

Роль локальных и региональных процессов в формировании видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа на участках разной площади

Акатов В.В. (akatovmgti@mail.ru)

Майкопский государственный технологический университет (МГТУ)

В соответствии с современными представлениями видовое богатство биологических сообществ на небольших участках может определяться как локальными, так и региональными процессами [1-4]. Под локальными процессами понимают местные абиотические условия и продуктивность среды, физические и биологические нарушения небольшого масштаба, конкуренцию и другие биотические взаимодействия. Эти факторы определяют вероятность локального вымирания особей и популяций в целом. Более благоприятная и продуктивная среда поддерживает большее число особей с меньшей вероятностью гибели каждой из них и, таким образом, снижает вероятность случайного вымирания видов, способствуя росту видового богатства сообществ [5-7].

Одним из общепризнанных факторов, регулирующих число видов на небольших участках ценозов, является также степень доминирования наиболее многочисленного вида (то есть доля особей этого вида в сообществе от общего числа особей всех видов). Известно, что чем выше эта степень, тем преимущественно ниже видовое богатство сообществ [8-10]. Причем, причины данной связи могут быть различными. Так, одним из механизмов влияния доминантов на видовое богатство является снижение ими количества ресурсов, доступных для других видов. Чем выше обилие доминирующего вида, тем меньше ресурсов остается сопутствующим, тем ниже их возможная численность и, соответственно, выше вероятность вымирания в результате флуктуаций среды, тем ниже видовое богатство сообщества [11-14]. Однако, в некоторых ценозах доля ресурсов, используемая доминантом, отражает общий характер распределения пространства ниши между видами в тех или иных условиях [8, 15]. В качестве одного из аргументов в поддержку этого предположения приводят результаты долговременных наблюдений за сообществами разных систематических групп, которые показывают относительную стабильность структуры обилия видов во времени, при том, что их видовой состав и ранги конкретных видов могут значительно меняться [15, 16]. В частности, считается, что для небольших участков сообществ, для сообществ экстремальных условий среды, а также для отдельных ярусов сообществ последовательность оценок обилия видов нередко, несмотря на случайные расхождения, приближается к геометрическому ряду. Эта модель распределения обилия видов соответствует гипотезе перехвата ниш Уиттекера [11]. Она предполагает, что на небольших участках сообществ каждый вид в порядке снижения обилия (увеличения ранга) использует постоянную часть оставшихся ресурсов. В соответствии с ней, ценозы с более высоким уровнем доминирования наиболее конкурентоспособного вида должны характеризоваться не только меньшим количеством ресурсов доступных для сопутствующих видов, но и более «жестким» способом распределения этих ресурсов между ними, что, при прочих равных условиях, может сказаться на их видовом богатстве.

В качестве альтернативы экологическим гипотезам, в 80-90-е годы прошлого века ряд биологов обосновали точку зрения о значительном влиянии на локальное богатство видового фонда сообществ – группы видов, обитающих в пределах определенной области и потенциально способных существовать в этих сообществах. Чем больше размер

видового фонда, тем выше скорость миграции видов на участки ценозов, тем выше их видовое богатство [1, 2, 17].

Считается, что размер видового фонда определяется процессами, действующими преимущественно на широкой пространственной шкале, то есть региональными. Это скорость и продолжительность видообразования, уникальные события истории, региональные особенности климата, изоляция территорий [1, 18]. В частности, по мнению Риклефса, относительно низкое разнообразие видов деревьев на территориях с холодным климатом может быть связано со сложностью их колонизации из-за необходимости формирования в процессе эволюции механизмов устойчивости к низким температурам и морозам [18, 19]. Кроме того, определенное влияние на размер видового фонда сообществ могут оказывать исторические факторы, непосредственно не связанные с современными условиями среды, но нередко действующие в одном с ними направлении [1, 18]. Так, существует предположение, что биомы более близких к полюсам регионов относительно беднее видами, по сравнению с расположенными южнее, в том числе и из-за своей молодости [18, 19]. В определенной степени это справедливо и для биоценозов, расположенных на значительных высотах в горах [8, 20, 21].

В качестве доказательства существенной роли региональных процессов в определении локально видового богатства некоторое время рассматривалась линейная положительная зависимость между значениями этого параметра и размером видового фонда сообществ [1, 17]. Однако, позже строгость данного теста подверглась сомнению, поскольку связь между размером видового фонда и локальным богатством может быть результатом зависимости обеих переменных от третьей – условий среды [4, 22-25].

В свою очередь, связь между числом видов и уровнем доминирования в сообществах не обязательно свидетельствует о значительной роли локальных процессов в их формировании. Так, по мнению В.И. Василевича [26], число потенциальных доминантов в растительных сообществах может определяться общим числом видов, произрастающих в тех или иных условиях (то есть размером видового фонда). В зоне крайних условий существования произрастает лишь весьма небольшой набор видов, что автоматически ограничивает число тех из них, которые способны достигать в данных условиях высокого обилия и доминировать. Поэтому доля ресурсов, используемых наиболее обильным видом в таких сообществах, обычно весьма значительна. Однако там, где условия среды более благоприятны, возрастает как общее число видов, так и число потенциальных доминантов. Соответственно, уровень доминирования на отдельных местообитаниях одного из них оказывается ниже, чем если бы он был единственным претендентом на это место. Поэтому, чем больше размер видового фонда сообществ и выше их локальное видовое богатство, тем большее число видов может достигать высокого обилия и ниже уровень доминирования каждого из них.

Кроме того, результаты численных экспериментов и ряда полевых исследований показывают, что видовое богатство сообществ на меньших по площади участках при увеличении размера видового фонда достигает верхнего предела (видовой емкости) быстрее, чем на более крупных [4, 25, 27]. Поэтому при размере видового фонда более некоторой малой величины варьирование числа видов на маленьких участках должно определяться преимущественно локальными процессами, а на крупных – как локальными, так и региональными.

В целом, несмотря на то, что относительная роль локальных и региональных процессов в формировании видового богатства биологических сообществ активно обсуждается последние два десятилетия, она все еще остается неясной и, особенно применительно к конкретным сообществам и участкам определенного размера. В данной статье мы рассмотрим относительную роль этих процессов в формировании видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа на участках площадью 300 м² и 0.3 га.

Район и метод сбора фактического материала

Сбор фактического материала осуществлялся с 2000 по 2010 годы в бассейнах рек Малая Лаба, Белая, Вулан, Небуг, Агой, Мезыб, Шепси, Шахе, Сочи, Хоста, Мзымта, причем, в значительной мере – в пределах особо охраняемых природных территорий различного статуса (Кавказский природный биосферный заповедник, Сочинский национальный парк, природный парк "Большой Тхач", Майкопский ботанический заказник). Для описания древесного яруса лесных фитоценозов выбирали однородные лесные участки площадью около одного гектара, характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах каждого такого участка были заложены 10 пробных площадок размером 20×15 м. На каждой площадке было выполнено краткое описание лесного фитоценоза, включая определение числа особей всех видов древесных растений с диаметром ствола более 6 см на высоте груди. Описания были выполнены в наиболее распространенных в регионе лесных формациях: в субальпийском березовом и буковом криволесье (доминирующие виды – *Betula litwinowii* Doluch. и *Fagus orientalis* Lipsky); в среднегорных и верхнегорных буково-пихтовых лесах (доминирующие виды – *Abies nordmanniana* (Steven) Spach и *Fagus orientalis*), в среднегорных полидоминантных лесах с высоким обилием *Fagus orientalis*, *Quercus petraea* L. ex Liebl, *Carpinus betulus* L и *Castanea sativa* Miller (южный макросклон); в нижнегорных лесах с доминированием *Quercus petraea*, *Taxus baccata* L. и *Pinus pallasiana* D.Don. (южный макросклон), *Quercus robur* L. и *Carpinus betulus* L. (северный макросклон); в прирусловых лесах с доминированием *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *A. incana* (L.) Moench, *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*. Общее число выбранных и описанных таким образом участков составило 66 и, соответственно, 660 описаний древесного яруса на площадках 300 м².

На основе собранного фактического материала были определены значения следующих показателей: P – видовой фонд (пул) сообществ типов (общее число видов деревьев, произрастающих в сообществах определенных типов); N_s – среднее число стволов на 300 м² в пределах пробного участка; N_b – число стволов на 3000 м² (то есть на 10-и площадках по 300 м²); K_s и K_b – уровень доминирования наиболее конкурентоспособного вида на малых и больших участках (доля особей такого вида от общего числа особей на площадках); S_s и S_b – среднее число видов деревьев на 300 м² и число видов деревьев на 3000 м².

Методы и результаты анализа

Характеристика древесного яруса лесных фитоценозов на участках площадью 300 м² представлена в таблице 1. Из нее следует, что описанные сообщества характеризуются значительным варьированием особей и числа видов деревьев на этих площадках. Минимальное видовое богатство было зафиксировано в верхнегорных и субальпийских лесах (1.4-1.5 видов), максимальное – в нижнегорных прирусловых лесах (7.6 видов). Минимальное среднее для пробного участка число стволов было зафиксировано в сухих дубравах северного макросклона (8 особей на 300 м²), максимальное – в субальпийском буковом криволесье (67.5 особей). При этом варьирование средних значений данной характеристики для определенных типов сообществ в основном укладывается в интервал 18-23 ствола. Связь между числом стволов и числом видов на участках отсутствует ($n=66$, $r = 0.150$). При исключении максимального значения N_s (67.5 особей) коэффициент корреляции повышается до статистически значимой величины – 0.323 ($n=65$, $p < 0.05$). Однако даже в этом случае N_s определяет варьирование S_s не более чем на 10%.

Средний уровень доминирования наиболее конкурентоспособного вида на участках площадью 300 м² (K_s) варьирует от 0.33 до 0.96, в среднем для типов сообществ примерно в тех же пределах – от 0.33 до 0.84. Максимальные значения этого параметра выявлены в сообществах, сформированных в экстремальных условиях среды: в субальпийском и верхнегорном поясах, а также на сухих склонах Черноморского побережья (сообщества с

доминированием дуба скального и сосны Палласа); минимальные – в теплых и влажных условиях (сообщества с доминированием тиса ягодного, нижнегорные прирусловые и среднегорные полидоминантные лесах). Соотношение между K_s и S_s характеризуется высоким уровнем корреляции ($n=63$, $r = -0.839$, $p < 0.001$).

Таблица 1 Характеристика древесного яруса лесных фитоценозов на 300 м²

Сообщества; доминирующие виды (высота над ур. м., м)	n	N_s	K_s	P	S_s
1. Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Taxus baccata</i> (50-300)	1	18.7	0.33	18	6.2
2. Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Pinus pallasiana</i> (50-300)	4	21.5 (14.9-36.5)	0.78 (0.71-0.91)	15	3.0 (1.9-3.7)
3. Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Quercus petraea</i> (350-1000)	7	22.5 (13.7-34.6)	0.79 (0.60-0.93)	9-11	3.1 (1.8-5.7)
4. Нижнегорные и среднегорные прирусловые леса обоих макросклонов; <i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i> (300-800)	9	19.7 (13.5-23.9)	0.63 (0.39-0.83)	16-17	3.8 (2.6-5.0)
5. Нижнегорные прирусловые леса северного макросклона; <i>Carpinus betulus</i> и <i>Fagus orientalis</i> (250-500)	8	18.6 (10.2-28.0)	0.52 (0.35-0.76)	15-23	4.8 (3.1-7.6)
6. Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus robur</i> (100-300)	8	22.7 (18.7-27.0)	0.51 (0.44-0.63)	17	4.7 (3.2-6.3)
7. Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus petraea</i> (350-1000)	4	17.7 (8-19.6)	0.75 (0.65-0.91)	15	2.7 (1.9-3.3)
8. Среднегорные полидоминантные леса южного макросклона (500-1000)	3	20.1 (15.3-23.2)	0.43 (0.38-0.46)	17	4.0 (3.6-4.4)
9. Среднегорные леса северного макросклона; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (600-1400)	9	16.0 (10.9-30.1)	0.70 (0.62-0.85)	12	2.7 (2.3-3.2)
10. Верхнегорные леса обоих макросклонов; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1400-1800)	8	19.8 (13.5-31.8)	0.81 (0.61-0.92)	4-7	2.3 (1.4-4.2)
11. Субальпийские леса обоих макросклонов; <i>Betula litwinowii</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1800-2200)	5	37.0 (21.2-67.5)	0.86 (0.70-0.96)	4-6	2.5 (1.5-3.7)

Примечание: n – количество участков; N_s – среднее число стволов на 300 м²; K_s – уровень доминирования; P – размер видового фонда; S_s – среднее число видов деревьев на участках 300 м².

В таблице 2 представлены данные по участкам древесного яруса лесных фитоценозов площадью 0.3 га. Сопоставление данных из таблиц 1 и 2 свидетельствует, что распределение плотности особей и числа видов древесных растений по типам сообществ на больших и малых участках имеет сходный характер. Однако, уровень связи между степенью доминирования и видовым богатством деревьев на больших участках несколько ниже, чем на малых ($n=66$, $r = -0.626$, $p < 0.001$). Между N_b и S_b связь отсутствует ($n=66$, $r = 0.049$).

Размер видового фонда (P) древесного яруса изученных сообществ варьирует от 4 видов в субальпийском буковом криволесье и верхнегорных буково-пихтовых лесах южного макросклона до 23 – в прирусловых лесах северного макросклона. Между значениями данного параметра и видовым богатством сообществ деревьев как на малых, так и на больших участках наблюдается статистически значимая связь (300 м²: $r = 0.616$, $p < 0.001$; 3000 м²: $r = 0.653$, $p < 0.001$).

Таблица 2. Характеристика древесного яруса лесных фитоценозов на 3000 м²

Сообщества; доминирующие виды (высота над ур. м., м)	<i>n</i>	<i>N_b</i>	<i>K_b</i>	<i>S_b</i>	<i>S_b/S_s</i>
1. Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Taxus baccata</i> (50-300)	1	187	0.24	14	2.3
2. Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Pinus pallasiana</i> (50-300)	4	215 (149-365)	0.78 (0.70-0.91)	7.0 (5-10)	2.4 (1.5-2.8)
3. Нижнегорные леса южного макросклона; <i>Quercus petraea</i> (100-350)	7	225 (137-346)	0.79 (0.60-0.93)	5.9 (4-11)	2.0 (1.4-2.8)
4. Нижнегорные и среднегорные прирусловые леса обоих макросклонов; <i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i> (300-800)	9	197 (135-239)	0.58 (0.31-0.83)	8.6 (5-11)	2.3 (1.7-3.8)
5. Нижнегорные прирусловые леса северного макросклона; <i>Carpinus betulus</i> и <i>Fagus orientalis</i> (250-500)	8	186 (102-280)	0.48 (0.23-0.75)	12.0 (5-23)	2.5 (1.6-3.9)
6. Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus robur</i> (100-300)	8	227 (187-270)	0.46 (0.40-0.58)	8.3 (5-11)	1.8 (1.3-2.1)
7. Нижнегорные леса северного макросклона; <i>Quercus petraea</i> (350-500)	4	147 (80-196)	0.74 (0.64-0.91)	6.5 (6-7)	2.6 (2.1-3.2)
8. Среднегорные полидоминантные леса южного макросклона (500-1000)	3	201 (153-232)	0.36 (0.30-0.39)	6.7 (5-9)	1.7 (1.3-2.0)
9. Среднегорные леса северного макросклона; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (600-1400)	9	160 (109-301)	0.70 (0.55-0.85)	5.7 (4-8)	2.1 (1.7-2.1)
10. Верхнегорные леса обоих макросклонов; <i>Abies nordmanniana</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1400- 1800)	8	198 (135-318)	0.80 (0.58-0.92)	3.6 (2-5)	1.6 (1.4-2.2)
11. Субальпийские леса обоих макросклонов; <i>Betula litwinowii</i> и <i>Fagus orientalis</i> (1700-2200)	5	370 (212-675)	0.82 (0.63-0.96)	4.0 (3-6)	1.6 (1.4-2.0)

Примечание: *n* – количество участков; *N_b* – среднее число стволов на 3000 м²; *K_b* – уровень доминирования; *P* – размер видового фонда; *S_b* – среднее число видов деревьев на участках 3000 м²; *S_b/S_s* – показатель отражающий уровень видовой насыщенности сообществ.

Таким образом, результаты анализа фактического материала с использованием парного коэффициента корреляции Пирсона позволяют предположить, что на видовое богатство сообществ на участках разной площади могут влиять как локальные, так и региональные процессы. Что бы исключить возможную взаимозависимость факторов *K* и *P* и определить относительную роль *N*, *K* и *P* в варьировании *S_s* и *S_b* мы использовали метод множественного корреляционно-регрессионного анализа. Он позволяет оценить относительное влияние каждого из факторов на зависимую величину, абстрагируясь от связи вариации каждого из факторов с вариацией остальных факторов [28]. Относительный вклад *K*, *N* и *P* в предсказание локального видового богатства (*S*) оценивали на основе стандартизованного коэффициента регрессии (*Beta*) и коэффициента раздельной детерминации (*d²* – равен произведению парного коэффициента корреляции определенного фактора на его *Beta*-коэффициент). Расчеты проводили с использованием программ Microsoft Excel 2003 и Statistica 6.0.

Результаты анализа данных представлены в таблице 3. Из нее видно, что на участках лесных фитоценозов площадью 300 м² существенное влияние на число видов деревьев (*S_s*) оказывает только *K_s*. В совокупности же локально действующие факторы определяют варьирование видового богатства почти на 70%. Влияние размера видового фонда, а следовательно региональных процессов, на значения данного параметра (*S_s*) фактически отсутствует. На более крупных участках роль числа особей (*N_b*) в варьировании числа видов также статистически не значима, а степени доминирования наиболее конкурентно сильного вида (*K_b*) составляет примерно 20%. При этом, роль видового фонда в определении видового богатства сообществ возрастает почти до 30%.

Таблица 3. Влияние уровня доминирования, числа особей и размера видового фонда на число видов деревьев на участках лесных фитоценозов разного размера

Участки сообществ площадью:	n	N		K		P		N + K + P	
		Beta	d ²	Beta	d ²	Beta	d ²	R	R ²
300 м ²	66	0.279	0.042	-0.764	0.641	0.156	0.096	0.883	0.780
3000 м ²	66	0.092	0.005	-0.329	0.206	0.452	0.294	0.705	0.497

Примечание: R – коэффициент множественной корреляции; R² – коэффициент множественной детерминации; Beta – стандартизированный коэффициент регрессии (standart regression coefficient); d² – коэффициент раздельной детерминации; подчеркнуты статистически значимые (для 5% и более высокого уровня) значения параметров R и Beta.

Полученные результаты свидетельствуют, что соотношение роли локальных и региональных процессов в определении видового богатства древесного яруса лесных фитоценозов Западного Кавказа действительно не одинаково на участках разной площади. Можно предположить, что на небольших участках сообществ количество ресурсов очень ограничено, причем более или менее значительная их часть перехватывается доминирующим видом. Поэтому видовая емкость таких участков не высока и для их насыщения видами достаточно небольшого по размеру видового фонда. Отсюда, число видов на небольших участках определяется преимущественно локально действующими факторами, причем в основном степень доминирования наиболее конкурентно сильного вида. Но чем более крупными являются участки, тем большее количество ресурсов находится в их пределах, тем больший по размеру видовой фонд необходим для их насыщения видами и тем значительнее роль этого фактора в определении видового богатства. Поэтому, на более крупных участках лесных фитоценозов число видов деревьев определяется как локально действующими факторами (уровнем доминирования), так и размером видового фонда, а, соответственно, региональными процессами.

В случае, если сообщества на крупных однородных участках будут полностью насыщены видами и, соответственно, S_s и S_b будут варьировать только в ответ на изменения условий среды, следует ожидать что они будут характеризоваться примерно равными значениями соотношения S_b/S_s. Напротив, если число видов на меньших площадках (S_s) ограничивается только локальными процессами, а на более крупных (S_b), как локальными, так и региональными, то следует ожидать существенного варьирования S_b/S_s. Поэтому данное соотношение, по-видимому, можно использовать в качестве грубой оценки относительной степени соответствия видовой емкости и фактического видового богатства крупных участков близких по структуре сообществ.

Данный подход позволяет нам сопоставить относительный уровень видовой насыщенности древесного яруса лесов разных типов Западного Кавказа на участках 0.3 га. Как следует из таблицы 2, в пределах каждого типа сообщества крупные участки характеризуются значительным варьированием степени видовой насыщенности. Однако в среднем наиболее низкие значения соотношения S_b/S_s имеет древесный ярус нижнегорных лесов северного макросклона с доминированием дуба черешчатого, среднегорных полидоминантных лесов южного макросклона, а также верхнегорных и субальпийских лесов обоих макросклонов. Можно предположить, что степень соответствия видового богатства видовой емкости этих ценозов в среднем ниже, чем других – прирусловых лесов, нижнегорных лесов с доминированием *Quercus petraea*, *Taxus baccata* и *Pinus pallasiana*, среднегорных буково-пихтовых лесов. Возможные причины данного явления уже становились предметом обсуждения [21]. Более обстоятельно они будут рассмотрены позже, после накопления большего по объему фактического материала по каждому из типов лесных ценозов Западного Кавказа.

Литература

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

2. Zobel M., van der Maarel E., Dupre C. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science*. 1998. V. 1. P. 55-66.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
4. Akatov V., Chefranov S., Akatova T. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // *Plant Ecology*. 2005. Vol. 181. № 1. P. 9-22.
5. MacArthur R.H., Wilson E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. 1963. V. 17. № 4. P. 373-387.
6. Kaspari M., Yuan M., Lecanne A. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // *Amer. Natur.* 2003. V. 161. № 3. P. 459-477.
7. Wright D.H., Currie D.I., Maures B.A. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. Chicago Press, 1993. P. 66-75.
8. Able K.P., Noon B.R. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States // *Oecologia (Berl.)*. 1976. V. 26. P. 275-294.
9. Panchal N.S., Pandey A.N. Analysis of vegetation of Rampara forest in Saurashtra region of Gujarat state of India // *Tropical Ecology*. 2004. V. 45. № 2: P. 223-231.
10. Devlal R., Sharma N. Altitudinal changes in dominance-diversity and species richness of tree species in a temperate forest of Garhwal Himalaya // *The Journal of American Science*. 2008. V. 4. № 3. P. 46-53.
11. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
12. McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Rastetter E.B., Fry B., Giblin A.E., Kielland K., Kwiatkowski B.L., Laundre J.A., Murray G. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // *Nature*. 2002. V. 415. P. 68-71.
13. Kunte K. Competition and species diversity: removal of dominant species: increases diversity in Costa Rican butterfly communities // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 69-76.
14. Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ // *Журн. общ. биологии*. 2009. Т. 70. № 4. С. 285-295.
15. Brown J.H., Ernest S.K.M., Parody J.M., Haskell J.P. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments // *Oecologia*. 2001. V. 126. P. 321-332.
16. Nally R.M. Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes // *The American naturalist*. 2007. V. 170. № 3. P. 79-91.
17. Cornell, H.V. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // *Amer. Natur.* 1985. V. 126. P. 565-569.
18. Qian H., Ricklefs R.E. Taxon richness and climate in Angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? // *Amer. Natur.* 2004. V. 163. № 5. P. 773-779.
19. Latham R.E., Ricklefs R.E. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Univ. Chicago Press, 1993. P. 294-315.

20. Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 4. С. 308-317.
21. Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 6. С. 479-490.
22. Srivastava D.S. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials // Journal of Animal Ecology. 1999. V. 68. P. 1-16.
23. Herben T. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect // Journal of Vegetation Science. 2000. V. 11. P. 123-126.
24. Lepš J. Species-pool hypothesis: limits to its testing // Folia geobotanica. 2001. V. 36. P. 45-52.
25. 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.
26. Василевич В.И. Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1674-1681.
27. Terborgh J.W., Faaborg J. Saturation of bird communities in the West Indies // Amer. Natur. 1980. V. 116. № 2. P. 178-195.
28. Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. М., 1996. 368 с.