

УДК 581.55

ПОСЛЕДСТВИЯ ИЗОЛЯЦИИ СООБЩЕСТВ СУБАЛЬПЕЙСКИХ ЛУГОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА: СНИЖЕНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА БЕЗ ЭФФЕКТА КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ

© 2015 г. В. В. Акатов*, Т. В. Акатова**

**Майкопский государственный технологический университет*
385000 Майкоп, ул. Первомайская, 191
e-mail: akatovmgti@mail.ru

***Кавказский государственный природный биосферный заповедник*
385000 Майкоп, ул. Советская, 187
Поступила в редакцию 13.04.2014 г.

Сопоставлены число и встречаемость видов растений на участках субальпийских лугов обособленных и необособленных лесом высокогорных массивов Западного Кавказа. Показано, что изоляция луговых сообществ на небольших обособленных массивах (0.01–36.5 км²) в течение примерно тысячи лет привела к снижению их видового богатства. Однако этот процесс идет преимущественно за счет выпадения редких видов растений и не сопровождается эффектом компенсации плотностью. Сделано предположение, что для широкого проявления компенсационных процессов требуется период времени существенно более длительный, чем время изоляции большинства фрагментов сообществ антропогенного происхождения.

Ключевые слова: изоляция, видовое богатство, релаксация, встречаемость видов, компенсация плотностью, субальпийские луга, Западный Кавказ.

DOI: 10.7868/S0367059715060037

Известно, что видовое богатство сообществ островов обычно ниже, чем участков материков, а средняя плотность составляющих их видов, напротив, выше (Crowell, 1962; MacArthur, Wilson, 1963; MacArthur et al., 1972; Case, 1975; Wright, 1980; Sara, Morand, 2002; Brotons et al., 2003; Anjos, 2004; и др.). Одной из наиболее вероятных причин повышенной плотности островных популяций считается эффект компенсации плотностью, т.е. когда выпадение из сообществ одних видов в результате высвобождения ресурсов и снижения конкуренции ведет к увеличению плотности других (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972).

В настоящее время в результате фрагментации природных ландшафтов многие биологические сообщества существуют в виде изолированных участков. В соответствии с теорией динамического равновесия островной экологии (MacArthur, Wilson, 1963) снижение интенсивности обмена видами между остатками сообществ, ставших изолятами, должно со временем привести к исчезновению из них части видов (видовой релаксации) и, как следствие, увеличению плотности оставшихся, т.е. к проявлению компенсационных процессов. Однако как релаксация, так и эффект

компенсации плотностью во многих фрагментированных человеком ценозах не выявлены (Simberloff, Gotelli, 1984; Brotons et al., 2003; Anjos, 2004; Butaye et al., 2005; Helm et al., 2006; Watling, Donnelly, 2006; Морозов, 2009; Акатов и др., 2013; и др.), либо последствия изоляции для них ограничались выпадением только редких видов (Dzwonko, Loster, 1989; Zacharias, Brandes, 1990; Kwiatkowska, 1994; Загурная, 2011; и др.). Последнее вполне объяснимо, учитывая высокую predisposedность таких видов к вымиранию и низкую способность к расселению (Hanski, 1982).

Высказывается предположение, что отсутствие или низкая скорость релаксации во фрагментированных сообществах могут быть связаны с невысокими изолирующими свойствами окружающей среды (т.е. фрагменты, разбросанные в пределах агрокультурного или техногенного ландшафта, не являются настоящими островами) или непродолжительным периодом их изоляции (преимущественно от 30 до 250 лет) (Metzger, 1997; Cook et al., 2002; Brotons et al., 2003; Anjos, 2004; Watling, Donnelly, 2006; и др.). Чаше предпочтение отдается второму объяснению, что проявилось в широком распространении понятия

“отложенного вымирания видов” или “долга вымирания” (extinction debt: Tilman et al., 1994; Gibb, Hochuli, 2002; Eriksson et al., 2002; Báldi, Vörös, 2006; Kuussaari et al., 2009; Krauss et al., 2010). Но насколько обоснованным является такой выбор?

Для ответа на этот вопрос, по-видимому, необходимо обратить большее внимание на островные природные местообитания (habitat islands: вершины гор, озера, болота и т.д.), период изоляции которых более значителен, чем фрагментов сообществ антропогенного происхождения, но менее чем большинства настоящих островов (Watling, Donnelly, 2006; Gurd, 2006). На Западном Кавказе к таким местообитаниям можно отнести участки субальпийских лугов, расположенные на высокогорных массивах, обособленных от других лесной растительностью (буковыми или буково-пихтовыми лесами). По данным Э.В. Квавадзе и Л.П. Рухадзе (1989), полученным в результате спорово-пыльцевого анализа голоценовых отложений, 3–4 тыс. лет назад площадь высокогорной растительности в этом регионе была существенно больше, чем в современный период. Однако затем началось длительное поднятие растительных поясов, в том числе и границы леса, которое проявляется до настоящего времени, периодически прерываясь нисходящими миграциями растительности. В соответствии с данным сценарием упомянутые выше высокогорные массивы были преимущественно изолированы от более крупных массивов и хребтов как минимум в течение последней тысячи лет. Целью настоящей работы является определение характера влияния изоляции субальпийских фитоценозов на их видовое богатство и встречаемость видов. Мы попытались ответить на три вопроса:

1. Действительно ли относительно длительная изоляция субальпийских лугов привела к снижению их видового богатства на участках фиксированной площади?
2. Если это так, то вызвало ли это увеличение средней плотности (встречаемости) оставшихся видов?
3. Является ли более высокая средняя встречаемость видов на изолированных участках сообществ, чем на неизолированных, результатом проявления компенсационных процессов, или это следствие простого выпадения редких видов?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе анализируется фактический материал, собранный авторами на 14 высокогорных массивах Западного Кавказа, расположенных в бассейнах рек Белая, Малая Лаба, Шахе и Мзымта. Основным объектом исследования стали 16 однородных участков субальпийских лугов площадью

преимущественно 0.25–0.50 га (асс. *Betonici macranthae* – *Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko, 2002, по: Onipchenko, 2002), расположенных на восьми обособленных высокогорных массивах с площадью нелесной растительности от 0.01 до 191 км² и удаленностью до ближайшего более крупного обособленного или необособленного массива от 0.68 до 12 км (площадь и расстояние были определены на основе топографической карты масштабом 1 : 50000 без учета рельефа местности). В качестве эталонов использовали 17 участков субальпийских лугов того же типа, расположенных на шести необособленных высокогорных массивах. В пределах каждого участка растительности закладывали 25 площадок по 16 м² (общая площадь – 400 м²) и 25 площадок по 0.5 м². На этой основе были рассчитаны следующие параметры: S_1 – общее число видов на 400 м² (на 25 площадках по 16 м²); S_2 – среднее число видов на площадках размером 0.5 м²; f – встречаемость каждого вида на площадках 0.5 м² в пределах участков в долях (встречаемость видов, которые были зафиксированы на площадках 16 м², но не попали на площадки 0.5 м², считалась менее 0.04); F – средняя встречаемость видов на площадках 0.5 м² в пределах участков (рассчитывали по формуле: $F = S_2/S_1$). Характеристика участков субальпийских лугов обособленных и необособленных высокогорных массивов приведена в табл. 1 и 2. Для определения характера и силы связи между анализируемыми параметрами были использованы методы корреляционно-регрессионного анализа (Лакин, 1980). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа фактического материала представлены на рис. 1–3 и в табл. 3, 4.

Площадь массивов – число видов

На рис. 1а и в табл. 3 показано соотношение между площадью обособленных высокогорных массивов и числом видов растений на площади 400 и 0.5 м² (S_1 и S_2). Как видно, в обоих случаях между этими параметрами наблюдается статистически значимая положительная корреляция, однако для площадок размером 0.5 м² она существенно ниже, чем для 400 м². Полученный результат согласуется с теорией островной экологии (MacArthur, Wilson, 1963), а также с представлением, что чем меньше площадь участков сообществ, тем сильнее их видовое богатство зависит от локальных факторов, обуславливающих видовую емкость среды, и меньше от региональных, в том числе

Таблица 1. Характеристика участков субальпийских лугов, описанных на обособленных высокогорных массивах Западного Кавказа

Горный массив, бассейн реки, координаты	Площадь массива, км ²	№ участка	Высота над ур. м., м	S_1	S_2	F
Лагонакское нагорье, Белая, 44°04' N, 39°54' E	191.00	1	2155	98	17.2	0.18
		2	1870	105	20.2	0.19
		3	2095	91	21.3	0.23
		4	2070	113	19.1	0.17
г. Ятыргварта, Малая Лаба, 43°51' N, 40°49' E	36.50	5	1810	62	14.2	0.23
		6	1835	80	22.0	0.28
		7	1870	48	14.0	0.29
г. Кут-Малая Чура, Шахе, 43°52' N, 40°00' E	17.90	8	2000	59	15.3	0.26
		9	1980	46	12.5	0.27
г. Ачишхо, Мзымта, 43°43' N, 40°09' E	13.40	10	2250	66	19.7	0.30
г. Пшекиш, Белая, 43°58' N, 40°16' E	9.50	11	2060	62	13.1	0.21
		12	1950	64	16.1	0.25
г. Хуко, Шахе, 43°56' N, 39°49' E	2.80	13	1870	38	14.7	0.39
		14	1890	51	14.5	0.28
хр. Армянский, Белая, 43°54' N, 40°02' E	0.68	15	1900	54	17.2	0.32
г. Бзыке, Белая, 43°55' N, 40°03' E	0.01	16	1870	42	12.1	0.29

изоляции (Terborgh, Faaborg, 1980; Shurin et al., 2000; He et al., 2005; Akatov et al., 2005). При этом следует учитывать, что положительная корреляция между площадью изолятов и числом видов на участках определенного размера только свидетельствует в пользу предположения о наличии островного эффекта, но не является его доказательством, поскольку может быть вызвана и другими факторами. По мнению Келли с соавт. (Kelly et al., 1989), это может быть связано с некоторым различием условий среды на однотипных местообитаниях больших и малых островов. Поэтому мы дополнили проведенный выше анализ сопоставлением числа видов на 400 и 0.5 м² (S_1 и S_2) для участков лугов, расположенных на необособленных массивах и небольших обособленных (с площадью нелесной растительности менее 40 км²). Из рис. 2а видно, что при сходстве значений S_2 (предположительно видовой емкости местообитаний) большинство участков субальпийских лугов, расположенных на необособленных массивах, имеет более высокие значения S_1 по сравнению с участками обособленных массивов, что

подтверждает влияние изоляции на видовое богатство этих сообществ.

Площадь массивов – встречаемость видов

На рис. 1б и в табл. 3 показано соотношение между площадью обособленных массивов и средней встречаемостью видов в пределах расположенных на них участков (F). Видно, что чем меньше площадь высокогорного массива и ниже видовое богатство субальпийских фитоценозов, тем выше средняя встречаемость составляющих их видов. Кроме того, как следует из рис. 2б, встречаемость видов на большинстве участков луговых сообществ небольших по площади обособленных высокогорных массивов (менее 40 км²) в среднем выше, чем на участках необособленных массивов с близкими значениями S_2 (т.е. с предположительно равной видовой емкостью).

Компенсация плотностью или выпадение редких видов?

Для ответа на вопрос, является ли повышенная встречаемость видов на участках сообществ не-

Таблица 2. Характеристика участков субальпийских лугов, описанных на необособленных высокогорных массивах Западного Кавказа

Горный массив, бассейн реки, координаты	№ участка	Высота над ур. м., м	S_1	S_2	F
хр. Пастбище Абаго, Белая, 43°56' N, 40°14' E	1	1895	67	16.3	0.24
	2	1890	64	15.2	0.24
	3	1905	68	17.8	0.26
	4	1885	65	15.8	0.24
	5	1875	74	13.2	0.18
	6	1860	74	14.2	0.19
г. Тыбга, Белая, 43°53' N, 40°15' E	7	2000	77	16.9	0.22
	8	2000	68	14.3	0.21
	9	2020	81	17.4	0.21
	10	2000	63	18.2	0.29
г. Абаго, Белая, 43°55' N, 40°09' E	11	2040	73	21.1	0.29
	12	1950	102	24.5	0.24
хр. Аспидный, Белая, 43°55' N, 40°24' E	13	2275	84	14.6	0.17
	14	2210	91	19.0	0.21
	15	2240	90	28.0	0.31
г. Алоус, Малая Лаба, 43°49' N, 40°30' E	16	2200	41	7.6	0.19
г. Прогонная, Малая Лаба, 43°43' N, 40°41' E	17	2200	87	18.0	0.21

больших обособленных массивов результатом проявления компенсационных процессов или это следствие простого выпадения редких видов, мы проанализировали фактические данные следующим образом.

1. Выбрали группу участков субальпийских лугов обособленных и необособленных массивов с близкими значениями видовой богатства на площадках размером 0.5 м^2 (S_2), предполагая, что они сформированы на местообитаниях с близкой видовой емкостью. Общее число таких участков составило 14, из них 8 были расположены на небольших по размеру обособленных массивах и 6 – на необособленных. Значения S_2 для участков обособленных массивов варьировали в пределах 12.1–15.3 вида, для необособленных – 13.2–15.2; число видов на площади 400 м^2 (S_1) – 38–62 и 64–85 соответственно; средняя встречаемость видов на участках (F) – 0.21–0.39 и 0.17–0.24.

2. Для каждого участка определили число видов в каждом из пяти классов встречаемости: 1-й – 0.01–0.20, 2-й – 0.21–0.40, 3-й – 0.41–0.60, 4-й – 0.61–0.80 и 5-й – 0.81–1.00 (N_1, N_2, \dots, N_5).

3. Определили характер и уровень корреляции между средней встречаемостью видов (F_1) и числом видов в каждом классе встречаемости.

Мы предположили, что если относительно высокая средняя встречаемость видов на участках обособленных массивов обусловлена только выпадением из сообществ редких видов, то следует ожидать отрицательной корреляции между значениями F и числом видов в первом и, возможно, во втором классах встречаемости в сочетании с отсутствием корреляции между F и числом видов в других (третьем–пятом) классах. Если же относительно высокая средняя встречаемость видов на участках обособленных массивов обусловлена в том числе и проявлением эффекта компенсации плотностью, то следует ожидать положительной корреляции между F и числом видов в пятом или в четвертом–пятом классах.

Результаты анализа, приведенные в табл. 4 и на рис. 3, показывают, что между средней встречаемостью видов на больших участках (F) и числом видов растений в первом классе встречаемости имеет место высокая отрицательная корреляция. Кроме того, участки обособленных массивов характеризуются преимущественно меньшим числом таких видов, чем необособленных. Между F и

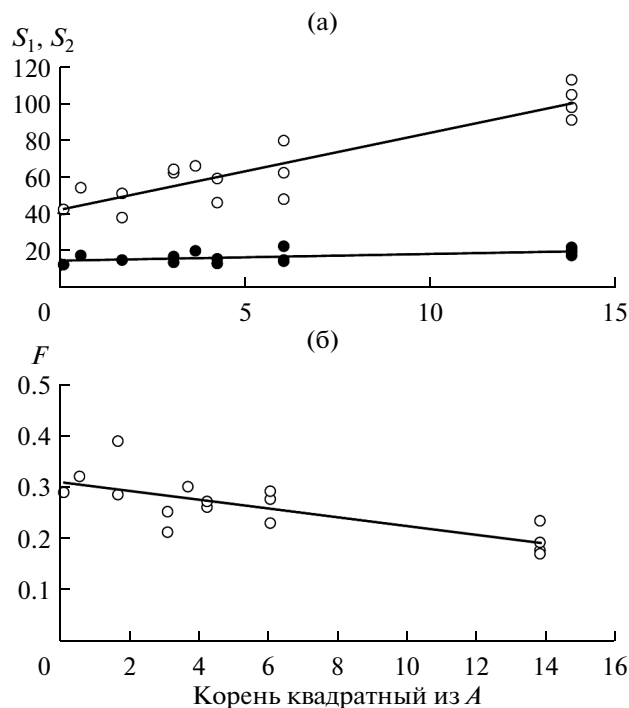


Рис. 1. Соотношение между площадью обособленных высокогорных массивов (A), числом (S_1 , S_2) и средней встречаемостью видов (F) на участках сообществ субальпийских лугов.

а: белые кружки – число видов на 400 м^2 (S_1), черные – число видов на 0.5 м^2 (S_2); б: белые кружки – средняя встречаемость видов на участках (F).

числом видов во втором классе наблюдается отрицательная, но статистически незначимая корреляция, в третьем и четвертом она отсутствует, в пятом наблюдается умеренная положительная корреляция. При этом, как видно из рис. 3б, положительная связь в последнем случае обусловлена всего одним участком, характеризующимся наиболее низким числом видов на площади 400 м^2 (г. Хуко, см. табл. 1). В случае исключения этого

Таблица 3. Соотношение между корнем квадратным из площади обособленных высокогорных массивов, числом и средней встречаемостью видов на участках сообществ субальпийских лугов

Зависимые переменные	n	R^2	r	P
S_1	16	0.820	0.905	<0.001
S_2	16	0.361	0.601	<0.05
F	16	0.566	-0.752	<0.001

Примечание. n – число участков; S_1 – число видов на площади 400 м^2 ; S_2 – среднее число видов на площадках 0.5 м^2 ; F – средняя встречаемость видов на участке; R^2 – коэффициент детерминации; r – коэффициент корреляции Пирсона; P – уровень значимости.

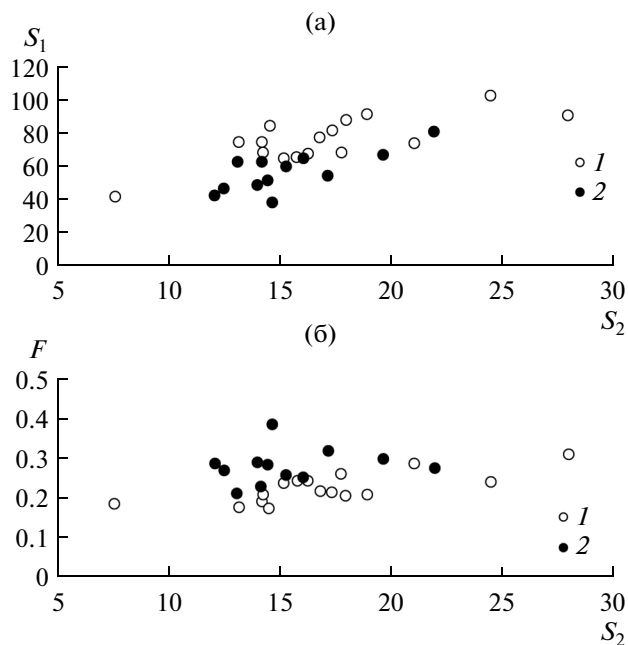


Рис. 2. Соотношение между числом видов на 0.5 м^2 (S_2), 400 м^2 (S_1) и средней встречаемостью видов (F) на участках субальпийских лугов, расположенных на необособленных и обособленных высокогорных массивах с площадью менее 40 км^2 .

1 – участки, расположенные на необособленных высокогорных массивах, 2 – на обособленных.

участка из анализа значение коэффициента корреляции падает до 0.066.

Таким образом, результаты анализа свидетельствуют о том, что последствия изоляции для рассматриваемых сообществ, по-видимому, ограничили выпадением из них преимущественно редких видов, и это не сказалось на плотности (встречаемости) оставшихся. Необходимо отметить, что в данном случае речь идет о локально редких видах, т.е. имеющих низкую встречаемость на малых площадках в пределах конкретных участков субальпийских фитоценозов. Однако, скорее всего, эти виды являются редкими и для региона в целом, о чем свидетельствует характер распределения регионально редких и обычных видов растений по участкам субальпийских фитоценозов, расположенных на необособленных и обособленных высокогорных массивах (Акатов, 1999). Было показано, что распределение первых (т.е. обычных видов) по участкам, расположенным на массивах обоих типов, близко к случайному или равномерному, а вторых (т.е. редких в регионе видов) по необособленным массивам – к случайному, а по обособленным – к пятнистому. Таким образом, в отличие от обычных видов регионально редкие виды отсутствовали на

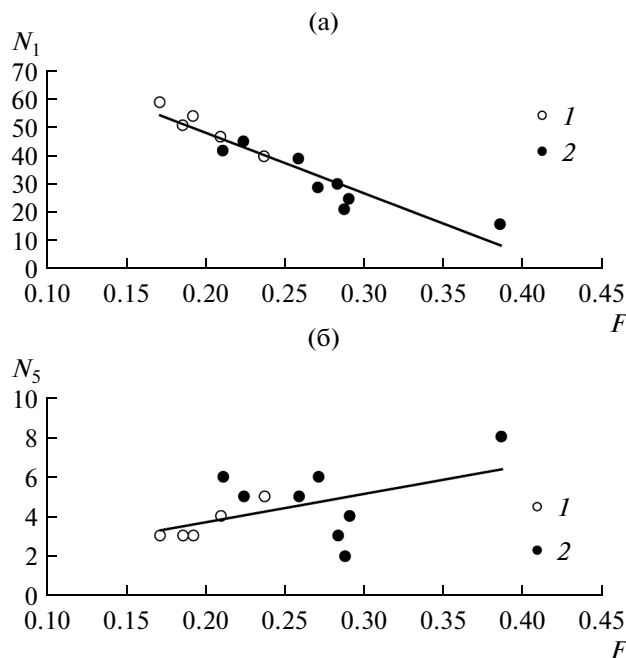


Рис. 3. Соотношение между средней встречаемостью видов на участке (F) и числом видов в первом и пятом классах встречаемости (N_1, N_5).

1 – участки, расположенные на необособленных высокогорных массивах, 2 – на обособленных.

большем числе обособленных массивов, чем можно было бы ожидать в соответствии со случайным распределением, и это можно рассматривать как результат влияния изоляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показали результаты исследований, изоляция луговых сообществ на ряде высокогорных массивов Западного Кавказа в течение примерно тысячи лет привела к снижению их видового богатства. Однако этот процесс, видимо, идет пре-

имущественно за счет выпадения редких видов растений и не сопровождается эффектом компенсации плотностью. Поэтому можно предположить, что для широкого проявления компенсационных процессов требуется более длительный период времени, чем продолжительность изоляции большинства фрагментов сообществ антропогенного происхождения. Соответственно можно ожидать, что современная стадия релаксации фрагментированных человеком ценозов, которая, если судить по опубликованным данным, выражается в выпадении из них преимущественно редких видов организмов без существенного изменения плотности оставшихся, скорее всего, продлится еще весьма продолжительный период времени. Однако для получения более обоснованных представлений в этом отношении необходимы дальнейшие исследования сообществ островных местообитаний.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 97-04-48360 и 12-04-00204).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во МГТИ, 1999. 114 с.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Загурная Ю.С., Шадже А.Е. Влияние фрагментации и смены доминантов на локальное видовое богатство и структуру численности

Таблица 4. Соотношение между средней встречаемостью видов на участке (F) и числом видов в классах встречаемости

N_n	n	R^2	r	P
N_1	14	0.891	-0.944	<0.001
N_2	14	0.054	-0.231	
N_3	14	0.004	-0.059	
N_4	14	0.004	-0.061	
N_5	14	0.254	0.504	<0.1

Примечание. N_n (N_1, N_2, \dots, N_5) – число видов в первом–пятом классах встречаемости; n – число участков; R^2 – коэффициент детерминации; r – коэффициент корреляции Пирсона; P – уровень значимости.

- видов деревьев в лесах Западного Кавказа // Живые и биокосные системы. 2013. № 3; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-3/article-8>
- Загурная Ю.С. Тестирование долговременного эффекта фрагментации на изолированных участках лесных предгорных фитоценозов Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 1. С. 34–40.
- Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П. Растительность и климат голоцена Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1989. 118 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Морозов Н.С. Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдается ли обеднение видового состава и компенсация плотностью // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сб., посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Под. ред. Бабенко А.Б., Матвеевой Н.В., Макарова О.Л., Головач С.И. М.; София: Т-во науч. изд. КМК – PENSOFT РЫ, 2009. С. 429–487.
- Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountain of the Greater Caucasus // Plant Ecol. 2005. V. 181. P. 9–22.
- Anjos L. dos. Species richness and relative abundance of birds in natural and anthropogenic fragments of Brazilian Atlantic forest // Anais da Academia Brasileira de Ciências. 2004. V. 76. № 2. P. 429–434.
- Báldi A., Vörös J. Extinction debt of Hungarian reserves: A historical perspective // Basic and Applied Ecology. 2006. V. 7. P. 289–295.
- Brotans L., Mönkkönen M., Martin J.L. Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in boreal forest birds // Am. Nat. 2003. V. 162. P. 343–357.
- Butaye J., Adriaens D., Honnay E.O. Conservation and restoration of calcareous grasslands: a concise review of the effects of fragmentation and management on plant species // BASE. 2005. V. 9. № 2. P. 111–118.
- Case T.J. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in Gulf of California // Ecology. 1975. V. 56. P. 3–18.
- Cook W.M., Lane K.T., Foster B.L., Holt R.D. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments // Ecol. Lett. 2002. V. 5. P. 619–623.
- Crowell K.L. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda // Ecology. 1962. V. 43. P. 75–88.
- Dzwonko Z., Loster S. Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // Vegetatio. 1988. V. 76. P. 15–27.
- Eriksson O., Cousins S.A.O., Bruun H.H. Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia // J. Veget. Sci. 2002. V. 13. P. 743–748.
- Gibb H., Hochuli D.F. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages // Biol. Conserv. 2002. V. 106. P. 91–100.
- Gurd D.B. Variation in species losses from islands: artifacts, extirpation rates, or pre-fragmentation diversity? // Ecological Applications. 2006. V. 16. № 1. P. 176–185.
- He F., Gaston K.J., Connor E.F., Srivastava D.S. The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale // Ecology. 2005. V. 86. P. 360–365.
- Helm A., Hanski I., Pärtel M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation // Ecol. Lett. 2006. V. 9. P. 72–77.
- Hanski I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // Oikos. 1982. V. 38. P. 210–221.
- Kelly B.J., Wilson J.B., Mark A.F. Causes of species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // J. Ecol. 1989. V. 77. P. 1021–1028.
- Krauss J., Bommarco R., Guardiola M. et al. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels // Ecol. Lett. 2010. V. 13. № 5. P. 597–605.
- Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R.K. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation // Trends Ecol. Evol. 2009. V. 24. P. 564–571.
- Kwiatkowska A.J. Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand // Ann. Bot. Fenn. 1994. V. 31. № 3. P. 169–178.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. V. 17. № 4. P. 373–387.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas // Ecology. 1972. V. 53. P. 330–342.
- Metzger J.P. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil // Landscape and Urban Planning. 1997. V. 37. P. 29–35.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zürich: Veröff. des Geobotan. Institut. der ETH, Stiftung Rübel, 2002. H. 130. 168 p.
- Sara M., Morand S. Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands // Divers. Distrib. 2002. V. 8. P. 1–9.
- Shurin J.B., Havel J.E., Leibold M.A., Pinel-Alloul B. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation // Ecology. 2000. V. 81. № 11. P. 3062–3073.
- Simberloff D., Gotelli N. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone // Biol. Conserv. 1984. V. 29. P. 27–46.
- Terborgh J.W., Faaborg J. Saturation of bird communities in the West Indies // Am. Nat. 1980. V. 116. № 2. P. 178–195.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. Habitat destruction and the extinction debt // Nature. 1994. V. 371. P. 65–66.
- Watling J.I., Donnelly M.A. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness // Conserv. Biol. 2006. V. 20. № 4. P. 1016–1025.
- Wright S.J. Density compensation in island avifaunas // Oecologia. 1980. V. 45. P. 385–389.
- Zacharias D., Brandes D. Species-area relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany // Vegetatio. 1990. V. 88. P. 21–29.