

### **Влияние фрагментации и смены доминантов на локальное видовое богатство и структуру численности видов деревьев в лесах Западного Кавказа**

Акатов В. В., Акатова Т. В., Загурная Ю.С., Шадже А.Е.

В работе анализируются последствия фрагментации и смены первичных доминантов вторичными (аборигенными и инородными) для древесного яруса лесов Западного Кавказа. Выявлено, что в большинстве случаев эти процессы не ведут к существенному изменению видового богатства и структуры численности видов деревьев на участках сообществ. Однако, если новые доминанты достигают более или менее высокой численности, чем прежние, то видовое богатство изменяется не только в результате перехвата ими большей или меньшей доли ресурсов, но и потому, что они провоцируют более или менее «жесткое» разделение сопутствующими видами оставшихся ресурсов.

Ключевые слова: *фрагментация местообитаний, нарушения, доминанты, видовое богатство, структура численности видов, эффект компенсации плотностью, древесный ярус, лес, Западный Кавказ.*

### **Effects of fragmentation and replacement of dominants on species richness and pattern of individual distribution among tree species in forests of the Western Caucasus**

V. V. Akatov, T. V. Akatova, J. S. Zagurnaja , A. E. Shadzhe

The consequences of fragmentation and replacement of primary dominants by secondary dominants (native and alien) in the tree layer have been studied in forests of the Western Caucasus. The results show that in most cases these processes have not changed significantly species richness and pattern of individual distribution among tree species. However, if secondary dominants reach greater or smaller abundance, than primary dominants, then they lead to change in the species richness of communities not only as a result of interception them greater or smaller part of resources from the environment, but also therefore that they provoke more or less "hard" partitioning of remaining resources among associated species.

Keywords: *habitat fragmentation, disturbances, dominants, species richness, species-abundance distributions, density compensation effect, tree layer, forest, Western Caucasus.*

Изменения лесной растительности повсеместно достигли огромного масштаба. В значительной мере они связаны с разрушением и фрагментацией природных ландшафтов, нарушениями древостоев в результате их эксплуатации (контролируемых и неконтролируемых рубок), внедрением в лесные фитоценозы инвазивных видов растений.

Сокращение площади лесов ведет к региональному или полному вымиранию некоторого числа видов, а их фрагментация, согласно теории островной экологии Макарура и Вилсона, — к снижению численности локальных популяций, интенсивности обмена видами между остатками сообществ, ставших изолятами и, в результате, к снижению их видового богатства [7]. Выпадение из лесных сообществ одних видов может привести к увеличению численности других, в том числе и доминирующих (эффект компенсации плотностью), а, соответственно, к изменению структуры численности оставшихся видов [10].

Другим следствием нарушения лесных фитоценозов является смена в них первичных (климаксовых) доминантов на аборигенные или иноземные доминанты производных сообществ. Поскольку разные виды деревьев отличаются друг от друга по конкурентоспособности и характеру воздействия на фитосреду, смена доминантов в сообществах может оказать дополнительное существенное влияние на многие функционально важные характеристики экосистем. В частности, смена в растительных сообществах первичных доминантов на другие с более высокой конкурентной способностью может иметь отрицательные последствия для видового богатства растений [9, 11]. Кроме того, средообразующая деятельность некоторых иноземных видов (путем избирательного использования минеральных ресурсов, изменения светового режима, физико-химических свойств почвы, аллелопатии и т. д.) может препятствовать произрастанию в сообществах определенных аборигенных видов растений, обычных для данных типов местообитаний [5].

Однако представление о значительной зависимости видового богатства ценозов от биоэкологических особенностей доминантов, по-видимому, применимо не ко всем сообществам и ситуациям. Так, высказывается предположение, что уровень доминирования, структура численности видов и видовое богатство могут быть проявлением эмергентности сообществ [8, 12]. Если это так, то смена одних доминантов другими не должна вести к существенному изменению уровня доминирования и иметь значительные

последствия для сообществ. Существует также мнение, что уровень доминирования не определяет, а, в определенной степени, зависит от видового богатства или, точнее, от размера видового пула сообществ [1]. Чем больше размер пула ценозов, тем большее число видов способно достигать высокой численности, тем ниже уровень доминирования каждого из них на конкретных участках. Поэтому увеличение размера видового пула сообществ за счет появления новых (иноземных) видов должно вести не к росту, а к снижению в них уровня доминирования.

Несмотря на важность проблем фрагментации лесных сообществ и смены в них доминирующих видов, публикации, посвященные влиянию этих процессов на число и структуру численности видов, встречаются относительно редко. Целью нашей работы является восполнение этого пробела на примере древесного яруса нижнегорных лесов Западного Кавказа.

### **Материал и методика**

Объектом исследований явился древесный ярус нефрагментированных и фрагментированных лесов, расположенных на плакорных, склоновых и прирусловых местообитаниях в бассейнах рек Западного Кавказа. На склоновых и плакорных местообитаниях (бассейны рек Кубань, Лаба, Белая и Шахе) были выбраны и описаны участки лесных фитоценозов с доминированием *Fagus orientalis*, *Quercus robur* и *Carpinus betulus*. Дуб черешчатый является первичным доминантом в сообществах, расположенных на местообитаниях с достаточным или даже избыточным увлажнением в пределах высот от 80 до 400 м над ур. м; бук восточный — на аналогичных местообитаниях, но расположенных выше — 400–1400 м. *Carpinus betulus* преобладает на нарушенных участках леса, где исходно доминировали *Quercus robur* и *Fagus orientalis* [2].

Обследованные фрагменты (изолированные участки) лесов характеризовались доминированием дуба черешчатого и были сосредоточены на плакорах в бассейнах рек Кубань, Белая и Лаба (80–300 м над ур. м). Как правило, они были окружены сельскохозяйственными землями — пашней, пастбищами, сенокосами, а также залежными сообществами. Общее число отобранных и описанных фрагментов составило 18; их площадь варьировала от 9.5 до 616 га; расстояние до пояса нефрагментированных широколиственных лесов — от 0.2 до 37.8 км.

Для описания древесного яруса лесных фитоценозов плакорных и склоновых местообитаний мы выбирали однородные лесные участки площадью около одного гектара, расположенные на разных высотах и характеризующиеся различной экспозицией и крутизной. В пределах каждого такого участка были заложены 10 пробных площадок размером 20×15 м. На каждой площадке была произведена регистрация видов деревьев с диаметром ствола более 6 см на высоте груди и определена численность каждого из них. Общее число выбранных и описанных участков древесного яруса составило 63, в том числе 45 в пределах неизолированных и 18 — изолированных сообществ.

Последствия смены аборигенных доминантов иноземными были изучены на примере участков лесных фитоценозов прирусловых местообитаний (пойм и нижних террас рек). С этой целью нами было выявлено и описано 40 участков леса по 300 м<sup>2</sup> с доминированием в древесном ярусе иноземного вида *Robinia pseudoacacia* (прирусловые леса р. Белой), 14 участков с доминированием *Acer negundo* (прирусловые леса р. Пшиш), 7 — *Ailanthus altissima*, 3 — *Ficus carica* (прирусловые леса рек Причерноморья). В дальнейшем эти сообщества будем называть инвазивными.

Среди указанных иноземных видов, достигающих состояния доминирования в прирусловых лесах района исследований, все являются одичавшими интродуцентами. Два из них (*Robinia pseudoacacia* и *Acer negundo*) родом из Северной Америки и один вид — *Ailanthus altissima* — имеет восточно-азиатское происхождение. Вопрос о местонахождении изначальной области произрастания *Ficus carica* является дискуссионным.

Данные по инвазивным сообществам были сопоставлены с данными по аналогичным сообществам с доминированием аборигенных видов растений (эталонными сообществами). Их описания были выполнены либо в тех же лесных массивах, где описывались участки с доминированием иноземных видов, либо в других районах, но на аналогичных местообитаниях. В частности, при определении особенностей древесного яруса прирусловых лесов с доминированием *Robinia pseudoacacia* в качестве эталонов были использованы две группы участков леса (по 42 участка) с доминированием аборигенных видов (*Populus nigra*, *Alnus incana*, *Salix alba*), расположенных на таких же местообитаниях в долине той же реки (Белая) и в том же высотном интервале (150–200 м над ур. м.). В качестве эталона для лесов с доминированием *Acer negundo* использовали 14 участков прирусловых лесов бассейна реки Пшиш с доминированием *Salix alba* и *Alnus incana* (100–240 м над ур. м.); для лесов с доминированием *Ailanthus*

altissima (описаны в долинах рек Сочи, Мацеста и Текос, 17–130 м над ур. м.) — три группы участков леса (по 7 участков), описанных в долинах рек Сочи, Мацеста, Шахе и Аше (100–130 м над ур. м.) (в двух группах участков доминировала *Alnus glutinosa*, в одной — *Alnus incana*). Три участка прируслового леса с доминированием *Ficus carica* были описаны на правом крутом берегу реки Мзымта на высоте 133 м над ур. м. В качестве эталонов для них были использованы две группы участков (3 и 4 участка), описанные на том же берегу в интервале высот 110–185 м, а также одна группа участков (в числе 3), описанных на аналогичных местообитаниях в долине реки Шахе (102 м над ур. м.). На одном из этих участков доминировала ольха серая (*Alnus incana*), на всех остальных — *Alnus glutinosa*. На каждом участке древесного яруса (по 300 м<sup>2</sup>) было выполнено краткое описание лесного фитоценоза и регистрировались все особи древесных видов с диаметром ствола более 6 см на уровне груди.

Сопоставление сообществ с доминированием разных видов деревьев производилось с использованием следующих параметров:  $N$  — среднее число особей деревьев или кустарников на участках,  $K1$  — отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей (уровень доминирования),  $S$  — среднее число видов на участках,  $Nc$  — средняя плотность особей сопутствующих видов на участках. Сопоставление структуры обилия видов на участках сообществ с доминированием адвентивных и аборигенных растений проводилось путем построения и анализа графиков «ранг/логарифм обилия вида» усредненных для групп участков (ось абсцисс — ранг; ось ординат — логарифм среднего для группы участков числа особей видов 1, 2, 3, ... n-го рангов) [4]. При сравнении средних величин использовали  $t$ -критерий Стьюдента.

## Результаты и обсуждение

Характеристика плакорных и склоновых участков леса с первичными (*Fagus orientalis* и *Quercus robur*) и вторичными аборигенными (*Carpinus betulus*) доминантами представлена в таблицах 1 и 2 и на рисунке 1. Из таблицы 1 следует, что участки изолированных лесных фитоценозов с доминированием *Quercus robur* характеризуются несколько более высоким уровнем доминирования, чем аналогичные неизолированные, но несколько меньшими видовым богатством и средней плотностью сопутствующих видов. Причем во всех случаях различия статистически не значимы даже при  $P < 0.1$ . Из рисунка 1А следует, что структура численности видов на участках



изолированных и неизолированных дубовых сообществ имеет сходный характер. Кроме того, для обеих групп участков соотношение «ранг/логарифм обилия вида» хорошо описывается линейной функцией (коэффициент детерминации равен 0.99 и 0.98: табл. 2), что свидетельствует о хорошем соответствии структуры обилия видов геометрической модели [4]. Это предполагает, что на участках сообществ каждый вид в порядке снижения численности (увеличения ранга) использует постоянную (K-ую) часть оставшихся ресурсов сообщества. В соответствии с таким сценарием, рост плотности особей доминанта должен сопровождаться преимущественно снижением плотности других видов, что подтверждается нашими данными. Поэтому несколько более высокий уровень доминирования *Quercus robur* в изолированных фитоценозах района исследований вряд ли можно объяснить проявлением эффекта компенсации плотностью.

Таблица 1 — Характеристика древесного яруса лесных фитоценозов с доминированием первичных и вторичных доминантов

Доминирующие виды (высота над ур. м., м)	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>KI</i>	<i>Nc</i>
Нефрагментированные сообщества					
<i>Fagus orientalis</i> (80-1300)	10	169 (87-225)	5.9 (2-7)	0.68 (0.53-0.97)	10.8 (4.2-18.7)
<i>Carpinus betulus</i> (450-1050)	10	180 (80-257)	8.1 (5-13)	0.52 (0.39-0.75)	13.5 (4.6-22.3)
<i>Quercus robur</i> (200-350)	11	239 (165-286)	9.2 (6-13)	0.44 (0.31-0.59)	17.3 (8.3-24.6)
<i>Carpinus betulus</i> (200-300)	14	224 (154-270)	8.5 (5-13)	0.44 (0.35-0.55)	17.3 (11.1-21.9)
Фрагментированные сообщества					
<i>Quercus robur</i> (200-350)	18	213 (126-280)	8.1 (6-12)	0.51 (0.30-0.72)	15.1 (6.7-24.0)

Примечание:  $n$  — число участков,  $N$  — среднее число особей деревьев на участках,  $K1$  — отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей,  $S$  — среднее число видов на участках,  $Nc$  — средняя плотность особей сопутствующих видов на участках.

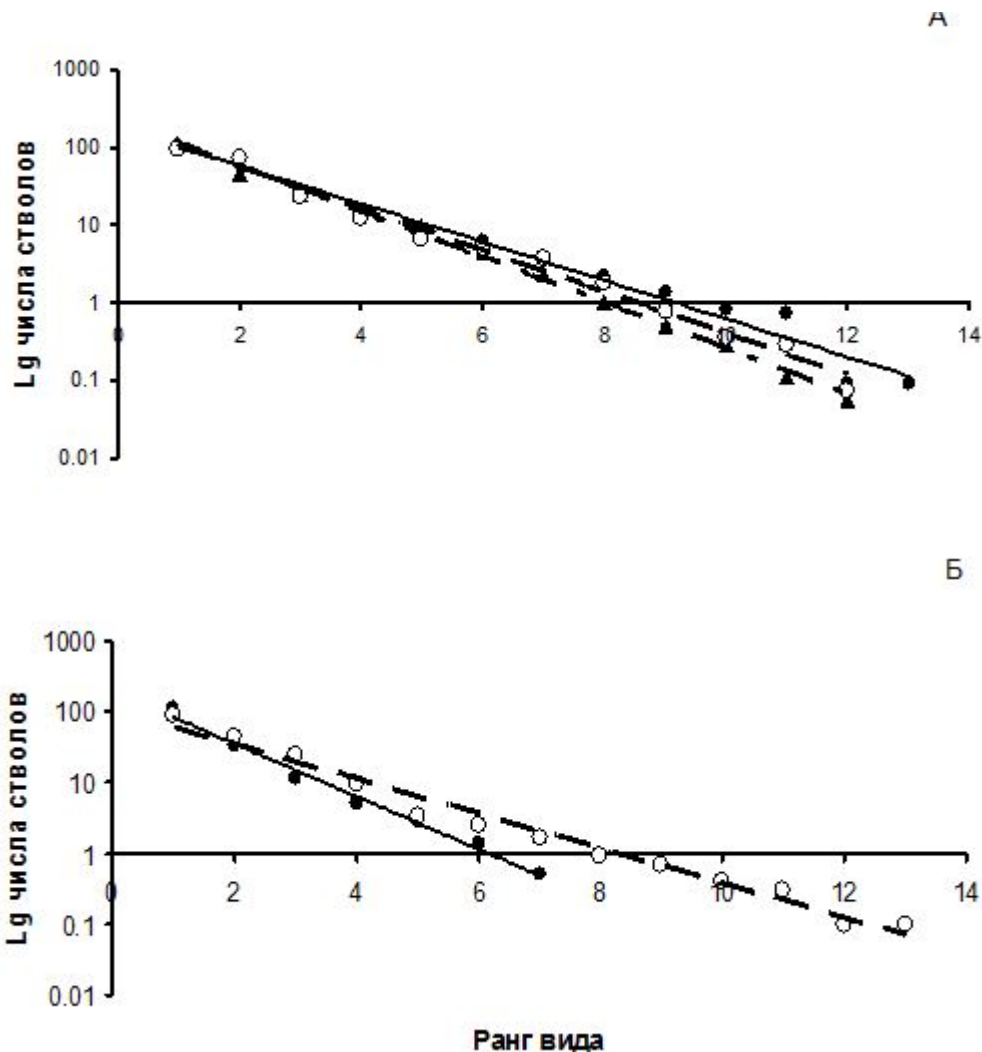


Рисунок 1 — Кривые значимости видов (ранг/логарифм обилия вида) для участков древесного яруса фрагментированных и нефрагментированных лесов с первичными (*Quercus robur*, *Fagus orientalis*) и вторичным (*Carpinus betulus*) доминантами

Темные кружки, сплошная линия — не изолированные участки с доминированием *Quercus robur* (А) и *Fagus orientalis* (Б); темные треугольники, пунктирная линия с точками — изолированные участки с доминированием *Quercus robur* (А); белые кружки, пунктирная линия — не изолированные участки с доминированием *Carpinus betulus* (А и Б).

Из таблицы 1 следует, что мало нарушенные участки неизолированных лесных фитоценозов с доминированием *Quercus robur* практически не отличаются ни по одному из анализируемых параметров (плотность древостоя, уровень доминирования, видовое богатство, средняя плотность сопутствующих видов) от нарушенных участков с доминированием *Carpinus betulus*. Из рисунка 1А и таблицы 2 также следует, что структура рангового распределения обилия видов на участках дубовых и грабовых лесов имеет сходный характер и хорошо соответствует геометрической модели.

Таблица 2 — Параметры линейной модели соотношения «ранг/логарифм обилия вида» ( $\lg y = \lg a + x \lg b$ )

Доминирующие виды	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Фрагментированные сообщества				
<i>Quercus robur</i> (80-300)	18	219.00	-0.68	0.99
Нефрагментированные сообщества				
<i>Fagus orientalis</i> (80-1400)	10	197.97	-0.86	0.99
<i>Carpinus betulus</i> (450-1050)	10	105.64	-0.58	0.98
<i>Quercus robur</i> (200-350)	11	182.51	-0.57	0.98
<i>Carpinus betulus</i> (200-300)	14	188.45	-0.62	0.99
<i>Ailanthus altissima</i>	7	131.72	-1.72	0.98
Аборигенные (1)	7	87.76	-1.67	0.98
Аборигенные (2)	7	95.16	-1.60	0.97
Аборигенные (3)	7	148.29	-2.19	0.94
<i>Ficus carica</i>	3	27.60	-0.50	0.97
Аборигенные (1)	3	16.99	-0.45	0.93
Аборигенные (2)	4	31.57	-0.60	0.99
Аборигенные (3)	3	18.03	-0.61	0.99
<i>Robinia pseudoacacia</i>	40	24.63	-0.76	0.98
Аборигенные (1)	42	31.34	-0.82	0.99
Аборигенные (2)	42	31.21	-0.82	0.99
<i>Acer negundo</i>	14	43.35	-0.99	0.98



Аборигенные	14	18.76	-0.61	0.98
-------------	----	-------	-------	------

Из таблицы 1 также следует, что участки вторичных грабовых лесов, расположенные в пределах высот 450–1050 м над ур. м., характеризуются более низким уровнем доминирования и более высоким видовым богатством по сравнению с мало нарушенными участками с господством *Fagus orientalis* (разница статистически значима при  $P < 0.5$ ). При этом уровень доминирования и в тех и в других в среднем выше, чем в дубовых и грабовых лесах, расположенных ниже по склону. Как следует из рисунка 1Б и таблицы 2, для обеих групп участков соотношение «ранг/логарифм обилия вида» хорошо описывается линейной функцией, однако прямая, в случае грабовых сообществ, проходит менее круто, чем у буковых. Это свидетельствует о том, что виды деревьев в сообществах с доминированием *Carpinus betulus* характеризуются в среднем более высоким обилием, чем виды соответствующих рангов в сообществах с доминированием *Fagus orientalis*.

Таким образом, как следует из наших данных, смена дуба черешчатого грабом не привела к существенному изменению уровня доминирования в сообществах, числа и структуры численности сопутствующих видов деревьев, а бука восточного — привела. Это может свидетельствовать о примерно равной конкурентоспособности *Carpinus betulus* и *Quercus robur*, но более высокой — *Fagus orientalis*. Ранее на данное обстоятельство обратила внимание И. А. Грудзинская [2]. Она указывает, что граб и дуб черешчатый имеют ряд преимуществ друг перед другом. Так граб характеризуется большей теневыносливостью, а также способностью создавать мощную и плотную подстилку. С другой стороны, дуб менее требователен к аэрации почвы, более долговечен и характеризуется более быстрым ростом. Высокую виолентность бука связывают с обильным опадом и формированием кронами деревьев этого вида сильного и равномерного затенения, оказывающих угнетающее действие на другие виды деревьев [2, 3, 6].

Характеристика участков леса с доминированием инородных и аборигенных видов деревьев представлена в таблицах 2 и 3 и на рисунках 2 и 3. Из таблицы 3 следует, что участки с доминированием *Ailanthus altissima* практически не отличаются от эталонных участков по плотности древостоя, имеют несколько более низкий уровень доминирования, более высокие видовое богатство и среднюю плотность особей сопутствующих видов. Из рисунка 2А и таблицы 2 следует, что структура рангового распределения

обилия видов в инвазивных и эталонных сообществах имеет сходный характер и хорошо соответствует геометрической модели.

Участки прирусловых лесов долины реки Мзымта с доминированием *Ficus carica* характеризуются сходными с эталонными участками уровнем доминирования и средней плотностью особей сопутствующих видов, но несколько более высокой общей плотностью древостоя и видовым богатством (табл. 3). Из рисунка 2Б и таблицы 2 следует, что структура рангового распределения видов в инвазивных и эталонных сообществах имеет сходный характер и хорошо соответствует геометрической модели.

Таблица 3 — Характеристика древесного яруса прирусловых лесов Западного Кавказа с доминированием инородных и аборигенных видов

Доминирующие виды	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>K1</i>	<i>Nc</i>
<i>Ailanthus altissima</i>	7	26.86	2.71	0.74	4.05
Аборигенные	7	24.29	2.57	0.88	2.07
Аборигенные	7	26.29	2.29	0.85	1.74
Аборигенные	7	24.00	2.00	0.95	0.93
<i>Ficus carica</i>	3	44.67	7.67	0.52	3.29
Аборигенные	3	36.33	6.67	0.50	3.49
Аборигенные	4	38.75	6.00	0.51	4.22
Аборигенные	3	25.00	5.33	0.64	2.02
<i>Robinia pseudoacacia</i>	40	27.53	3.85	0.63	2.95
Аборигенные	42	26.02	4.05	0.61	3.40
Аборигенные	42	24.74	4.00	0.60	3.33
<i>Acer negundo</i>	14	27.79	3.35	0.63	4.90
Аборигенные	14	24.71	4.07	0.51	5.33

Примечание: *n* — число участков, *N* — среднее число особей деревьев на участках, *K1* — отношение числа особей доминирующего вида к общему числу особей, *S* — среднее число видов на участках, *Nc* — средняя плотность особей сопутствующих видов на участках.

Характеристика древесного яруса участков прирусловых лесов долины реки Белая с доминированием *Robinia pseudoacacia*, а также 2-х групп участков леса, используемых в качестве эталонов, представлена в таблицах 2 и 3 и на рисунке 3А. Из таблицы 3 видно, что все эти участки мало отличаются по большинству анализируемых параметров. Структура рангового распределения видов в инвазивных и эталонных сообществах очень сходна и для всех групп участков хорошо соответствует геометрической модели (табл. 2).

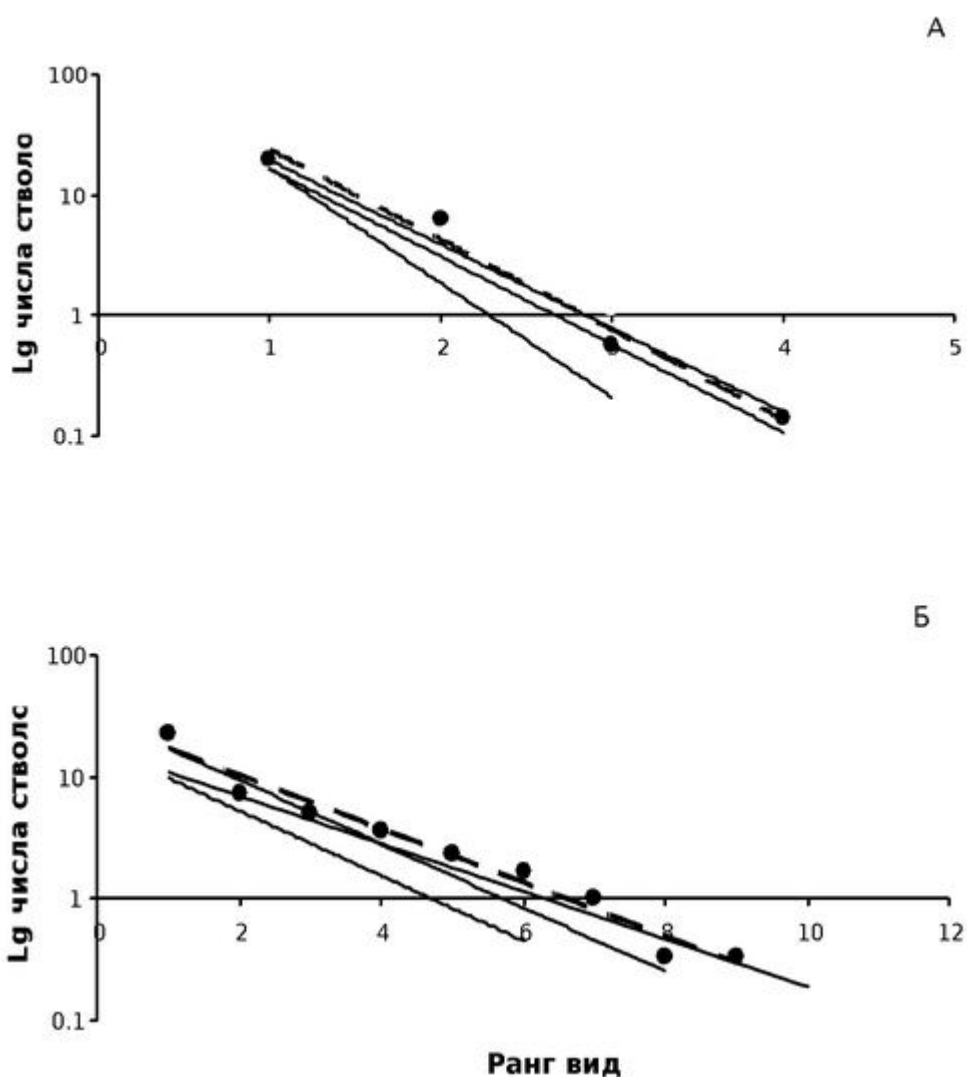


Рисунок 2 — Кривые значимости видов для участков древесного яруса прирусловых лесов с доминированием *Ailanthus altissima* (А), *Ficus carica* (Б) и эталонных участков с доминированием аборигенных видов деревьев

Темные кружки, пунктирная линия — участки с доминированием иноземных видов; сплошные линии — эталонные участки.

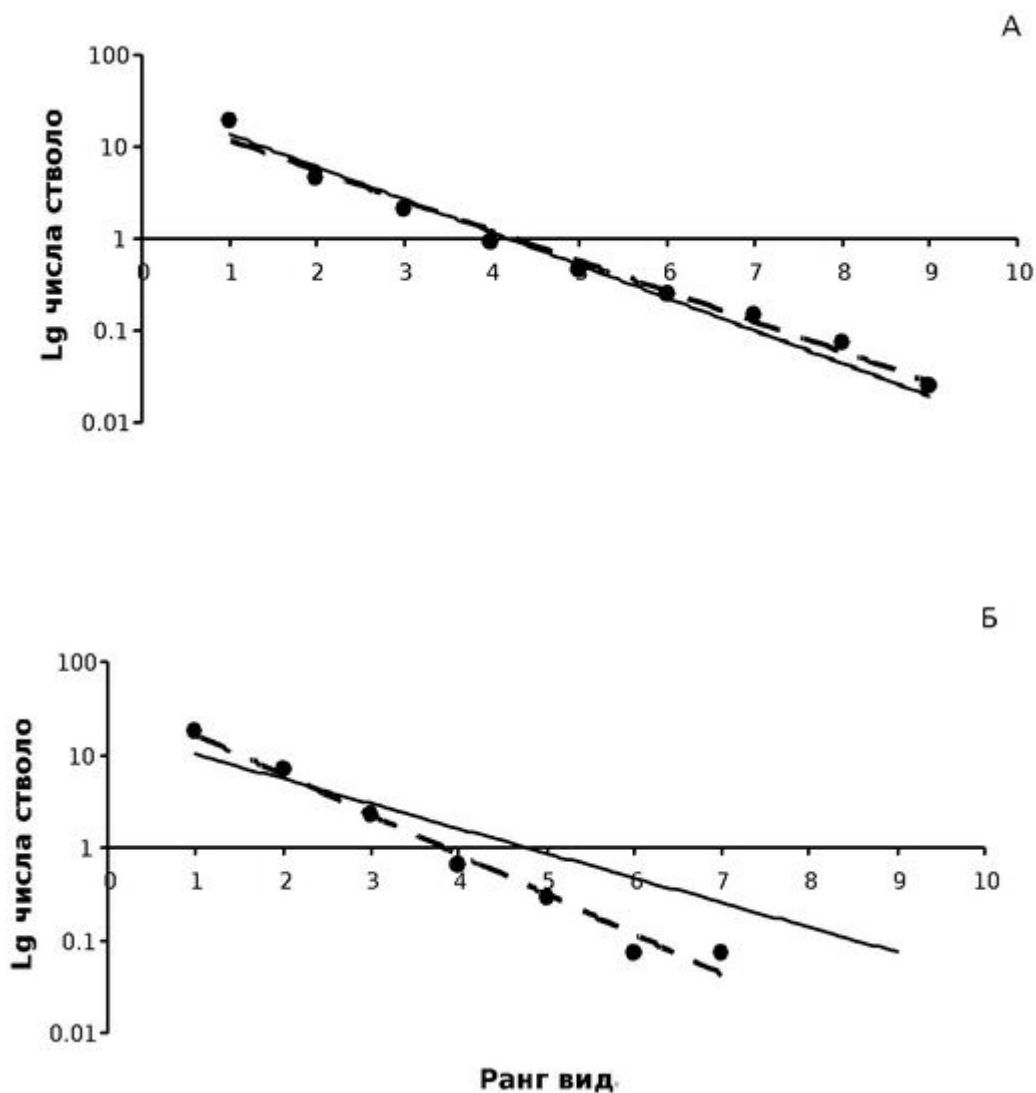


Рисунок 3 — Кривые значимости видов для участков древесного и кустарникового ярусов прирусловых лесов с доминированием *Robinia pseudoacacia* (А), *Acer negundo* (Б) и эталонных участков с доминированием аборигенных видов

Темные кружки, пунктирные линии — участки с доминированием иноземных видов; сплошные линии — эталонные участки.

Участки прирусловых лесов с доминированием *Acer negundo* (долина реки Пшиш) имеют в среднем более высокий уровень доминирования по сравнению с эталонными (разница статистически значима при  $P < 0.5$ ), но более низкое видовое богатство и среднюю плотность особей

сопутствующих видов (табл. 3). Для обеих групп участков соотношение «ранг/логарифм обилия вида» хорошо описывается линейной функцией (табл. 2), однако прямая, в случае инвазивных сообществ, проходит более круто, чем у эталонных. Это свидетельствует о том, что виды деревьев в сообществах с доминированием *Asper pedunculata* характеризуются в среднем более низким обилием, чем виды соответствующих рангов в сообществах с доминированием аборигенных видов.

### **Заключение**

Итак, результаты наших исследований показали, что фрагментация нижнегорных лесов Западного Кавказа, так же как и смена первичных доминантов на аборигенные и инвазивные доминанты вторичных лесов, в большинстве случаев не привели к существенному изменению их видового богатства и структуры численности видов на небольших участках. Исключением является смена бука восточного грабом обыкновенным, а также аборигенных доминантов прирусловых лесов (*Salix alba* и *Alnus incana*) — кленом ясенелистным, имеющим северо-американское происхождение. В первом случае наблюдается преимущественно снижение уровня доминирования на участках сообществ и рост их видового богатства, во втором — наоборот.

Касаясь структуры обилия видов в мало нарушенных, вторичных и фрагментированных сообществах, необходимо обратить внимание на то, что во всех случаях она хорошо соответствует геометрической модели. Это означает, что на Западном Кавказе фрагментация сообществ и смена доминантов не привели к изменению общего характера распределения ресурсов между видами. Соответственно, на участках ценозов, где смена доминантов сопровождается ростом или снижением уровня доминирования, другие виды этих сообществ последовательно (от ранга к рангу) используют большую или меньшую, чем ранее, долю оставшихся ресурсов, при этом абсолютная плотность особей этих видов снижается либо растет.

Таким образом, результаты наших исследований показывают, что если изменения в сообществах не связаны с изменением условий внешней среды, то уровень доминирования и структура численности видов являются весьма стабильными характеристиками. Однако в случае, когда новые доминанты все же достигают большей или меньшей численности, чем исходные, то они влияют на видовое богатство ценозов, причем не только в результате перехвата ими большей или меньшей доли ресурсов, но и потому, что



провоцируют более или менее «жесткое» разделение другими (сопутствующими) видами оставшихся ресурсов.

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 07-04-00449 и 12-04-00204).

### Список литературных источников

1. Василевич В. И. Доминанты в растительном покрове // Ботан. журн. 1991, Т. 76, № 12. — С. 1674–1681.
2. Грудзинская И. А. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса северо-западного Кавказа. М., 1953. — С. 5–187.
3. Долуханов А. Г. Основные формации горных лесов Закавказья. Автореф. докт. дис. Институт ботаники АН Грузинской ССР. 1957. — 38 с.
4. Лебедева Н.В., Криволуцкий Д. А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М: изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. — С. 8–76.
5. Миркин Б.М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. — 488 с.
6. Орлов А. Я. Буковые леса Северо-Западного Кавказа // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: изд-во АН СССР, 1953. — С. 244–381.
7. Уилкоккс Б. А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. — С. 117–142.
8. 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.
9. Hejda M., Pysek P., Jarošík v. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *J. of Ecology*. 2009, v. 97. — P. 393–403.

10. MacArthur R.H, Diamond J.M, Karr J. R. Density compensation in island faunas // *Ecology*. 1972, v. 53. — P. 330–342.
11. Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M. L. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. — *Ecography*. 2001, v. 24. — P. 633–644.
12. Raybaud v. , Tunin-Ley A., Ritchie M.E., Dolan J. R. Similar patterns of patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea // *Biogeosciences*. 2009, v. 6. — P. 431–438.