения средней встречаемости видов наблюдаются преимущественно в изолированных ценозах; 3) преобразование природных местообитаний в антропогенные на высокогорных пастбищах не вызвало широкого распространения ЭКП.

Ключевые слова: *эффект компенсации плотностью, растительные сообщества, встречаемость видов, субальпийский пояс, Западный Кавказ*

40 лет назад было сделано предположение, что выпадение в результате изоляции из островных биоценозов некоторого числа видов организмов ведет к ослаблению межвидовой конкуренции среди оставшихся и как следствие к увеличению их численности и биомассы [1]. Данное явление получило название эффекта компенсации плотностью (ЭКП). Впоследствии в качестве возможных причин этого явления называли низкую скорость видообразования, эволюционную молодость сообществ, их нарушения, экстремальность условий среды [2—6]. Высказывается также предположение, что антропогенная трансформация природных экосистем тоже может привести к широкому распространению компенсационных процессов (см. обзоры: [7, 8]). В результате создается впечатление, что практически любое снижение видового богатства сообществ (независимо от причины) должно сопровождаться проявлением компенсационных процессов и, соответственно, мало видовые ценозы преимущественно должны характеризоваться более высокой численностью (встречаемостью) видов по сравнению с многовидовыми. Следует отметить, однако, что данные о проявлении этого эффекта в современных сообществах и особенно в растительных являются очень ограниченными. Остаются неясными и некоторые методические аспекты этой проблемы. Так,

в качестве доказательства наличия ЭКП часто рассматривают отрицательную связь между плотностью (встречаемостью) видов и видовым богатством сообществ [6, 9, 10]. Однако непонятно, как оценивать отсутствие такой связи. Действительно ли подобная ситуация свидетельствует об отсутствии ЭКП в маловидовых ценозах?

Нами в течение ряда лет была выполнена серия геоботанических описаний растительных сообществ субальпийского пояса Западного Кавказа, включающих данные по встречаемости видов растений, что позволило рассмотреть некоторые аспекты проблемы ЭКП. В данной статье мы попытались ответить на три вопроса:

1. Действительно ли маловидовые сообщества характеризуются преимущественно более высокой средней встречаемостью видов, чем многовидовые?
2. Каковы причины проявления ЭКП?
3. Ведет ли антропогенная трансформация растительного покрова на высокогорных пастбищах к широкому распространению ЭКП?

## Материал и методы

### *Объекты исследований*

Объектами исследований явились сомкнутые травяные сообщества антропогенных и природных местообитаний субальпийского пояса Западного Кавказа. Фактический материал по природным сообществам был собран на хребтах и горных массивах, расположенных в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, Шахе и Мзымта в пределах границ Кавказского природного биосферного заповедника. Были описаны фитоценозы мезофитных и гигрофитных лугов (асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002, по: [11]; *Cirsio*–*Nardetum strictae* Akatov 1989, по: [12]), долгоснежных местообитаний (*Hedysaro caucasicae*–*Geranietum gymnocauli* Rabotnova 1987, по: [11]), болот (*Primulo auriculatae*–*Caricetum rostratae* Akatov 1989, *Primulo auriculatae*–*Caricetum dacicae* Akatov 1989, по: [12]), рододендрона кавказского (асс. *Lerchenfeldio*–*Rhododendretum caucasici* Onipchenko et Senov 2002, по: [11]).

Луга ассоциации *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002 были описаны нами на 15 высокогорных массивах Западного Кавказа. На девяти из них эти сообщества изолированы от луговых фитоценозов других массивов лесными сообществами (субальпийскими березо-

выми и верхнегорными буково-пихтовыми лесами). Площадь высокогорной нелесной растительности одного из этих массивов (Лагонакское нагорье) достаточно велика (200 км<sup>2</sup>) и поэтому описанные на нем фитоценозы мы рассматривали как неизолированные. Сообщества на восьми меньших по размеру массивах (0,01—36,5 км<sup>2</sup>) — как изолированные.

Фактический материал по синантропным сообществам был собран в высокогорной части Лагонакского нагорья (1640—2000 м над ур. м, бассейн р. Белая) (биосферный полигон Кавказского заповедника) и на хр. Абишира-Ахуба (2400—2600 м, бассейн р. Большой Зеленчук). Были описаны фитоценозы, испытавшие значительное воздействие домашнего скота, а также сформированные на месте его стоянок и загонов. Общая характеристика исследованных сообществ представлена в таблице 1.

Таблица 1 — Характеристика естественных и синантропных растительных сообществ, используемых в качестве объекта анализа

Сообщества; высота над ур. м., м  (число описаний)	Доминантные и константные виды		<i>F<sub>ov</sub></i>
неизолирован ных мезофитных и гигрофитных лугов; 1700—2450 м (24)	<i>Calamagrostis arundinacea, Festuca woronowii, Bromopsis variegata, Poa longifolia, Brachypodium rupestre, Geranium sylvaticum, Aconitum nasutum, Anione fasciculata, Ranunculus caucasicus, Carex transcaucasica.</i>	6,2 12 — 51)	0 ,46 ,8 ( 0,33 — 1 0,56 — 3)
изолированны х мезофитных лугов; 1850—2300 м (12)	<i>Calamagrostis arundinacea, Festuca woronowii, Bromopsis variegata, Poa longifolia, Aconitum nasutum, Anione fasciculata, Ranunculus caucasicus</i>	9,6 21 — 44)	0 ,51 ,9 ( 0,47 — 1 0,60 — 3)
долгоснежны х местообитаний; 1920—2100 м (7)	<i>Geranium gymnocaulon, Phleum alpinum, Chaerophyllum rubellum, Inula grandiflora, Rumex acetosella, Anthoxanthum odoratum</i>	9,9 12 —	0 ,41 ,9 ( 0,27 — 2-

		32)	0,49 )	4)
с доминированием <i>Rhododendroncau- casicum</i> ; 1940—2340 м (7)	<i>Rhododendron caucasicum, Vacciniummyrtillus, Oxalis acet- osella, Lerchenfeldia flexuosa, Polygonum carneum, Alchiilla ret- inervis, Solidagovirgaurea</i>	3— 9)	0 ,27 ( 0,17 — 0,48 )	4 — ) 4)
болот; 1800—2150 м (8)	<i>Carex rostrata, Carex transcaucasica, Carumcaucasicum, Taraxacum stevenii, Trifoliumbadium, Primula auriculata, Cardamineseidlitziana, Swertia iberica</i>	3— 12)	0 ,60 ( 0,46 — 0,75 )	8 — 2 ) 4)
мезофитных лугов, подверженных интенсивному выпасу; 1670—2600 м (12)	<i>Bromopsis variegata, Agrostis planifolia, F. ovina, Carex pallescens, Deschampsia caespitosa, Trifolium ambiguum, T. pratense, Alchiilla persica, Ranunculus caucasicus</i>	9,0 — 41)	0 ,50 ( 0,43 — 0,61 )	8 — 1- 3)
стойбищ и мест прогона скота; 1700—2000 м (11)	<i>Deschampsia caespitosa, Rumex alpinus, Urtica dioica, Poa annua, Agrostis planifolia, Alchiilla persica, Ranunculus caucasicus, Chaerophyllum roseum, Veronica persica</i>	3,7 — 28)	0 ,40 ( 0,27 — 0,53 )	5 — 2 ) 4)

Примечание: 1) названия видов приводятся по: [13]; 2) цифры в поле таблицы вне скобок — средние значения параметров, в скобках минимальные и максимальные.

#### Методы сбора фактического материала

Для анализа использовались данные, собранные двумя способами. В соответствии с первым, описания выполняли на площадках размером 15 м<sup>2</sup>, в пределах которых регулярным способом закладывали 20 площадок по 0,5 м<sup>2</sup>. На

большой и маленьких площадках отмечали виды растений, глазомерно оценивали общее проективное покрытие травостоя и проективное покрытие конкретных видов с использованием балльной шкалы (1 балл & nash; покрытие 1—25%, 2 — 26—50%, 3 — 51—75%, 4 — 76—100%). Общее число описаний, выполненных таким способом, составило 38. На их основе были определены значения следующих показателей:  $N$ — число видов растений на площадках  $15 \text{ м}^2$ ;  $F$  — средняя встречаемость сопутствующих видов на площадках  $0,5 \text{ м}^2$  в пределах площадок  $15 \text{ м}^2$  (в долях).  $Cov$  — проективное покрытие доминирующих видов растений в баллах на площадках  $15 \text{ м}^2$ . Для 43 фитоценозов мезофитных лугов (неизолированных, изолированных, нарушенных) показатели  $N$ ,  $F$  и  $Cov$  были рассчитаны как средние для 25 площадок по  $0,5$  и  $16 \text{ м}^2$ , равномерно заложенных в пределах однородных участков этих сообществ площадью до  $0,5$  га (второй способ). Значения параметров  $N$ ,  $F$  и  $Cov$  для описанных природных и синантропных сообществ различных типов представлены в таблице 1.

#### *Методы анализа фактического материала*

Для решения поставленной задачи мы сопоставили результаты анализа соотношения между  $N$  и  $F$ , полученные для природных, синантропных и модельных сообществ. Характер соотношения между  $N$  и  $F$  в модельных сообществах определялся методом численных экспериментов, общая схема которых была разработана авторами ранее для решения сходной задачи [14]. В соответствии с этим подходом, были смоделированы четыре вероятных сценария изменения значений данных параметров в сомкнутых сообществах с разной интенсивностью конкуренции между видами. Три из них (первый — третий) имеют отношение к растительным сообществам с интенсивными конкурентными взаимодействиями; четвертый — со слабыми взаимодействиями. В соответствии с полимодельной концепцией организации растительных сообществ Б. М Миркина и Л. Г. Наумовой [15], последние относятся либо к абиотической  $S$ -модели (сообщества экстремальных условий, где почти нет конкуренции, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным популяционным закономерностям), либо к  $R$ -модели — часто нарушаемые сообщества, в том числе рудеральные.

В основу первого и второго сценариев был заложен механизм, предполагающий наличие компенсационных процессов (ЭКП). В частности, предполагалось, что: 1) изменения  $N$  и  $F$  вызваны увеличением степени изолированности сообществ или другими факторами, воздействие которых не ведет к снижению объема доступных ресурсов; 2) под влиянием этих факторов виды с низкой встречаемостью имеют более высокую вероятность исчезно-

вения из сообществ, чем обычные виды (в литературе имеется много свидетельств в поддержку этого предположения [16—18 и др.]); 3) виды конкурируют друг с другом за ресурсы и пространство, и поэтому исчезновение сначала редких, а затем и обычных видов из сообществ должно сопровождаться увеличением встречаемости оставшихся (ЭКП), за исключением видов со встречаемостью 100%. При этом мы рассматривали два возможных варианта реакции оставшихся видов. В соответствии с первым из них, исчезновение видов из сообществ сопровождается равномерным увеличением встречаемости всех оставшихся (первый сценарий). В соответствии со вторым (второй сценарий) — освобождающиеся ресурсы и пространство перехватываются только видами первого ранга (доминантами), при этом встречаемость сопутствующих видов не изменяется.

В основу третьего сценария был заложен механизм, не предполагающий наличие компенсационных процессов. Предполагалось, что: 1) изменения  $N$  и  $F$  вызваны снижением качества среды, например, сокращением количества ресурсов, вегетационного периода, увеличением частоты нарушений и так далее; 2) по мере ухудшения условий среды и сокращения количества ресурсов конкуренция между видами становится более интенсивной; в результате конкурентные преимущества доминирующих видов усиливаются, их численность и проективное покрытие увеличиваются; 3) встречаемость сопутствующих видов под воздействием средовых факторов снижается на равные значения на каждом шаге изменений, независимо от размера популяций; в этом случае относительные изменения встречаемости у обычных видов будут меньше, чем у редких, что соответствует представлению о более высокой чувствительности к воздействию факторов среды редких, чем широко распространенных видов [19]; 4) когда встречаемость видов достигает нуля, они считаются выпавшим из сообщества и, соответственно, видовое богатство ценозов постепенно снижается.

Четвертый сценарий основывается на представлениях о сообществах с низкой интенсивностью биотических взаимодействий: 1) изменение видового богатства сообществ связано не столько с изменением условий среды, сколько с варьированием размера их видового пула и временем существования местообитаний; 2) состав сопутствующих видов на участках сообществ является случайной выборкой из видового пула; 3) встречаемость этих видов на участках определяется их биологическими особенностями, а также большим числом преимущественно абиотических факторов, и является случайным событием.

При моделировании изменений фитоценозов, в соответствии с первым — третьим сценариями, в качестве исходного сообщества мы использовали гипотетический ансамбль видов со структурой встречаемости сопутствующих видов растений, соответствующей усредненным данным для сообществ с  $N = 42—45$  видов и  $F = 0,36—0,47$ . В соответствии с четвертым сценарием, встречаемость (в процентах) сопутствующих видов на участках с разным видовым богатством определяли на основе генератора случайных чисел с равномерным распределением в диапазоне от 0 до 100. Общее число сформированных таким способом ценозов составило 1100 (по 100 для сообществ с числом видов 3, 5, 10, 15, ..., 50). Расчеты проводили с использованием программы Microsoft Excel 2003.

## Результаты и обсуждение

Результаты компьютерного анализа соотношения между видовым богатством сообществ ( $N$ ) и средней встречаемостью сопутствующих видов ( $F$ ) в соответствии с рассматриваемыми сценариями представлены на рисунке 1 (А и Б). Кривые были получены путем аппроксимации результатов численных экспериментов полиномиальной (3-ей и 6-ой степени) (рисунок 1А) и линейной функциями (рисунок 1Б).

Как видно из рисунка, в соответствии с первым и вторым сценариями можно ожидать роста значений  $F$  на градиенте снижения видового богатства сообществ, причем кривая, соответствующая первому сценарию, расположена немного выше кривой, соответствующей второму сценарию. В соответствии с третьим сценарием, напротив, следует ожидать существенно более низких значений  $F$  в маловидовых по сравнению с многовидовыми ценозами (рисунок 1А). В соответствии с четвертым сценарием, по мере снижения  $N$  средние значения  $F$  должны оставаться постоянными, а амплитуда варьирования значений этого параметра расти (рисунок 1Б). Данный результат подтверждает ранее сделанный вывод, что если численность популяций внутри сообществ варьирует независимо, то высокое видовое богатство через статистическое усреднение снижает вариабельность ценологических параметров [20, 21].

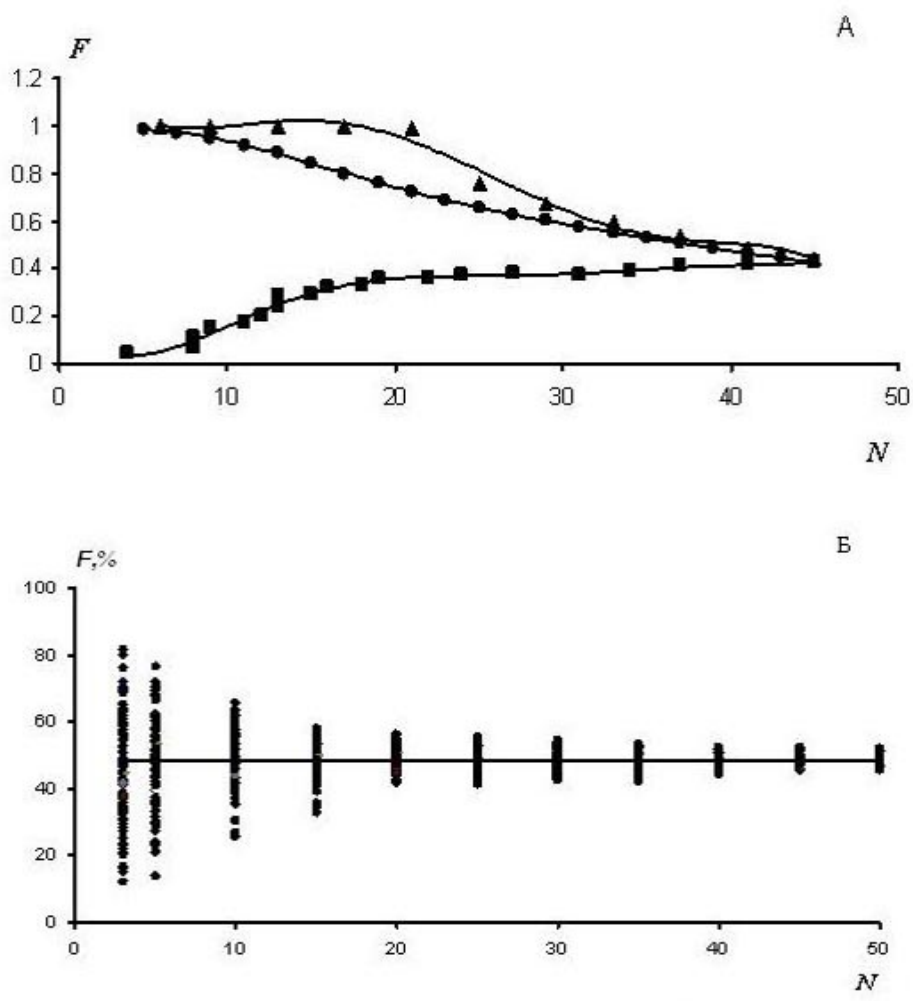


Рисунок 1 — Результаты компьютерного моделирования вероятных сценариев изменений средней встречаемости сопутствующих видов растений ( $F$ ) с изменением видового богатства сообществ ( $N$ )

А — соотношение между  $F$  и  $N$  в соответствии с первым (черные треугольники), вторым (черные кружки) и третьим (черные квадраты) сценариями; Б — в соответствии с четвертым сценарием.

Характер соотношения между фактическими  $N$  и  $F$  показан на рисунке 2, средние значения этих показателей для различных типов ценозов в таблице 1. Из них следует:

1. Среди описанных сообществ наиболее высокое видовое богатство наблюдается на участках мезофитных лугов неизолированных высокогорных массивов, несколько ниже — тех же сообществ изолированных массивов или



нарушенных выпасом скота, далее в порядке снижения — на участках долго-снежных местообитаний, стойбищ и мест прогона скота, сообществ болот и рододендрона кавказского (таблица 1).

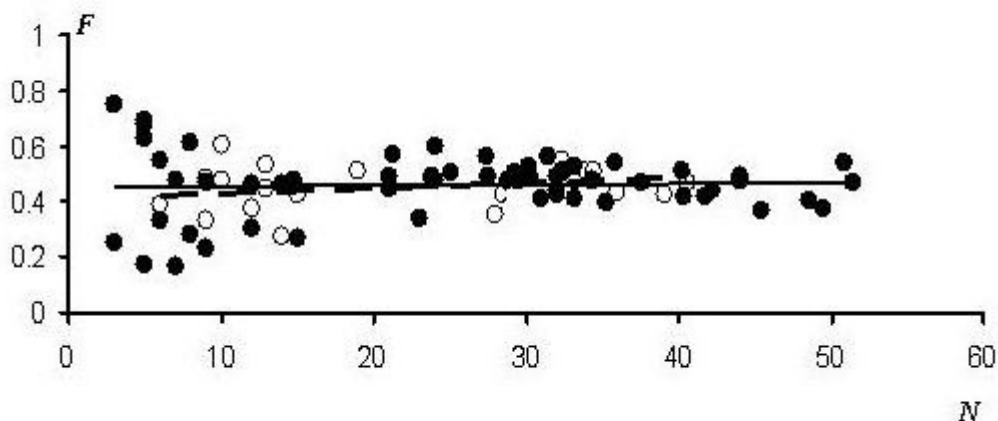


Рисунок 2 — Соотношение между средней встречаемостью сопутствующих видов растений ( $F$ ) и видовым богатством растительных сообществ ( $N$ ) природных и антропогенных местообитаний

Белые кружки, пунктирная линия регрессии — синантропные сообщества; черные кружки, сплошная линия регрессии — природные сообщества.

2. Между средней встречаемостью сопутствующих видов растений и видовым богатством как природных, так и синантропных сообществ отсутствует статистически значимая связь (для природных сообществ:  $n = 58$ ,  $R^2 = 0,002$ ,  $r = 0,045$ ; синантропных:  $n = 23$ ,  $R^2 = 0,068$ ,  $r = 0,261$ ) (рисунок 2).

3. В среднем встречаемость сопутствующих видов растений ( $F$ ) на антропогенных местообитаниях не выше таковой на природных местообитаниях (рисунок 2).

4. Амплитуда варьирования значений  $F$  в маловидовых синантропных и природных сообществах выше, чем во многовидовых (рисунок 2).

Таким образом, результаты анализа фактического материала свидетельствуют о том, что маловидовые сообщества не обязательно характеризуются более высокой численностью формирующих их видов, чем многовидовые, а также, что антропогенная трансформация природных местообитаний суб-

альпийского пояса Западного Кавказа не вызвала широкого распространения ЭКП, по крайней мере на небольших их участках. Однако, что касается вопроса о наличии ЭКП в некоторых синантропных и природных сообществах, то, как показывает сопоставление фактических и ожидаемых значений  $F$  (рисунки 1 и 2), ответить на него довольно сложно.

Так, предсказания, сделанные на основе четвертого сценария, в целом хорошо согласуются с закономерностями, выявленными в результате анализа фактического материала (результаты 2 и 4). При этом с данной позиции относительно высокие значения  $F$  у ряда маловидовых сообществ как антропогенных, так и природных местообитаний следует рассматривать не как проявление ЭКП, а как результат случайных процессов, определяющих высокую амплитуду варьирования значений этих показателей на участках ценозов с небольшим числом видов.

Выявленные эмпирические закономерности можно объяснить и на основе первых трех сценариев, если кривые первого и третьего из них рассматривать как пределы континуума между ролью процессов, ведущих (первый сценарий) и не ведущих (третий) к проявлению ЭКП. В этом случае положение площадок относительно кривых 1 и 3 должно определяться степенью проявления ЭКП, а отсутствие отрицательной зависимости между  $F$  и  $N$  не является свидетельством отсутствия данного эффекта в маловидовых ценозах.

В качестве критерия степени соответствия фактических данных одновременно первому — третьему или только четвертому сценариям, по-видимому, может служить характер варьирования  $F$  в маловидовых ценозах определенных типов. В случае правомерности четвертого сценария, значения  $F$  должны варьировать случайно и независимо от типа сообщества. Соответственно, маловидовые ценозы различных типов должны характеризоваться примерно равными средними значениями этого показателя, а ценозы с высокими и низкими его значениями должны относиться к различным типам. Если же значения  $F$  определяются не случайными процессами, а степенью проявления ЭКП в разных сообществах (первый — третий сценарии), то вероятно было бы ожидать, что сообщества с относительно высокими, как и с относительно низкими значениями  $F$  должны обладать некоторыми общими свойствами, а значит относиться к определенным типам.

Как следует из таблицы 1 и рисунка 3, фактические данные по природным сообществам лучше соответствуют первому — третьему сценариям. Так, из них видно, что маловидовые ценозы различных типов характеризуются су-

щественно разными средними значениями  $F$ . В частности, наиболее низкие значения этого показателя имеют широко распространенные в высокогорной зоне Западного Кавказа сообщества с доминированием *Rhododendron caucasicum*. Из рисунка 3 видно, что точки, соответствующие сообществам этого типа, также как неизолированным луговым сообществам, в том числе долго-снежных местообитаний, расположены рядом с кривой третьего сценария. Поэтому можно предположить отсутствие в этих фитоценозах ЭКП или незначительное его проявление. Наиболее высокими значениями  $F$  характеризуются болотные сообщества, которые в районе исследований представлены небольшими по площади изолированными участками. По мнению И. И. Тумаджанова [22], современные высокогорные болота представляют собой пример редких для Кавказа реликтовых (угасающих) образований. Они являются остатками болотной растительности, ранее широко распространенной в более низких поясах на периферии древних ледников северного склона Большого Кавказа. Необходимо также обратить внимание на то, что луговые сообщества изолированных высокогорных массивов характеризуются в среднем несколько более высокими значениями  $F$ , чем неизолированных (таблица 1, рисунок 3).

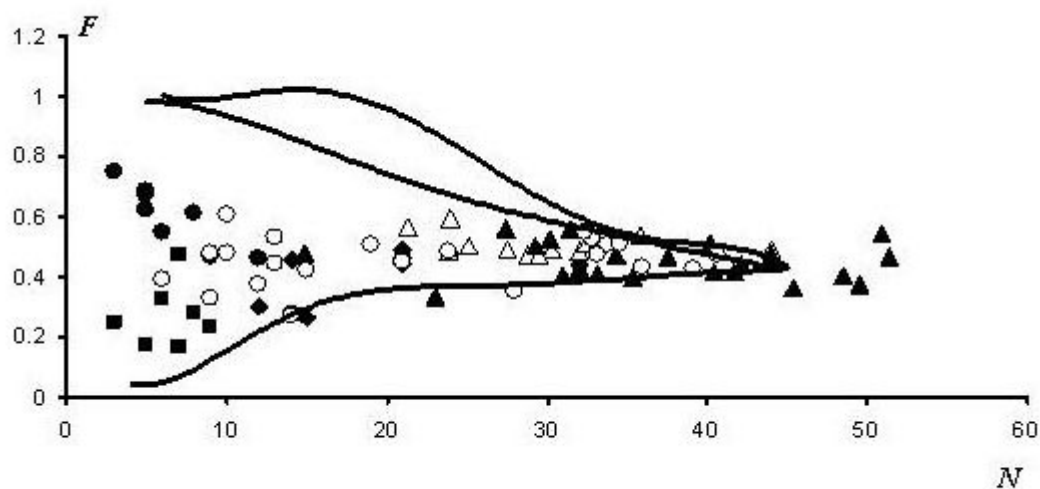


Рисунок 3 — Ожидаемые и фактические соотношения между  $F$  и  $N$  в сообществах разных типов

Черные треугольники — сообщества мезофитных и гигрофитных лугов неизолированных высокогорных массивов, белые треугольники — мезофитных лугов изолированных массивов, черные ромбы — сообщества долго-

снежных местообитаний, черные квадраты — с доминированием рододендрона кавказского, черные кружки — болот, белые кружки — синантропные сообщества.

Маловидовые синантропные сообщества в целом имеют средние значения  $F$ , а значит предположительно — средний уровень проявления ЭКП. Однако поскольку для таких ценозов обычно характерен низкий уровень конкурентных взаимодействий ( $R$ -модель, по: [15]), нельзя исключить, что относительно высокие значения  $F$  на некоторых их участках обусловлены случайными процессами.

Итак, результаты численных экспериментов и анализа фактического материала позволяют сделать некоторые выводы:

1. В качестве индикатора наличия ЭКП в растительных сообществах может служить отрицательная зависимость между видовым богатством ценозов и средней встречаемостью формирующих их видов, однако отсутствие такой связи еще не свидетельствует об отсутствии компенсационных процессов в маловидовых ценозах. Соответственно, равные значения средней встречаемости видов в мало- и многовидовых сообществах не свидетельствуют о равном уровне проявления в них ЭКП.
2. Не во всех маловидовых сообществах субальпийского пояса Западного Кавказа присутствуют компенсационные процессы. Можно предположить, что они получили наибольшее выражение в небольших по площади изолированных ценозах.
3. Преобразование природных местообитаний субальпийского пояса Западного Кавказа в антропогенные в результате выпаса скота не вызвало широкого распространения ЭКП. Маловидовые синантропные фитоценозы характеризуются умеренным уровнем проявления компенсационных процессов. Кроме того, нельзя исключить предположение, что относительно высокие значения средней встречаемости видов на некоторых их участках являются результатом случайных процессов.

В завершение хотелось бы обратить внимание на то, что выводы о причине высоких значений средней встречаемости сопутствующих видов растений, выявленных нами на участках маловидовых сообществ являются предварительными. Требуется анализ более значительного числа описаний, выполненных на большем числе типов местообитаний (в том числе изолированных и экстремальных). Кроме того, необходимо отметить, что степень проявления компенсационных процессов в сообществах, скорее всего, зависит от масштаба оценки этого феномена. В связи с этим подчеркнем, что представлен-

ные здесь результаты приложимы только к участкам сообществ небольшого размера.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00204).

### Список литературных источников

1. MacArthur, R. H. Density compensation in island faunas / R. H. MacArthur, J. M. Diamond, J. R. Karr // *Ecology*. — 1972. — V. 53. — P. 330—342.
2. Hawkins, C. P. Development and evaluation of predictive models for measuring the biological integrity of streams / C. P. Hawkins, R. H. Norris, J. N. Hogue, J. W. Feminella // *Ecol. Appl.* — 2000. — V. 10. — P. 1456—1477.
3. Dulvy, N. K. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates / N. K. Dulvy, J. D. Metcalfe, J. Glanville, M. G. Pawson, J. D. Reynolds // *Conserv. Biol.* — 2002. — V. 14. — P. 283—293.
4. Акатов, В. В. Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа / В. В. Акатов, С. Г. Чефранов, Т. В. Акатова // *Журн. общ. биол.* — 2005. — Т. 66. — № 6. — С. 479—490.
5. Чернов, Ю. И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах / Ю. И. Чернов // *Зоол. журн.* — 2005. — Т. 84. — № 10. — С. 1221—1238.
6. Longino, J. T. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient / J. T. Longino, R. K. Colwell // *Ecosphere*. — 2011. — 2(3):art29. doi:10.1890/ES10-00200.1
7. Морозов, Н. С. Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдается ли обеднение видового состава и компенсация плотностью / Н. С. Морозов // *Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова*; под. ред. Бабенко А. Б., Матвеевой Н. В., Макарова О. Л., Головач С. И. Москва-София: Т-во науч. изд. КМК — PENSOFT РЫ, 2009. — С. 429—487.
8. Gonzalez, A., Loreau, M. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities / A. Gonzalez, M. Loreau // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* — 2009. — V. 40. — P. 393—414.
9. Taylor, C. M. Abundance and distribution within a guild of benthic stream fishes: local processes and regional patterns / C. M. Taylor // *Freshwater Biology*. — 1996. — V. 36. — P. 385—396.

10. Oberdorff, T. Non-interactive fish communities in the coastal streams of north-western France. *Journal of Animal Ecology* / T. Oberdorff, B. Hugueny, A. Compin, D. Belkessam // *Ecology*. — 1998. — V. 67. — P. 472—484.
11. Onipchenko, V. G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus / V. G. Onipchenko. — *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich*, 2002. — 168 p.
12. Акатов, В. В. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа / В. В. Акатов. — Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., № 7472-В89. 1989. — 32 с.
13. Зернов, А. С. Флора Северо-Западного Кавказа / А. С. Зернов. — М.: Тов. научных изданий КМК, 2006. — 664 с.
14. Akatov, V. V. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountain of the Greater Caucasus / V. V. Akatov, S. G. Chefranov, T. V. Akatova // *Plant ecology*. — 2005. — V. 181. — P. 9—22.
15. Миркин, Б. М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — Уфа: Гилем, 1998. — 413 с.
16. Dzwonko, Z. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills / Z. Dzwonko, S. Loster // *Oikos*. — 1989. — V. 56. — P. 77—86.
17. Zacharias, D. Species-area relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany / D. Zacharias, D. Brandes // *Vegetatio*. — 1990. — V. 88. — P. 21—29.
18. Kwiatkowska, A. J. Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand / A. J. Kwiatkowska // *Ann. Bot. Fenn.* — 1994. — V. 31 — № 3. — P. 169—178.
19. Braun, J. H. On the relationship between abundance and distribution of species / J. H. Braun // *Am. Nat.* — 1984. — V. 124. — P. 255—279.
20. Tilman, D. Diversity stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? / D. Tilman, C. L. Lehman, C. E. Bristow // *Am. Nat.* — 1998. — V. 151. — P. 277—282.
21. Stevens, M. H. H. Stochastic relations between species richness and the variability of species composition / M. H. H. Stevens, O. L. Petchey, P. E. Smouse // *Oikos*. — 2003. — V. 103. — P. 479—488.
22. Тумаджанов, И. И. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука / И. И. Тумаджанов // *Проблемы ботаники*. Т. 6. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 66—67.