

УДК 630*22:577.19(479)

DOI: 10.36305/0513-1634-2021-138-39-49

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ КОЛХИДСКОЙ НИЗМЕННОСТИ (ЗАПАДНОЕ ЗАКАВКАЗЬЕ)

Николай Борисович Ермаков^{1,2,3}, Юрий Владимирович Плугатарь¹, Виталий
Датикович Лейба⁴, Елена Владимировна Ермакова¹

¹Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: brunnera@mail.ru

²Майкопский государственный технологический университет
385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул. Первомайская, 191

³Хакасский государственный университет
655017, Республика Хакасия, г. Абакан, проспект Ленина, 90

⁴Абхазская научно-исследовательская лесная опытная станция
Республика Абхазия, г. Очамчыра
E-mail: abnilos@rambler.ru

В результате классификации лесных сообществ Колхидской низменности (Западное Закавказье) с использованием метода Браун-Бланке описаны три ассоциации класса *Carpino-Fagetum* Jakucsset Passarge 1968. Ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betul* iass. nova prov. включена в состав порядка *Lathyro-Carpinetalia* Passarge 1981, союза *Crataego-Carpinion* Passarge 1981. Ассоциации *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* ass. nova prov. и *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* ass. nova prov. отнесены в состав порядка *Rhododendro ponticae-Fagetalia orientalis* Quézel et al. 1992, союза *Alnion barbatae* Quézel et al. 1992. Результаты проведенной ДСА ординации и интерпретация ведущих осей варьирования продемонстрировали наличие трех крупных эколого-флористических типов широколиственных лесов (в ранге ассоциаций), образующих экологические ряды по ведущим факторам – степени влажности местообитаний и степени дренированности субстратов. В составе всех трех ассоциаций обнаружено 23 вида растений относимых к третичным реликтам теплолюбивой растительности, среди которых 8 вечнозеленых видов играют значимую фитоценоотическую роль в формировании подлеска. Закономерности распределения третичных реликтов в ценофлорах трех описанных ассоциаций обсуждены.

Ключевые слова: растительность; леса; классификация; ординация; третичные реликты; Колхидская низменность; Кавказ

Введение

Кавказ выступает одним из крупных центров фиторазнообразия наряду с другими горными системами Северной Евразии. Благодаря особому южному географическому положению в районе 45-го градуса северной широты растительный покров здесь развивался преемственно, без катастрофических изменений климата на протяжении третичного и четвертичного периодов. Это позволило сохраниться в его составе значительному количеству реликтовых представителей флоры разных исторических эпох. В этом отношении растительность Колхиды, располагающейся в западной части кавказской горной системы, хорошо известна в ботанической географии как феноменальный рефугиум сохранения третичной теплолюбивой флоры и растительности [1, 2]. В.П. Малеевым [3] и А.А. Гроссгеймом [2] для территории Колхиды отмечено 113 видов третичных реликтов из числа вечнозеленых и листопадных, травянистых растений. Значительное участие вечнозеленых форм в подлеске и травяном ярусе в лесах Колхиды, произрастание в теплом влажном климате дало основание В.З. Гулисашвили и др. [4] рассматривать колхидские леса аналогами субтропического типа растительности. Колхидская низменность занимает особое место

в растительном покрове «Большой Колхиды», поскольку здесь леса формируются на самых низких гипсометрических уровнях, в непосредственном контакте с утепляющим влиянием Черного моря. Вместе с тем, такая благоприятная в климатическом отношении территория на протяжении уже нескольких тысячелетий является местом активного проживания и различных видов хозяйственной деятельности человека. Это привело к тому, что в настоящее время естественная и полу-естественная лесная растительность очень сильно фрагментирована, и сохранилась только в виде небольших массивов, которые в разной степени продолжают испытывать антропогенную нагрузку. Очень скудные сведения о фитоценоотическом разнообразии и видовом составе лесного покрова Колхидской низменности имеются в лесотипологических работах [4, 5]. Однако в них отсутствует детальная характеристика фитоценоотической структуры и флористического состава ведущих типов леса, нет данных о закономерностях распределения в них видов реликтовой флоры. Для соседних регионов имеются немногочисленные публикации по классификации лесной растительности с использованием метода Браун-Бланке [6, 7, 8], в которых только намечается общая синтаксономическая система лесов Кавказа.

Цель: классификация лесных сообществ, выявление особенностей их флористического состава и экологических закономерностей распределения на территории Колхидской низменности (Западное Закавказье).

Объекты и методы исследования

В основу анализа положено 30 геоботанических описаний, выполненных на территории Колхидской низменности (Республика Абхазия), в диапазоне абсолютных высот 10-40 м, на пробных площадях размером 100 м². Все данные введены в пакет баз данных TURBOWEG [9]. Количественная классификация геоботанических описаний выполнена с использованием кластерного анализа (Ward's method, Jaccard Distance Measure). Окончательное оформление таблицы описаний и видового состава выполнено в Juice 7.0 [10]. Классификация выполнена на основе метода J. Braun-Blanquet [11] и сравнительного синтаксономического анализа с использованием литературы по классификации широколиственных лесов разных географических типов из Кавказа, Малой Азии и Европы [6, 8, 12-15]. Новые синтаксоны описаны как предварительные, поскольку их диагностические свойства будут уточнены в результате вовлечения более широкого ряда данных из горных районов Абхазии. Для выявления эколого-флористической целостности описанных единиц растительности и ведущих экологических факторов, определяющих фитоценоотическое разнообразие проведена DCA ординация всего ряда 30-ти геоботанических описаний с использованием пакета DECORANA. Названия синтаксонов приведены в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры [16]. Демонстрация результатов классификации лесной растительности представлена в таблице геоботанических описаний с семибалльной шкалой проективного покрытия видов (Braun-Blanquet old: г – единичные особи; + < 1%; 1 – 1-5%; 2 – 6-25%; 3 – 26-50%; 4 – 51-75%; 5 – 76-100%). Названия таксонов приводятся согласно S.K. Czerepanov [17].

Результаты и обсуждение

В результате проведенного количественного анализа всего ряда 30 геоботанических описаний на эколого-топографическом профиле выявлено четыре главных кластера (рис. 1), которые были интерпретированы как три ассоциации и один вариант широколиственных лесов, хорошо различающихся по фитоценоотической структуре и флористическому составу. Сравнительный синтаксономический анализ позволил отнести все описанные типы леса в состав европейских широколиственных

лесов класса *Carpino-Fagetea* Jakucset Passarge 1968 и двух порядков: *Lathyro-Carpinetalia* Passarge 1981 (A), (рис. 1) и *Rhododendro ponticae-Fagetalia orientalis* Quézel et al. 1992 (B), (рис. 1). Первый порядок включает мезофильные широколиственные леса Кавказа и в исследованном нами регионе представлен одним союзом – *Crataego-Carpinion* Passarge 1981, одной ассоциацией – *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* ass. nova prov. (с двумя вариантами – *typical* и *Alnus barbata*) (1, 1a), (рис. 1). Второй порядок (также представленный одним союзом *Alnion barbatae* Quézel et al. 1992) включает гигро-мезофильные ольховые и ольхово-лапиновые леса двух ассоциаций: *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* ass. nova prov. (2), (рис. 1) и *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* ass. nova prov. (3), (рис. 1).

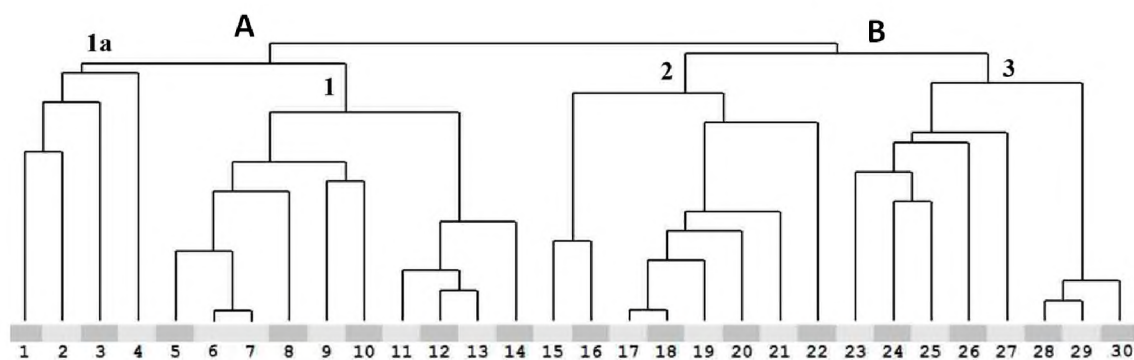


Рис. 1 Результаты кластерного анализа описаний широколиственных лесов Колхидской низменности (Ward method, Euclidian distance). А – порядок *Lathyro-Carpinetalia*, В – порядок *Rhododendro ponticae-Fagetalia orientalis*, 1 – ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* вариант *typical*; 1a – ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* вариант *Alnus barbata*; 2 – ассоциация *Truello thunbergii-Alnetum barbatae*; 3 – ассоциация *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae*

Характеристика единиц.

Ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* ass. nova prov. (табл. 1, описания 1-14).

Ассоциация включает длительно-производные грабовые и дубово-грабовые мезофильные леса. Они представляют трансформированные остатки аборигенной растительности коренных дубовых (*Quercus hartssowiana*, *Q. iberica*) лесов на возвышенных ровных или слабо волнистых, хорошо дренированных частях Колхидской низменности. Массивы лесов данного типа сильно фрагментированы и окружены сельхоз угодьями различного назначения, залежами и населенными пунктами. В настоящее время большинство сообществ подвержено умеренному выпасу крупного рогатого скота. Почвы хорошо развиты, суглинистые умеренно влажные.

Древесный ярус типичных сообществ ассоциации (вариант *typical*) характеризуется покрытием 55-75%, средней высотой 24-28 м и разделяется на два подъяруса. В первом доминирует граб (*Carpinus betulus*) с участием дуба (*Quercus iberica*), а также с единичной встречаемостью *Cerasus avium*, *Fagus orientalis*, *Alnus barbata*. Второй подъярус менее развит и в нем преобладает *Carpinus betulus* с участием *Pyrus caucasica*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus orientalis*, *Cerasus avium*, *Ulmus glabra*.

Кустарниковый ярус всегда хорошо развит, имеет покрытие 30-75%, среднюю высоту 1,6 м, максимальную высоту – до 4 м и демонстрирует высокие показатели видового богатства. Отличительной особенностью выступает существенное участие вечнозеленых теплолюбивых видов, которые относят к аркто-третичным реликтовым элементам: *Ilex colchica*, *Smilax excelsa*, *Hedera colchica*, *H. helix*, а также часто встречается адвентивный вечнозеленый вид – *Poncirus trifoliata*. Последние два вида

вечнозеленых лиан проникают выше в состав древесного яруса, достигая высоты 25 м. Помимо этих видов в состав кустарникового яруса также входят *Rhododendron luteum* (часто доминирует с показателями покрытия до 20%), *Vaccinium arctostaphylos*, *Crataegus microphylla*, *Mespilus germanica*, *Lonicera caprifolium*, *Corylus avellana*, *Swida australis*, *Viburnum orientale*, *Rubus caesius*, *Rubus anatolicus*, *Euonymus latifolia*, *Frangula alnus*, *Prunus divaricata*.

Травяной ярус, как правило, демонстрирует средние показатели сомкнутости (40-60%) и невысокие показатели видовой насыщенности (14-25 видов на 100 кв.м.). Ведущую роль в нем играют вечнозеленые виды *Ruscus aculeatus*, *Smilax excelsa*. Субдоминантами и константными выступают неморальные и дубравные виды: *Carex digitata*, *C. sylvatica*, *Sanicula europaea*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum aculeatum*, *Hypericum xylosteifolium*, *Pteridium aquilinum*. Также высокое постоянство демонстрируют заносные инвазионные виды: *Oplismenus undulatifolius*, *Solidago canadensis*, *Duchesnea indica*.

Моховой ярус в сообществах не развит.

Вариант *Alnus barbata*, (табл. 1, описания 1-4). Сообщества данного варианта формируются в неглубоких депрессиях с более влажными почвенно-грунтовыми условиями. В древесном ярусе усиливается роль влаголюбивых видов – *Alnus barbata*, *Fraxinus excelsior*, *Frangula alnus*, а также снижается участие более сухолюбивых дубравных видов: *Hypericum xylosteifolium*, *Pteridium aquilinum*.

Ассоциация *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* ass. nova prov. (табл. 1, описания 15-21).

Сообщества ассоциации распространены в наиболее пониженной приморской части низменности, где занимают широкие переувлажненные понижения.

В древесном ярусе с покрытием 70-75% и средней высотой 26-28 м абсолютно доминирует ольха (*Alnus barbata*), к которой единично примешивается *Pterocarya pterocarpa*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*. В состав этого яруса также входит вечнозеленая лиана *Hedera colchica*, которая поднимается по деревьям ольхи до высоты 25 м. Второй подъярус древесного яруса, как правило, развит слабо, в нем присутствуют единично *Alnus barbata*, *Viburnum orientalis*, *Pterocarya pterocarpa*, *Corylus avellana*.

Кустарниковый ярус характеризуется покрытием 12-35%, средней высотой 1,2 – 1,6 м, максимальной высотой 3 м. Видовой состав разнообразный, без четко выраженного доминанта и включает *Viburnum orientale*, *Sambucus nigra*, *Swida australis*, *Corylus avellana*, *Rubus caesius*, *Crataegus microphylla*, *Euonymus latifolia*, *Prunus divaricata*. Единично встречаются *Ilex colchica*, *Smilax excelsa*.

Травяной ярус имеет покрытие 60-70%, среднюю высоту – 40-45 см, максимальную высоту – 60 см. Отличительная его особенность – это абсолютное доминирование гигромезофильного адвентивного вида – *Truellum thunbergii* и увеличение участия влаголюбивых видов *Rumex conglomeratus*, *Symphytum grandiflorum*, *Galeobdolon luteum*, *Oenanthe abchasica*. Вместе с тем, условия переувлажненных почв способствуют снижению роли типичных мезофильных неморальных видов, хотя они и сохраняют важную фитоценотическую роль, определяя возможность отнесения данной ассоциации в состав класса широколиственных лесов *Carpino-Fagetea*.

Ассоциация *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpace* ass. nova. prov. (табл. 1, описания 22-30).

Ассоциация включает лесные сообщества, образованные уникальным восточно-эвксинским древесным видом – лапиной (*Pterocarya pterocarpa*), относимой исследователями [1, 2] к аркто-третичным реликтам Кавказа. Они занимают

переувлажненные, но более дренированные местообитания, чем расположенные рядом ольховые (*Alnus barbata*). Это ровные или слабо волнистые части приморской низменности с хорошо развитыми суглинистыми почвами.

Древесный ярус сообществ имеет среднюю высоту 28-30 м, покрытие 65-70% и подразделяется на два подъяруса. Лапина (*Pterocarya pterocarpa*) доминирует в основном первом подъярусе, к ней единично постоянно примешиваются ольха (*Alnus barbata*) и граб (*Carpinus betulus*). Второй подъярус высотой 14-17 м и покрытием 20-30% формируют *Acer campestre*, *Frangula alnus*, *Sambucus nigra*, *Pyrus caucasica*, *Malus sylvestris*, *Viburnum orientalis*, *Fraxinus excelsior*.

Кустарниковый ярус характеризуется средним покрытием 10-25%, средней высотой 1,4 – 1,6 м, максимальной высотой 3 м. Основным доминантом выступает *Swida australis*, субдоминантами и константными видами являются *Corylus avellana*, *Euonymus latifolia*, *Prunus divaricata*, *Ilex colchica*, *Hedera colchica*, *Rubus caesius*, *Rubus anatolicus*, *Lonicera caprifolium*.

Травяной ярус хорошо развит (покрытие 80-90%, средняя высота 25 см, максимальная – 40 см). Основным доминантом выступает гигро-мезофильный вид – *Symphytum grandiflorum*. Субдоминанты – *Galeobdolon luteum*, *Carex pendula*, *Matteuccia struthiopteris*, *Circaea lutetiana*, *Carex sylvatica*, *Athyrium filix-femina*, *Sanicula europaea*. Кроме того, константными видами являются *Carex remota*, *Paris incompleta*, *Viola alba*, *Euphorbia squamosa*, *Rumex conglomeratus*, *Aegopodium podagraria*, *Sanicula europaea*, *Carex sylvatica*.

Таблица 1

Синоптическая таблица ассоциаций широколиственных лесов Колхидской низменности

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3		
Диагностические виды ассоциации <i>Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli</i> , союза <i>Crataego-Carpinion</i>																																
<i>Quercus iberica</i>	.	1	2	.	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	
<i>Rhododendron luteum</i>	2	2	.	.	2	2	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>Ilex colchica</i>	1	2	2	.	2	3	2	3	1	2	3	2	2	2	2	1	1
<i>Ruscus aculeatus</i>	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1
<i>Smilax excelsa</i>	2	2	2	1	1	2	2	.	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1
<i>Vaccinium arctostaphylos</i>	1	2	.	.	+	.	+	+	1	2	2	2	2	2	2
<i>Pyrus caucasica</i>	+	+	+	.	2	+	2	1	1	1	1	.	.	.	1
<i>Oplismenus undulatifolius</i>	2	1	2	+	2	1	1	1	2	.	1	2	+	1	2	2	2
<i>Luzula forsteri</i>	+	+	+	1	+	+	1	1	+	.	1	.	1	1	1
<i>Hypericum xylosteifolium</i>	.	+	.	.	2	1	2	2	1	+	1	2	2	1	1
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	1	.	+	1	1	.	1	.	1	+	+	1	1	1
<i>Mespilus germanica</i>	+	1	.	+	.	.	.	1	1	+	1
<i>Cerasus avium</i>	.	1	.	2	+	+	.	1	2	.	.	.	+
<i>Fagus orientalis</i>	.	2	.	.	2	.	.	2	.	1	+	.	+	+	.	1
Диагностические виды ассоциации <i>Truello thunbergii-Alnetum barbatae</i>																																
<i>Alnus barbata</i>	2	2	2	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	
<i>Truellum thunbergii</i>	+	.	+	3	3	4	4	4	4	3	4	1	1	.	+	.	.	+	.	
<i>Rumex conglomeratus</i>	.	.	.	+	1	.	+	1	1	.	1	+	.	.	.	+	.	+	1	+	.
<i>Oenanthe abchasica</i>	+	+	+	+
Диагностические виды ассоциации <i>Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpace</i>																																
<i>Pterocarya pterocarpa</i>	.	.	2	2	1	2	.	3	1	.	3	4	3	4	4	4	4	4	
<i>Carex remota</i>	+	2	1	2	1	1	+	.	1	1

Продолжение таблицы 1

<i>Urtica dioica</i> +	+ . . . 1 1 + + +
<i>Paris incompleta</i>	... +	+	+ 1 + . + . . 1 1
<i>Rubus anatolicus</i>	... 2 1	1 + + 1 . 1 . . .
<i>Stellaria media</i>	+ . + + + + . . .
<i>Cardamine tenera</i> 2 1 1 . 1 2 .
<i>Euphorbia squamosa</i>	.. + + . . . + + +
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	.. + +	+ 1 1 1
<i>Aegopodium podagraria</i> 1 + . 1 . . . 1
<i>Frangula alnus</i>	+++ . . + + . . . + 1 +	+ . . . 2

Диагностические виды союза *Alnion barbatae*

<i>Symphytum grandiflorum</i>	1 1 + + 1 2 .	. 4 4 4 4 4 5 4 4
<i>Sambucus nigra</i>	... + 2 2 + 1 2	2 1 . 2 1
<i>Galeobdolon luteum</i>	.. + 1	1 1 1 . 1 1 .	. 2 + 1 1 2 . . .
<i>Prunus divaricata</i>	. +	+ + 1 + . 1 .	2 . . 1 + . . . +
<i>Geum urbanum</i>	... +	1 + . . + . 1	. . + +
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	1 . . . + 1	. 1 . 1 . . 1 + 1
<i>Carex pendula</i>	1 . . 1	1 1 1 . 1 . 1 + 2
<i>Vinca pubescens</i>	.. +	+ + 2 . 2 2 1 . . .
<i>Ranunculus repens</i>	+ +	1 . 1 . . + . + .
<i>Circaea lutetiana</i> + + .	. + 1 1 1 1 + 1 1

Диагностические виды класса *Carpino-Fagetea*

<i>Carpinus betulus</i>	4 4 4 4 4 3 3 4 4 4 4 4 4	. + + 1 . + . . 1 2 2
<i>Crataegus microphylla</i>	1 2 2 1 2 1 2 1 2 2 2 2	2 2 1 1 . 1 1	+ 1 1 1 + . 2 2 2
<i>Hedera colchica</i> (incl. <i>H. helix</i>)	2 2 1 2 2 2 2 . 2 2 2 2 2	. 1 2 2 2 2 1	2 1 2 2 2 2 2 2 2
<i>Corylus avellana</i>	. . 1 3 1 . . 1 1 . + . . .	1 2 2 1 2 1 .	1 2 2 2 1
<i>Swida australis</i>	. + . 1 + + + . + . . + 1 .	2 1 . 1 1 1 .	2 2 2 2 . 2 1 . .
<i>Carex sylvatica</i>	. 1 + 1 1 1 + 1 1 . 2 1 + 1	+	1 1 2 + . + 1 2 1
<i>Sanicula europaea</i>	+ . 1 1 + + 1 .	1 1 . . 1 1 1	1 1 1 1 + 1 . . 1
<i>Lonicera caprifolium</i>	1 1 . 1 1 1 . . 1 + + 1 +	+ + 1 . . . + 1 1
<i>Viburnum orientale</i>	1 . . 1 + . . 1 1 . . 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 . + 2 1 . .
<i>Tamus communis</i>	. + . . . + . + . 1 +	+ 1 + + . + . . .
<i>Euonymus latifolia</i>	1 . 1 1 1	+ . 1 1 1 1 1	1 1 1 1 1 1 2 1 1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1 1 1 1 + 1 . 1	. + 1 . + + .	. +
<i>Viola reichenbachiana</i>	. + 1 . + . . + + + . + + . . .
<i>Carex digitata</i>	. . 1 . 1 1 1 . . . 1 1 1 1
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+ . 1 . 1 . + 1 + . + +
<i>Festuca gigantea</i>	+ 1 1 . . . + + +
<i>Euonymus europaea</i>	+ + + . . . + + 1 1 . .
<i>Viola alba</i>	. . + 1 +	+ . 1 + +
<i>Acer campestre</i>	. . 1 1 . . . + .	1 . 1 2 2 1 2 2 2
<i>Fraxinus excelsior</i>	1 1 + 1 . . . + + 1 . . 1 . 1
Прочие виды			
<i>Rubus caesius</i>	2 2 . . 1 . 2 1 1 . 2 2 1 1	2 1 . . 1 . 2	1 1 1 1 . . 1 1 .
<i>Athyrium filix-femina</i>	2 + . 2 + . . + . . 1 1 . 1	2 1 1 . . 1 1	2 2 1 1 + 1 + + +
<i>Solidago canadensis</i>	+++++ . . . + . . + . .	+ . . . + . .	+ + +
<i>Duchesnea indica</i>	. + 1 1 + + . . .	+ 1 1 1 1 1 +	1 + 1 + . + . . 1

Продолжение таблицы 1

<i>Dryopteris carthusiana</i>	. + 1 +	. . 1 . . . + +
<i>Poncirus trifoliata</i> +	2 1 .	. + . 1 . + . . .
<i>Ajuga orientalis</i>	. . 1 . 1 1 + . 1 . + . . .	+ 1 + +
<i>Polytrichum commune</i>	. 1 2 2 2 1
<i>Rhodobryum roseum</i>	. . 1 2 . 1 1
<i>Carex divulsa</i>	+ . 1 . 1 + . 1 . . + . . .	2 2 . . . +
<i>Sorbus torminalis</i>	1 + 2
<i>Potentilla micrantha</i>	. . + . 1 . . +
<i>Diospyros lotus</i> + 1 + +
<i>Trachystemono rientalis</i>	. . 2	+ + . . . +
<i>Periploca graeca</i> + 1
<i>Ruscus colchicus</i>	1 + . 1 + + .
<i>Persicaria minor</i>	+ . . +	1 +
<i>Morus alba</i>	. . . 1 + +
<i>Equisetum telmateia</i> + . + + + + . .
<i>Ranunculus grandiflorus</i> 1 . 1 +
<i>Brassica juncea</i>	+ + . +
<i>Primula acaulis</i>	. . . + 1 . . . 1 . . +
<i>Lamium album</i> + + +
<i>Galium aparine</i>	+ + . . . +
<i>Calystegia silvatica</i>	. . + +	+ +
<i>Glechoma hederacea</i>	. . +	+	+ +
<i>Polypodium australe</i> + 2 + . . .
<i>Laurocerasus officinalis</i> + +

В результате выполнения DCA ординации всего ряда 30-ти геоботанических описаний была получена диаграмма (рис. 2), в пространстве двух первых осей которой все три ассоциации продемонстрировали высокий уровень флористических различий. На главной оси 1, интерпретированной как ось проявления фактора увлажнения почв, очень четко разделились мезофильные дубово-грабовые леса (1) возвышенной части Колхидской низменности и гигро-мезофильные ольховые (2) и лапиновые леса (3) переувлажненной пониженной приморской части. Эти различия обусловлены в первую очередь присутствием в лесах последнего типа большой группы гигро-мезофитов: *Alnus barbata*, *Pterocarya pterocarpa*, *Symphytum grandiflorum*, *Galeobdolon luteum*, *Rumex conglomeratus*, *Matteuccia struthiopteris*, *Carex pendula*, *Circaea lutetiana*, *Ranunculus repens*, и с другой стороны, участием в умеренно влажных дубово-грабовых лесах типичных мезофитов, избегающих условия переувлажнения: *Rhododendron luteum*, *Vaccinium arctostaphylos*, *Luzula forsteri*, *Hypericum xylosteifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Carex digitata*, *Viola reichenbachiana*, *Brachypodium sylvaticum*, *Mespilus germanica*. Эти две экологические группы сообществ соответствуют двум разным союзам – *Alnion barbatae* и *Crataego-Carpinion*. На оси 2, интерпретированной как ось проявления фактора проточности-застойности увлажнения, сообщества переувлажненных лесов союза *Alnion barbatae* разделились на две ассоциации – *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* (сообщества местообитаний с повышенным режимом проточности грунтового увлажнения) и *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* (сообщества местообитаний застойного режима грунтового увлажнения). Своеобразие последней ассоциации определяется ее обедненным флористическим составом, прежде всего за счет снижения участия лесных неморальных видов и усиления роли лесо-

болотных растений (*Truellum thunbergii*, *Rumex conglomeratus*, *Oenanthe abchasica*). Соответственно ассоциация *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* характеризуется значительно более богатым видовым составом, прежде всего за счет типичных неморальных мезофильных видов класса *Carpino-Fagetea*. В целом, результаты ординации подтвердили эколого-флористическую целостность синтаксонов широколиственных лесов, выявленных по результатам классификации, а также продемонстрировали ведущие градиенты экологических факторов, обуславливающих фитоценотическую дифференциацию лесной растительности Колхидской низменности.

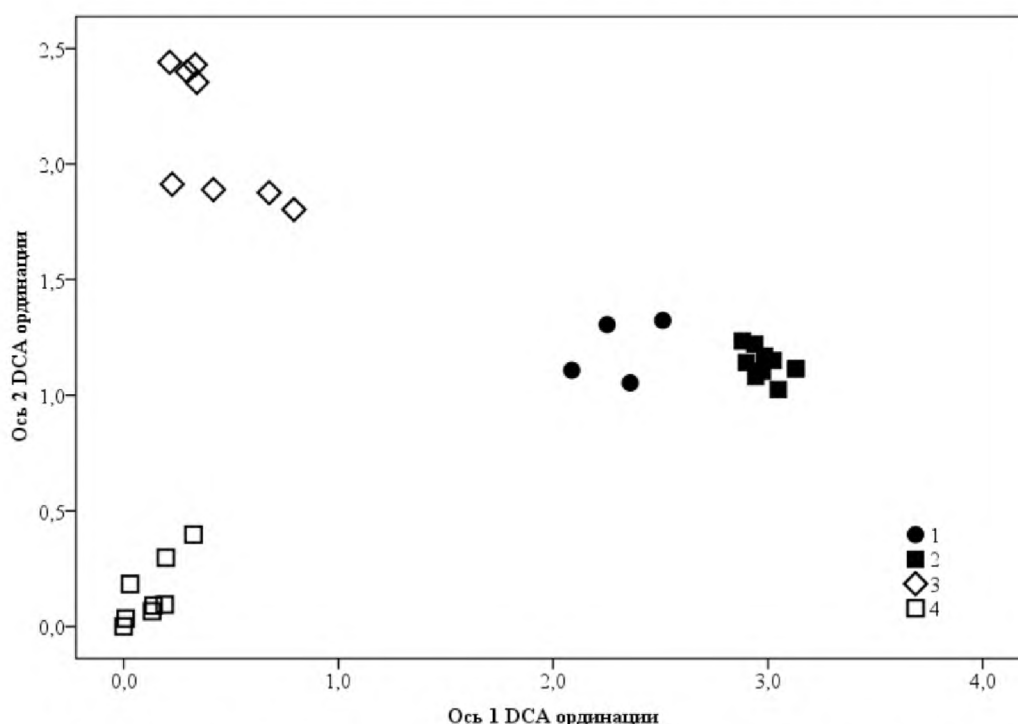


Рис. 2 Результаты DCA ординации 30-ти геоботанических описаний лесов Колхидской низменности. 1 – ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* вариант *Alnus barbata*; 2 – ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* вариант *typical*; 3 – ассоциация *Truello thunbergii-Alnetum barbatae*; 4 – ассоциация *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae*

В результате проведенной классификации впервые для Колхидской низменности представлена характеристика трех крупных эколого-флористических типов широколиственных лесов (в ранге ассоциаций), образующих экологические ряды по ведущим факторам – степени влажности местообитаний и степени дренированности субстратов. Проведенный анализ флористического состава каждой из описанных ассоциаций выявил их общие и оригинальные флористические особенности, которые позволяют уточнить имеющиеся в литературе представления о лесах Колхидской низменности как о сообществах, сохранивших в своем составе представителей реликтовой аркто-третичной растительности. В составе всех трех ассоциаций обнаружено 23 вида относимых к третичным реликтам, однако они распределены неравномерно по ассоциациям и играют различную роль в составе сообществ. Наибольшим участием реликтовых видов (19) характеризуется ассоциация *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli*, представляющая вторичные грабовые и дубово-грабовые леса типичных мезофильных хорошо дренированных местообитаний (*Rhododendron luteum*, *Vaccinium arctostaphylos*, *Ilex colchica*, *Hypericum xylosteifolium*, *Ruscus aculeatus*, *R. colchicus*, *Laurocerasus officinalis*, *Smilax excelsa*, *Periploca graeca*, *Epimedium colchicum*, *Diospyros lotus*, *Mespilus germanica*, *Euphorbia squamosa*, *Morus*

alba, *Phyllitis scolopendrium*, *Omphalodes cappadocica*, *Carex pendula*, *Oplismenus undulatifolius*, *Equisetum telmateia*, *Trachystemon orientalis*). При этом константными видами (со встречаемостью выше 40%) здесь выступают 9 реликтовых видов растений, из которых 5 вечнозеленых видов (*Ilex colchica*, *Ruscus aculeatus*, *Smilax excelsa*, *Hedera colchica*, *H. helix*) являются доминантами и субдоминантами кустарникового и травяного яруса, создавая структуру сообщества, напоминающую полувечнозеленые леса субтропического типа. Остальные виды ассоциации относятся к неморальным, гемибореальным, неморально-луговым видам. В целом, показатели видовой насыщенности сообществ ассоциации не высоки и колеблются между 21 и 49 видов на 100 м², а общая ценофлора этих лесов насчитывает 113 видов, что также не является высоким показателем по сравнению с другими кавказскими широколиственными лесами. Поэтому признавая то, что данный тип леса несет значимые реликтовые признаки колхидской третичной растительности, все же отнести эти современные леса к варианту субтропических лесов колхидского типа как это делали В.З. Гулисашвили и др. [4] вряд ли возможно. По мере увеличения влажности почвы и снижения ее дренажа количество и фитоценотическая роль третичных реликтов в сообществах гигро-мезофильных ассоциаций – *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* и *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* существенно снижается до 13-14 видов, также как и значительно сокращается число реликтовых видов со значимой фитоценотической ролью до 1 вида *Hedera colchica* (или/и *Hedera helix*). Это свидетельствует о том, что эндемичные восточно-эвксинские древесные виды *Alnus barbata* и *Pterocarya pterocarpa* (которые сами относятся многими исследователями к доплейстоценовым реликтам) формируют в типичных для них местообитаниях относительно бедные во флористическом отношении леса, с относительно небольшим участием реликтовых видов в целом. Во многом это объясняется полным уничтожением коренных лесов на территории Колхидской низменности и антропогенной нарушенностью оставшихся условно-коренных типов, поскольку эта часть территории Абхазии уже не одно тысячелетие активно используется человеком. Также очевидно, что леса переувлажненных местообитаний не являются типичными биотопами произрастания абсолютного большинства третичных реликтовых лесных растений Колхиды, которых насчитывается более 120 видов согласно В.П. Малеева [3]. В этом отношении широколиственные леса хорошо дренированных низкогорий, обрамляющие низменность являются на много более флористически богатыми и насыщенными реликтовыми видами.

Выводы

Основное разнообразие широколиственных лесов Колхидской низменности представлено тремя ассоциациями класса *Carpino-Fagetea* Jakucset Passarge 1968: *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* ass. nova prov. (порядок *Lathyro-Carpinetalia* Passarge 1981, союз *Crataego-Carpinion* Passarge 1981) и *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* ass. nova prov., *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* ass. nova prov. (порядок *Rhododendro ponticae-Fagetalia orientalis* Quézel et al. 1992, союз *Alnion barbatae* Quézel et al. 1992). Результаты проведенной DCA ординации и интерпретация ведущих осей варьирования продемонстрировали наличие трех крупных эколого-флористических типов широколиственных лесов (в ранге ассоциаций), образующих экологические ряды по ведущим факторам – степени влажности местообитаний и степени дренированности субстратов. В составе всех трех ассоциаций обнаружено 23 вида растений относимых к третичным реликтам теплолюбивой растительности, среди которых 8 вечнозеленых видов играют значимую фитоценотическую роль в формировании подлеска. Несмотря на то, что описанные лесные сообщества несут

значимые реликтовые признаки колхидской третичной растительности, относить эти современные леса к варианту субтропических лесов колхидского типа как это делали В.З. Гулисашвили и др. [4] вряд ли возможно.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 19-54-40005 Абх_а

Список литературы

1. Буш Н.А. Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 327 с.
2. Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. – М.: Изд-во МОИП, 1948. – 153с.
3. Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Вып. 1. – С. 61-144.
4. Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилико Л.И. Растительность Кавказа. – М.: Наука, 1975. – 233 с.
5. Поварницын В.А. Типы лесов Абхазии // Под ред. Келлера Б.А. Абхазия. Геоботанический и лесоводческий очерк. По материалам экспедиции Академии наук СССР в 1934 г. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – С. 67-156.
6. Гребенчиков О.С., Шанина А.А., Белоновская Е.А. 1990. Леса крайней западной части Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. – М. – С. 63-84.
7. Passarge H. Carpineta im kartalinischen Kaukasus // Phytocoenologia. – 1981. – Vol. 9(4). – P. 533-545. DOI: <https://doi.org/10.1002/fedr.19810920507>
8. Novák P., Zúkal D., Kalníková V., Chytrý K., Kavgaci A. Ecology and syntaxonomy of Colchic forests in south-western Georgia (Caucasus region) // Phytocoenologia. – 2019. – Vol. 49 (3). – P. 231-248. DOI: <https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0250>
9. Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. Turboveg, a Comprehensive Data Base Management System for Vegetation Data. Journal of Vegetation Science. – 2001. – Vol. 12. – P. 589-591. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237010>
10. Tichý L. JUICE. Software for Vegetation Classification // Journal of Vegetation Science. – 2002. – Vol. 13. – P. 451-453. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
11. Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet Approach // In: Ordination and Classification of Communities (R.H. Whittaker, ed.). – Dordrecht: Dr. W. Junk, 1973. – P. 617-626.
12. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F., Bergmeier E., Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J., Lysenko T., Didukh Y., Pignatti S., Rodwell J., Capelo J., Weber H., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. – 2016. – Vol. 19 (1). – P. 3-264. DOI: 10.1111/avsc.12257.
13. Coban S., Willner W. Numerical classification of the forest vegetation in the Western Euxine Region of Turkey // Phytocoenologia – 2019. – Vol. 49 (1). – P. 71-106. DOI: 10.1127/phyto/2018/0274
14. Bergmeier E., Walentowski H., Güngöroğlu C. Turkish Forest Habitat Types – An Annotated Conspectus Based on the EU Habitats Directive with Suggestions for an Upgrade // In: Practicability of EU Natura 2000 Concept in the Forested Areas of Turkey. – Ankara: Turkey Foresters' Association Publ., 2019. – P. 134-292.

15. Novák P., Willner W., Zukal D., Kollár J., Roleček J., Świerkosz K., Ewald J., Wohlgemuth T., Csiky J., Onyshchenko V., Chytrý M. Oak-hornbeam forests of central Europe: a formalized classification and syntaxonomic revision // *Preslia*. – 2020. – Vol. 92. – P. 1-34. DOI: 10.23855/preslia.2020.001
16. Theurillat J.P., Willner W., Fernández-González F., Bueltmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H.E. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition // *Applied Vegetation Science*. – 2020. – V. 24(2). – P. 1-62. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.
17. Czerepanov S.K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – 516 p.

Статья поступила в редакцию 26.02.2021 г.

Ermakov N.B., Plugatar Yu.V., Leiba V.D., Ermakova E.V. Plant communities of broad-leaved forests of the Colchis Lowland (Western Transcaucasia) // Bull. Of the State Nikita Botan. Gard. – 2021. – № 138. – P. 38-49

Three associations of the class *Carpino-Fagetea* Jakucs et Passarge 1968 were described as a result of the classification of forest communities of the Colchis Lowland (Western Transcaucasia) using the Brown-Blanquet method. Association *Vaccinio arctostaphylli-Carpinetum betuli* ass. nova prov. was included in the order *Lathyro-Carpinetalia* Passarge 1981, alliance *Crataego-Carpinion* Passarge 1981. Associations *Truello thunbergii-Alnetum barbatae* ass. nova prov. and *Carici remotae-Pterocaryetum pterocarpae* ass. nova prov. were included in the order *Rhododendro ponticae-Fagetalia orientalis* Quézel et al. 1992, alliance *Alnion barbatae* Quézel et al. 1992. The results of the DCA ordination and the interpretation of the leading axes demonstrated three well-distinguished ecological and floristic types of deciduous forests (of the association rank) forming the ecological series according to the leading ecological factors - the degree of humidity of habitats and the degree of drainage of substrates. Twenty-three plant species - thermophilous Tertiary relics were found in all three associations. Of these, eight evergreen species play a significant phytocoenotic role in the formation of the understory in forest communities. The peculiarities of the Tertiary relic species distributions in the floristic compositions of described associations are discussed.

Key words: *vegetation; forests; classification; ordination; Tertiary relicts; Colchis lowland; Caucasus*