

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

БЮЛЛЕТЕНЬ ГНБС

Выпуск 135

Ялта 2020

Учредитель

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН»

Главный редактор

Юрий Владимирович Плугатарь

Заместитель главного редактора

Оксана Михайловна Шевчук

Ответственный секретарь

Маргарита Евгеньевна Мякинникова

Редакционная коллегия

Ч.Р. Азвас (Бангалоре, Индия)	В.В. Корженевский (Ялта, Россия)
Н.А. Багрикова (Ялта, Россия)	И.В. Костенко (Ялта, Россия)
Е.Б. Балыкина (Ялта, Россия)	А.Н. Кузнецов (Москва, Россия)
С.М. Бебия (Сухум, Абхазия)	Н.В. Лебедева (Мурманск, Россия)
В.М. Горина (Ялта, Россия)	И.В. Митрофанова (Ялта, Россия)
Т.Б. Губанова (Ялта, Россия)	О.В. Митрофанова (Ялта, Россия)
В.И. Долженко (Санкт-Петербург, Россия)	Ф.Б. Мусаев (Москва, Россия)
Т.В. Долженко (Санкт-Петербург, Россия)	А.Е. Палий (Ялта, Россия)
Н.Б. Ермаков (Ялта, Россия)	А.П. Серегин (Москва, Россия)
О.А. Ильницкий (Ялта, Россия)	А.В. Смыков (Ялта, Россия)
В.П. Исиков (Ялта, Россия)	К. Таммасири (Бангкок, Таиланд)
Н.Н. Карпун (Сочи, Россия)	В.В. Титок (Минск, Беларусь)
З.К. Клименко (Ялта, Россия)	С.В. Шевченко (Ялта, Россия)
О.Е. Клименко (Ялта, Россия)	Е.П. Шоферистов (Ялта, Россия)
В.П. Коба (Ялта, Россия)	А.М. Ярош (Ялта, Россия)

Издание включено в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, распоряжением Минобрнауки России от 12 февраля 2019 г. № 21-р

Издание включено в базу данных Российского индекса научного цитирования (РИНЦ),
Научной электронной библиотеки <http://elibrary.ru>
Всем статьям присваивается DOI (идентификатор цифрового объекта)

Выходит 4 раза в год

Подписной индекс в каталоге агентства «Роспечать»: 58307

УДК 581.5:633.494(470.67)

DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-24-38

ГЕОБОТАНИЧЕСКАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗЕМЛЯНИЧНИКА МЕЛКОПЛОДНОГО (*ARBUTUS ANDRACHNE* L.) В АБХАЗИИ

Хабагин Укаилович Алиев^{1,3}, Борис Сакоевич Туниев¹,
Илья Николаевич Тимухин¹, Инга Васильевна Тания²

¹Сочинский национальный парк
354000, Краснодарский край, г. Сочи, ул. Московская, 21
E-mail: btuniyev@mail.ru

²Рицинский реликтовый национальный парк
384900, Республика Абхазия, г. Гудаута, ул. Лакрба, 1а
E-mail: agnaainat@mail.ru

³Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра
РАН, 367000, г. Махачкала, ул. М-Гаджиева, 45

Впервые для реликтовых фитоценозов с участием *Arbutus andrachne* L. на территории Абхазии приводятся данные геоботанической характеристики сообществ, структуры, численности, оценки состояния и пространственного размещения, генеративная сфера особей всех известных ценопопуляций, а также рассмотрены возможные пути прохореза и современный ареал вида в Абхазии, дана оценка его природоохранного статуса.

Ключевые слова: *Arbutus andrachne* L.; Республика Абхазия; ценопопуляция; структура; оценка состояния; изменчивость признаков; генеративная сфера

Ведение

Земляничник мелкоплодный, или красный (*Arbutus andrachne* L.) – восточно-средиземноморский третично-реликтовый вид, ареал которого охватывает Грецию, Малую Азию, Сирию, Палестину [3, 6]. В Малой Азии указан для Артвинской котловины р. Чорох [2]. В Абхазии представители рода *Arbutus* известны с сармата [21]. Это склероморфный крайне светолюбивый гемиксерофит с пониженной зимостойкостью [5, 22]. Живет до нескольких сотен лет.

На территории бывшего СССР вид известен из Абхазии (Бзыбкое ущ. и Каваклукская возвышенность), Грузии (ущ. р. Аджарисцкали) и России, где произрастает на южном берегу Крыма от мыса Айя до горы Кастель [2, 10], а до конца XX века был известен из окр. с. Весёлое в Адлерском р-не Сочи [15] и, по личному сообщению Д.М. Михайленко, 5 экз. произрастало на Орлиных скалах Агурского ущелья в окр. г. Сочи.

Исследования последних лет не подтвердили произрастание земляничника на Черноморском побережье Краснодарского края. В Крыму вид известен из 43 местообитаний, с оценочной общей численностью взрослых генеративных особей около 3 тыс. экземпляров [11].

Практически все известные сведения о морфологии вида, особенностях его биологии и экологии относятся к популяции из Крыма, тогда как сведения из Абхазии сводятся к упоминанию известных точек находок и указанию биотопов произрастания. Так, А.А. Колаковский [21] указывает на произрастание вида в Абхазии только в двух локалитетах: на приморских склонах Каваклукской возвышенности в составе гемиксерофильных дубрав и в ущ. рр. Бзыбь и Гега на правом берегу последней, близ

впадения в Бзыбь, в диапазоне высот 170-500 м над ур. м. на крупнокаменных известняковых развалах.

О морфологии вида сведения довольно скудны и часто противоречивы. Указывается, что это небольшое вечнозеленое дерево, или кустарник со скрученными стволами и сильно изогнутыми ветвями, до 5 м высоты [2, 28], либо от 5 до 12 м высоты с тонким стволом и коленчато изогнутыми ветвями [3], либо дерево с диаметром ствола до 80 см [21]. По другим источникам [10] – это многоствольное дерево 3-6 (9) м высоты.

Для вида указывается как семенное размножение, так и возможность размножения порослью [2]. Цветение наступает в возрасте 15-20 лет, к этому времени моноподиальное нарастание вегетативных побегов сменяется на симподиальное [10].

Генеративные побеги неспециализированные: у молодых особей более половины составляют ди- и полициклические, у взрослых особей преобладают моноциклические побеги [9]. Соцветие верхушечное метельчатое. Плод – пятигнездная многосемянная ягода округлой, или удлиненной формы, не превышающая в диаметре 1 см [10, 21].

О сроках цветения и плодоношения данные в литературе также весьма противоречивы. В одних источниках указывается, что земляничник мелкоплодный цветет ранней весной, плоды созревают в июне [3], в других – сроком плодоношения указываются август – сентябрь [28]. По мнению И.В. Голубевой и О.В. Балак [9], фенология вида отражает реликтовое субтропическое происхождение: развитие цветочных почек протекает с мая по ноябрь, когда появляются соцветия, но органы цветков растут и формируются до их распускания в апреле – мае. Массовое созревание плодов и орнитохорное распространение происходит в октябре – декабре. Всходы появляются в зимне-весенние месяцы, причем пополнение популяции подростом – нерегулярное, в зависимости от метеорологических условий зимы и рекреационных нагрузок [9].

В Крыму растет только в приморском поясе до высоты 200–300 м над ур. м., как исключение, отдельные деревья поднимаются до 400-500 м над ур. м. [12].

Общая площадь под видом в Крыму составляет 21 км². Плотность популяции на 1 га изменяется с востока на запад: на востоке соотношение взрослых к подросту равно 80:72 на горе Кастель, 136:557 – в заповеднике Мыс Мартьян и 111:52 в урочище Батилиман у мыса Айя [7, 8].

В Зеленой книге Украинской ССР [14], для вида выделялся синтаксон: формация земляничника мелкоплодного – *Arbuteta andrachnis*. Произрастает на крутых и обрывистых склонах с очень сухими щебнисто-каменистыми красно-коричневыми почвами.

Учитывая выше изложенные пробелы в изучении сообществ земляничника красного, впервые для реликтовых фитоценозов с участием *A. andrachne* на территории Абхазии была поставлена цель установить геоботанические характеристики сообществ, структуру, численность, оценку состояния и пространственного размещения, выявить генеративную сферу особей всех известных ценопопуляций, а также реконструировать возможные пути прохореза и современный ареал вида в Абхазии, дать оценку его природоохранного статуса.

Объекты и методы исследования

Геоботанические и популяционные исследования проведены в октябре 2017 г в трех ценопопуляциях *A. andrachne* в Республике Абхазия: Пицунда-Мюссерский заповедник, восточная часть Мюссерской (Каваклукской) возвышенности (МВ) – на высоте 40–50 м над ур. м.; Ричинский реликтовый национальный парк, правобережный борт стрелки рр. Гега и Бзыбь (ГБ) – высота 300-400 м над ур. м. и в окрестностях

курорта Пицунда, Пицунда-Мюссерский заповедник, западная оконечность Мюссерской возвышенности (П) – высота 10–30 м над ур. м.

Первая и третья ценопопуляции ранее образовывали единую популяцию Мюссерской возвышенности; вторая ценопопуляция удалена от приморской полосы вглубь континента по ущелью р. Бзыбь более, чем на 30 км.

В геоботанических описаниях применялись общепринятые методы маршрутных исследований с закладкой пробных площадок, 400 м² каждая. Для особей *A. andrachne* указывалась высота кроны, которая, как правило, меньше, чем длина наклонного ствола, диаметр ствола на высоте 1,3 м, диаметр кроны, количество стволов, состояние и возраст. Для оценки состояния, определения пространственного размещения и структуры ценопопуляций *A. andrachne* с учетом высоты кроны, нами все особи сгруппированы в пять возрастных классов и для каждого класса определены средние значения учтенных параметров. Учитывая отсутствие на ПП ювенильных и синильных экземпляров, выделенные классы соответствовали: 1 – im, 2 – vir, 3 – g1, 4 – g2, 5 – g3.

Для определения плотности популяции был использован метод ближайшего соседа. Возраст особей *A. andrachne* определяли с применением возрастного индекса, представляющего среднее значение прироста в диаметре у особей для каждой ценопопуляции по количеству годовых колец на керне. У молодых особей возраст определялся подсчетом годового прироста.

Изменчивость морфологических признаков генеративной сферы в ценопопуляциях из МВ и ГБ определено по рандомизированно отобраным соплодиям, по 15 в каждой ценопопуляции. Для измерений бралось по 10 самых крупных плодов с каждого соплодия. У соцветий и плодов учитывались такие признаки, как: количество заложившихся цветков, количество сформировавшихся плодов, процент плодоцветения, масса плода, диаметр плода и количество полноценных семян в плоде. Весовые признаки измерялись с точностью до 1 мг на электронных весах «Ohaus», размерные – с точностью до 0,01 мм штангенциркулем. Математическая обработка полученных данных проводилась с использованием методов описательной статистики, дискриминантного и дисперсионного анализов [16, 23]. Статистическая обработка полученных результатов проводилась на лицензионной системе обработки данных Statistica v. 5.5.

Результаты и обсуждение

Современный ареал *Arbutus andrachne* в Республике Абхазия, помимо выше упомянутых трех локалитетов, включает также сосняки мыса Пицунда с единичным произрастанием вида и обнаруженную нами незначительную площадь, около 2 га, на отвесных известняковых скалах урочища Куджба-Яшта в правобережной части ущ. р. Бзыбь, выше впадения р. Гега.

Результаты геоботанической характеристики трех исследованных участков произрастания земляничника в Абхазии приведены в таблице 1. Исследованная трансекта лесного массива, где произрастает земляничник на МВ, представляет собой полосу, шириной 50–70 м, расположенную на отвесном краю морской террасы. Общая площадь трансекты составляет 11 га. Геоботаническое описание двух пробных площадей (ПП) позволили нам отнести данное растительное сообщество к ассоциации **дубняк земляничниковый – Quercetum arbutosum** формации **дуба грузинского – Quercete petraea ssp. iberica (Steven) Krassiln.**

Первая ПП заложена на склоне южной экспозиции, крутизной 20⁰. Сомкнутость крон древесного яруса – 90%. Высота верхнего яруса древостоя составляет 16–17 м. Доминантом выступает *Quercus petraea ssp. iberica (Steven) Krassiln.*, на долю которого приходится 50% (рис. 1). Спутниками дуба грузинского являются *Carpinus orientalis* Mill. с 10% сомкнутостью и *Pinus brutia* var. *pityusa (Steven) Silba* – 10%.

Таблица 1

Геоботаническая характеристика реликтовых сообществ с участием *Arbutus andrachne* в Абхазии

Показатели, ярусы и виды	Ассоциация			
	Quercetum arbutosum		Pinetum querqoso- arbutosum (<i>P. pityusa</i>)	Pinetum arbutoso- varioherbosum (<i>P. kochiana</i>)
Высота над ур. моря, м	55	69	30	343
Экспозиция склона	Ю	Ю-В	Ю-З	В
Крутизна склона, градусов	20	15	15	40
Древесный ярус, сомкнутость, %	90	73	85	20
<i>Quercus petraea</i> ssp. <i>iberica</i> (Steven) Krassiln.	55	50	30	
<i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba	10	10	35	
<i>Arbutus andrachne</i> L.	15	13	12	
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	10	1	3	
<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>hamata</i> Steven				20
<i>Carpinus betulus</i> L.			5	
Подрост, сомкнутость, %	5,5	55	3	5
<i>Arbutus andrachne</i> L.	5	40	1,5	
<i>Quercus petraea</i> ssp. <i>iberica</i> (Steven) Krassiln.	0,25	14	0,5	1
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	0,25		+	+
<i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba		1	0,5	
<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>hamata</i> Steven				2
<i>Acer sosnowskvi</i> Doluch.				2
<i>Carpinus betulus</i> L.			0,5	
Подлесок, сомкнутость, %	2,5	0,2	6	40
<i>Arbutus andrachne</i> L.				20
<i>Erica arborea</i> L.	2,5		3	
<i>Rhododendron luteum</i> Sweet			3	
<i>Swida koenigii</i> (C.K. Schneid.) Pojark. ex Grossh.				10
<i>Rhus coriaria</i> L.		0,2		1
<i>Leptopus colchicus</i> (Fisch. & C.A. Mey. ex Boiss.) Pojark.				5
<i>Staphylea colchica</i> Steven				2
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.				2
Травяно-кустарничковый ярус, %	20	20	10	90
<i>Carex cuspidata</i> Host	18	+	2	
<i>Dorycnium graecum</i> (L.) Ser.	0,1	15	3	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+		
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L.	+		+	
<i>Senecio vulgaris</i> L.	0,1	+	+	
<i>Galium mollugo</i> L.	0,1	2	1	
<i>Rubus serpens</i> Weihe ex Lej. & Courtois		2	1	
<i>Melampyrum arvense</i> L.		0,8	0,5	
<i>Aegonvchon purpureocaeruleum</i> (L.) Holub		+	+	
<i>Vicia</i> sp.		+	+	
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	0,5		2	30
<i>Smilax excelsa</i> L.		+	+	15
<i>Sesleria alba</i> Sm.				30
<i>Rubus caesius</i> L.				5
<i>Pteridium tauricum</i> V.I. Krecz.				5
<i>Clematis vitalba</i> L.				2
<i>Solidago virgaurea</i> L.				1

Примечание. На пробных площадях (ПП) также встречены следующие виды (указаны номер описания и проективное покрытие с обилием «+»): ПП №1 – *Hypericum xylosteifolium* (Spach) N.Robson, *Acer laetum* C.A. Mey., *Cerasus avium* (L.) Moench; ПП №2 – *Nepeta cataria* L.; ПП №3 – *Mespilus germanica* L.; ПП №4 – *Dioscorea caucasica* Lipsky, *Satureja bzybica* Woronow, *Satureja spicigera* (K. Koch) Boiss., *Clinopodium menthifolium* (Host) Stace, *Scabiosa olgae* Albov, *Origanum vulgare* L., *Anthemis tinctoria* L., *Galium calcareum* (Albov) Pobed., *Psephellus barbeyi* Albov, *Asplenium trichomanes* L., *Asplenium ruta-muraria* L., *Euphorbia myrsinites* L., *Euphorbia petrophila* C.A. Mey., *Poa alpina* L., *Vitis sylvestris* C.C. Gmel., *Buxus colchica* Pojark., *Juniperus communis* ssp. *oblonga* (M. Bieb.) Galushko.

A. andrachne произрастает во втором подъярусе древесного яруса. Доля его участия в сомкнутости крон составляет 15%. Общая сомкнутость крон подроста составляет 5,5%, основная часть из которого приходится на *A. andrachne* – 5%. По 0,25% занято подростом *Q. petraea* ssp. *iberica* и *C. orientalis*. Единично встречаются *Acer laetum* С.А. Меу. и *Cerasus avium* (L.) Moench. Подлесок, сомкнутостью 2,5%, сформирован преимущественно кустами *Erica arborea* L., единично произрастает *Hypericum xylosteifolium* (Spach) N.Robson. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 20%, из которых 18% занимает *Carex cuspidata* Host.; *Ruscus aculeatus* L. занимает 0,5% площади. Остальные виды, представленные с незначительным обилием: *Dorycnium graecum* (L.) Ser., *Dactylis glomerata* L., *Asplenium adiantum-nigrum* L., *Senecio vulgaris* L. и *Galium mollugo* L.



Рис. 1 Асс. Дубняк земляничниковый – *Quercetum arbutosum* формации дуба грузинского – *Quercete petraea* ssp. *iberica* (Steven) Krassiln., 1 ПП, МВ

Вторая ПП расположена на склоне юго-восточной экспозиции, крутизной 15°. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 73%, с максимальной высотой крон 16–17 м. Доминантом является *Q. petraea* ssp. *iberica*, на долю которого приходится 55%. *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba занимает 10% сомкнутости крон. Особи *A. andrachne*, формируя второй подъярус древесного яруса, занимают 13% площади. *C. orientalis* занимает 1%. Подрост занимает 55%, из которых 40% приходится на *A. andrachne*. Особи *Q. petraea* ssp. *iberica* занимает 14% площади, а *Pinus brutia* var. *pityusa* – 1%. Подлесок, с незначительной сомкнутостью – 0,2%, представлен только *Rhus coriaria* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 20%, из которых 15% занимает *Dorycnium graecum*. По 2% приходится на *Ruscus aculeatus* и *Galium mollugo*, около 1% занимает *Melampyrum arvense* L. С незначительным обилием на ПП представлены: *Carex cuspidata*, *Dactylis glomerata*, *Senecio vulgaris*, *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub, *Vicia* sp. и *Nepeta cataria* L., из внеярусной растительности – *Smilax excelsa* L.

В месте слияния рек Гега и Бзыбь проведено описание 1 ПП на высоте 343 м над ур. м. Склон восточной экспозиции, крутизной 40°. Отметим, что данный участок был подвержен пожару 15 лет назад. Данное сообщество отнесено к ассоциации **сосняк земляничниково-разнотравный** – *Pinetum (hamataea) arbutoso-varioherbosum* (рис. 2).

Сомкнутость древесного яруса составляет 20% и слагают его 9 особей *Pinus sylvestris* var. *hamata* Steven, высотой 30 м. Подрост, сомкнутостью 5%, состоит из особей *Q. petraea* ssp. *iberica*, *Pinus sylvestris* var. *hamata* и *Acer sosnowskyi* Doluch. ex K. Koch. Сомкнутость подлеска составляет 40%. На долю *A. andrachne* приходится 20%. *Swida koenigii* (С.К. Schneid.) Pojark. ex Grossh. занимает 10%. Остальные 10% площади занята особями *Cotinus coggygria* Scop., *Leptopus colchicus* (Fisch. & С.А. Mey. ex Boiss.) Pojark., *Staphylea colchica* Steven, *Rhus coriaria* L. Травяно-кустарничковым ярусом покрыто 90% площади. Наиболее обильно представлены *Sesleria alba* Sm. – 30%, *Ruscus aculeatus* L. – 30% и *Smilax excelsa* L. – 15%, которыми занято 75%. *Rubus caesius* L. и *Pteridium tauricum* V.I. Krecz. занимают по 5%. На долю *Clematis vitalba* L. приходится 2%, а на *Solidago virgaurea* L. – 1%. Остальные виды имеют незначительное покрытие (см. примечание к табл. 1).



Рис. 2 Асс. сосняк земляничниково-разнотравный – *Pinetum (hamataea) arbutoso-varioherbosum*, ГБ

Обследованный участок в окр. Пицунды занимает 0,2 га и ПП здесь не закладывались. В древостое преобладают *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba и *Q. petraea* ssp. *iberica*, сомкнутостью крон 85%. Сообщество отнесено нами к ассоциации **сосняк дубово-земляничниковый – *Pinetum (pitysaea) querqoso-arbutosum*** (рис. 3).

Высота древостоя составляет 20-22 м, *A. andrachne* произрастает во 2 подъярусе древесного яруса, сомкнутостью 12%. Сомкнутость подроста 3%, из которых на долю земляничника приходится 1,5%. Сомкнутость крон подлеска составляет 6%, занятое *Erica arborea* и *Rhododendron luteum* Sweet. Единично произрастает *Mespilus germanica* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 10%, явных доминантов нет и по составу сходен с исследованным участком на востоке Мюссерской возвышенности, краевым западным участком которых является рассматриваемый участок.



Рис. 3 Асс. сосняк дубово-земляничниковый – *Pinetum (pityusaea) querqoso-arbutosum*, П

Площадь трансекты *A. andrachne*, произрастающего на МВ, составляет 11 га. Всего на трансекте произрастает 88 особей *A. andrachne*. Среднее расстояние между особями составляет 4 м. Наибольшее количество особей отмечено в 3 и 4 классе. Плодоношение особей в ценопопуляции в среднем оценено в 2,9 балла. Максимальное значение плодоношения характерно для 5 класса – 3,6 балла. Среднее состояние ценопопуляции оценено в 1,4 балла, наблюдается незначительное ухудшение состояния особей с возрастом. Максимальный возраст – 255 лет, при диаметре ствола на высоте 1,3 м - 42 см, а у основания ствола – более 1 м. Максимальная отмеченная высота кроны 13 м [1].

Распределения учтенных особей в ценопопуляции МВ по числу стволов в выделенных возрастных классах показало преобладание одноствольных экземпляров (64%) (табл. 2).

В ценопопуляции ГБ отсутствуют 1 и 5 классы (табл. 3), что связано с пожаром в исследованном участке 15-летней давности, как и отмеченная максимальная высота кроны – 6,5 м, которая в 2 раза меньше чем, у ценопопуляции из МВ [1]. Единичное старое дерево – свидетель доогневого периода отмечено вне ПП (рис. 4). Общая площадь составляет 5,5 га. Количество особей *A. andrachne*, произрастающих на данной площади, – 39. Среднее расстояние между особями составляет 7,2 м. Среднее состояние особей оценено в 1,05 балла. Максимальное представительство составляют особи 3 класса – 25 экз. По нашему мнению, это связано с постпирогенными процессами, протекающими на исследованном участке. В отличие от популяции из МВ, плодоношение здесь отмечено у особей из второго класса, что мы связываем с низким значением сомкнутости крон древесного яруса. Общее значение плодоношения особей в трех выделенных классах составляет 1,8 балла. Максимальный возраст особей в ценопопуляции – 83 года (вне ПП).

Таблица 2

Распределение особей по количеству стволов в классах в ценопопуляции *A. andrachne* на МВ

Количество стволов	Класс					Всего
	1	2	3	4	5	
1	10	9	18	10	10	57
2	-	1	4	15	3	23
3	-	-	2	-	1	3
4	-	-	-	2	1	3
5	-	-	-	-	-	0
6	-	-	-	1	1	2
Всего	10	10	24	28	16	88

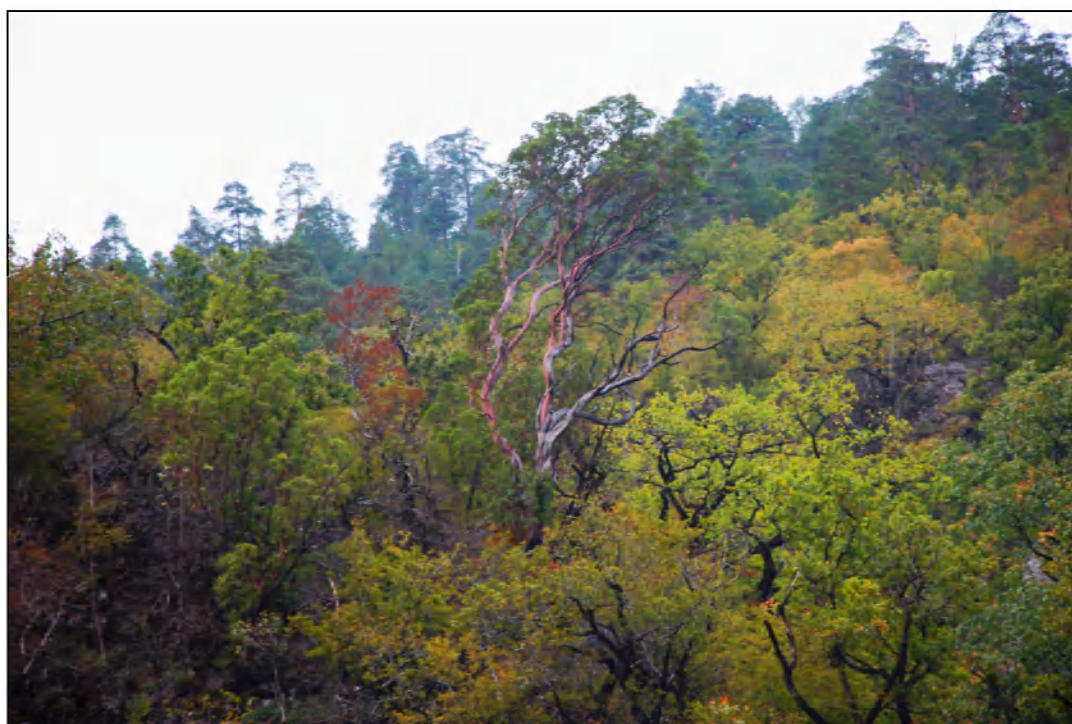


Рис. 4 Старовозрастное дерево *A. andrachne*, сохранившееся после пожара в популяции из Бзыбского ущелья. Слева от него – постпирогенные особи вида

В ценопопуляции П, на площади 0,2 га отмечено произрастание 56 особей земляничника, среднее расстояние между которыми 3,9 м, 66% особей относятся к одноствольным и больше половины из них относятся к первому классу, т.е. молодые особи. Состояние особей в ценопопуляции оценено в 1,16 балла. В первых двух классах, куда вошло больше половины особей ценопопуляции (53%) (табл.4), плодоношение отсутствует. В остальных 3 классах, в среднем, значение плодоношения составляет 2,9 балла. Максимальный отмеченный возраст составляет около 190 лет, с диаметром ствола 30 см и высотой 12 м.

В таблице 5 приведены результаты межпопуляционной изменчивости признаков соцветия и плода ценопопуляций *A. andrachne* из МВ и ГБ. Видно, что значения по признакам «масса плода», «диаметр плода», «количество сформировавшихся плодов» и «процент плодоцветения» выше у популяции из МВ, а по признакам «количество заложившихся цветков» и «количество полноценных семян» у популяции из ГБ. Это можно объяснить более суровыми условиями произрастания популяции из ГБ, где особи больше ресурсов тратят на оставление потомства. Почти все значения коэффициента вариации по изученным признакам выше у ценопопуляции из МВ.

Таблица 3

Распределение особей по количеству стволов в классах в ценопопуляции *A. andrachne* из ГБ

Количество стволов	Класс					Всего
	1	2	3	4	5	
1	-	3	9	-	-	12
2	-	1	2	2	-	5
3	-	-	7	1	-	8
4	-	1	3	1	-	5
5	-	1	2	1	-	4
6	-	1	2	1	-	4
7	-	-	-	-	-	0
8	-	-	-	1	-	1
Всего	0	7	25	7	0	39

Таблица 4

Распределение особей *A. andrachne* по числу стволов в классах ценопопуляции II

Количество стволов	Класс					Всего
	1	2	3	4	5	
1	20	8	7	1	1	37
2	-	1	3	2	1	7
3	-	-	2	1	-	3
4	-	1	1	5	-	7
5	-	-	-	2	-	2
Всего	20	10	13	11	2	56

Таблица 5

Статистические параметры признаков плода и соцветия ценопопуляций *A. andrachne* из МВ и ГБ

Признаки	Популяция					
	МВ			ГБ		
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ CV, %	min.	max.	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ CV, %	min.	max.
Масса плода, гр.	0,57±0,020 42,1	1,05	0,2	0,52±0,013 30,6	0,2	1,1
Диаметр плода, см	0,98±0,012 15,3	0,65	0,68	0,93±0,008 11,1	0,68	1,25
Количество заложившихся цветков, шт.	83,9±5,78 26,7	52	132	93,1±5,37 22,3	65	129
Количество сформировавшихся плодов, шт.	24,9±2,37 36,9	14	44	21,4±2,07 37,5	12	39
Процент плодоцветения, %	30,3±2,65 33,9	17,5	56,4	22,5±1,00 17,3	18,5	32,2
Количество полноценных семян, шт.	2,6±0,27 128,1	0	16	13,6±0,44 40,1	4	31

Значение t-критерия Стьюдента, между двумя изученными популяциями *A. andrachne* (табл. 6) показал высокий уровень достоверности различий по признакам «количество полноценных семян» – 21,04, «диаметр плода» – 3,57 и «масса плода» – 2,2.

Таблица 6

Оценка различий признаков соцветия и плодов *A. andrachne* по t-критерию Стьюдента в ценопопуляциях из МВ и ГБ

Признаки	t-критерий
Масса плода	2,20*
Диаметр плода	3,57***
Количество полноценных семян	21,04***
Количество заложившихся цветков в соцветии	1,16
Количество сформировавшихся плодов в соплодии	1,12

Примечание: *– n = 15; **– n = 30; уровень достоверности по t-критерию – *- P<0,05; **– P<0,01; ***– P<0,001

Результаты однофакторной модели дисперсионного анализа по двум признакам соцветия в двух популяциях (рис. 5) свидетельствуют о незначительности вклада в изменчивость изученных признаков. Так, значение h^2 для признака «количество заложившихся цветков в соцветии» составляет 2,2, а для признака «количество сформировавшихся плодов в соплодии» – 1,7.

Рисунок 6 демонстрирует результаты однофакторной модели дисперсионного анализа по признакам плода двух изученных популяций *A. andrachne*. Отмечено, что наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость вносит признак «количество полноценных семян» – 74,6%. Остальные признаки плода вносят незначительный вклад.

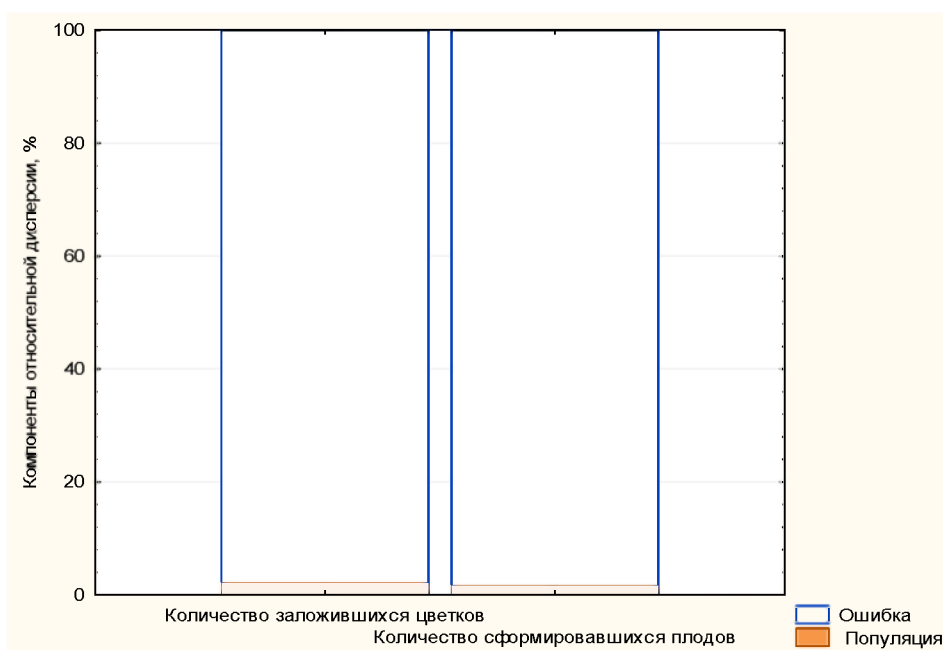


Рис. 5 Однофакторная модель дисперсионного анализа по признакам соцветия *A. andrachne* популяций МВ, ГБ в Абхазии

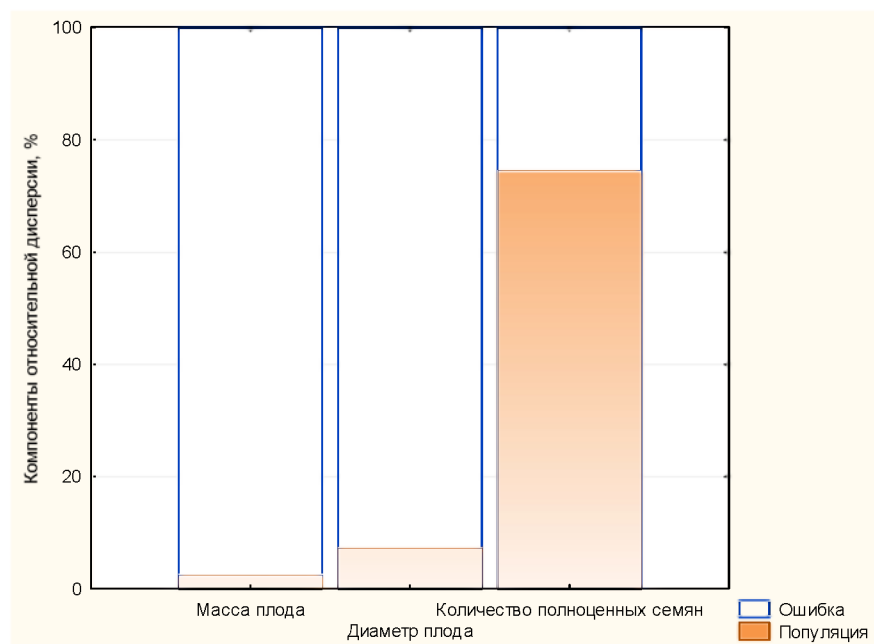


Рис. 6 Однофакторная модель дисперсионного анализа по признакам плода *A. andrachne* популяций МВ, ГБ в Абхазии

Заключение

Современное распространение земляничника мелкоплодного в Абхазии, как и по всему черноморскому бассейну, несет явно выраженный дизъюнктивный реликтовый характер. Учитывая ископаемые плиоценовые находки представителей *Arbutus* на Годерзком перевале в Аджарии [25] и на р. Кодор в Абхазии [19], его современное присутствие в ущ. р. Аджарисцкали (Аджария) и в Артвинской котловине р. Чорох в Турции, как и упомянутые выше недавние локалитеты произрастания на крайнем юге Краснодарского края, вполне логично предположение о былом сплошном распространении вида в прибрежной полосе Крыма, Кавказа и Лазистанского хребта в третичном периоде. Это предположение согласуется с мнением о существовавшей связи в среднем сармате Кавказа с Анатолией и Балканами [4, 24], и флористическом обмене между Европой, Кавказом и Восточной Азией до верхнего миоцена [20].

Сохранение абхазских популяций *A. andrachne* мы связываем с развитием Черноморского ксерофильного рефугиума [29], в настоящее время охватывающего территорию от Анапы до Джубги и серию анклавов от Туапсе до Сухума, входя в состав Крымско-Новороссийской провинции Средиземноморья. На западе рефугиума сохранились фисташковые и можжевельниковые редколесья, участки томилляров и пушисто-дубовые сугрудки, на востоке – элементы бывшего маквиса с *Cytisus monspessulanus* L., *Arbutus andrachne* L., *Erica arborea* L. По всему рефугиуму спорадично представлены *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba, *Cistus creticus* L., *C. salvifolius* L., *Paliurus spina-christi* Miller, *Rhus coriaria* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Cohutea cilicica* Boiss. et Balansa и др.

О былых размерах этого рефугиума можно судить по сохранившейся в северо-западной Колхиде в удалении до 10 км от моря цепочки участков с высоким представительством средиземноморских видов, контрастирующих с окружающими фитоландшафтами [27]. Существующая кардинальная схема распространения средиземноморских ценозов вдоль приморской полосы соответствует сухим, с готовой суммой температуры свыше 5000⁰ предгорьям, до 200-300 м над ур. м. За ее пределами, на высотах от 400 до 1000 м над ур. м. возрастающее количество осадков и

уменьшающийся фон температуры позволяет сохраниться осколкам средиземноморских группировок исключительно в условиях локальной эдафической сухости, свойственной скалистым биотопам, термический режим которых, к тому же, значительно превышает окружающие мезофитные условия на обращенных к югу и востоку крутых склонах, что, в частности, наблюдается в месте схождения Бзыбского и Гегского ущелий с удаленной от побережья популяцией *A. andrachne*.

По данным пыльцевого анализа установлено, что связанные с фазами плейстоценового оледенения подвижки растительных поясов снижали верхнюю границу леса в Абхазии до высоты 1000-1200 м [18, 26], при этом нижние пояса леса практически не изменялись, за исключением вымирания наиболее теплолюбивых форм. В этой связи интересно отметить, что в Абхазии, как и в ранее известных локалитетах окр. Сочи, *A. andrachne* ценотически связан, в первую очередь, с *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba, формирующей, по терминологии Р.В. Камелина [17], приморские субтропические пинарии, в отличие от сообществ *A. andrachne* в Крыму, где отмечается ценотическая связь с *Juniperus excelsa* [14], а *Pinus brutia* var. *pityusa* сохранилась в Крыму в маленьких приморских реликтовых популяциях на мысах Айя, Сарыч, в окр. Балаклавы – на западе и у города Судак и Нового Света – на востоке [13].

Так, синтаксономический состав в Крыму представлен *Junipereto-Arbutetum achnatherosum*, *Junipereto-Arbutetum coronilloso (emeroides)-achnatherosum* и *Junipereto-Arbutetum elytrigosum (nodosae)*. Состоят из двух-трех ярусов. Древостой формирует *A. andrachne* с большим участием *Juniperus excelsa* и единичным *Quercus pubescens*, *Pistacia mutica*, *Celtis glabrata*. Сомкнутость крон деревьев 0,4–0,6, в возрасте 50–200 лет они имеют высоту 5–6 м, V–V⁶ бонитет. Подлесок (0,7) образован одним из следующих видов: *Coronilla emeroides*, *Cistus creticus*, либо он отсутствует. Обычными видами являются *Juniperus oxycedrus*, *Jasminum fruticans*. Травяной покров высотой до 50 см чаще разрежен (до 50%). Его слагают *Achnatherum bromoides* либо *Elytrigia nodosa*. К числу его типичных видов относятся *Festuca callieri*, *Fibigia clypeata*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*, *Asperula galioides*, *Dorycnium herbaceum*, *Sedum hispanicum*, *S. pallidum*, *Thymus callieri*, *Jurinea sordida* и другие виды [14].

Не исключено, что у слияния рр. Бзыбь и Гега также ранее встречалась *Pinus brutia* var. *pityusa*, выпавшая в плейстоцене и замещенная голоценовым вселенцем – *Pinus sylvestris* var. *hamata* Steven. В пользу подобного предположения свидетельствует большое число типичных средиземноморских видов флоры, сохранившихся в ущельях рр. Бзыбь и Гега в районе их слияния (*Cotinus coggygia*, *Rhus coriaria*, *Sesleria alba*, *Ruscus aculeatus*, *Aegonychon purpureocaeruleum*, *Asphodeline lutea*, *Euphorbia myrsinites* L., *E. petrophila* и др.), распространенных в приморской полосе, тогда как вселение *Pinus sylvestris* var. *hamata* в ксеротермический период шло со стороны гор.

Сопоставимые с ущ. р. Бзыбь условия наблюдаются в горной Аджарии, в ущ. р. Аджарисцкали, тогда как в Артвинской котловине произрастание земляничника нами отмечено в сообществе с типичным средиземноморским субтропическим видом – сосной итальянской (*Pinus pinea* L.), формирующего **Pinetum (pineaea) arbutosum** (рис. 7).

Приморские популяции земляничника входят в ассоциации дубняка земляничникового – *Quercetum arbutosum* формации дуба грузинского – *Quercete petraea* ssp. *iberica* (Steven) Krassiln в восточной части Мюссерской возвышенности и сосняка дубово-земляничникового – *Pinetum (pitysaea) quercoso-arbutosum* – в её западной части у Пицунды. В оторванной горной популяции у слияния рек Гега и Бзыбь, сообщество с участием земляничника мелкоплодного отнесено нами к ассоциации сосняк земляничниково-разнотравный – *Pinetum (hamatae) arbutoso-varioherbosum*.

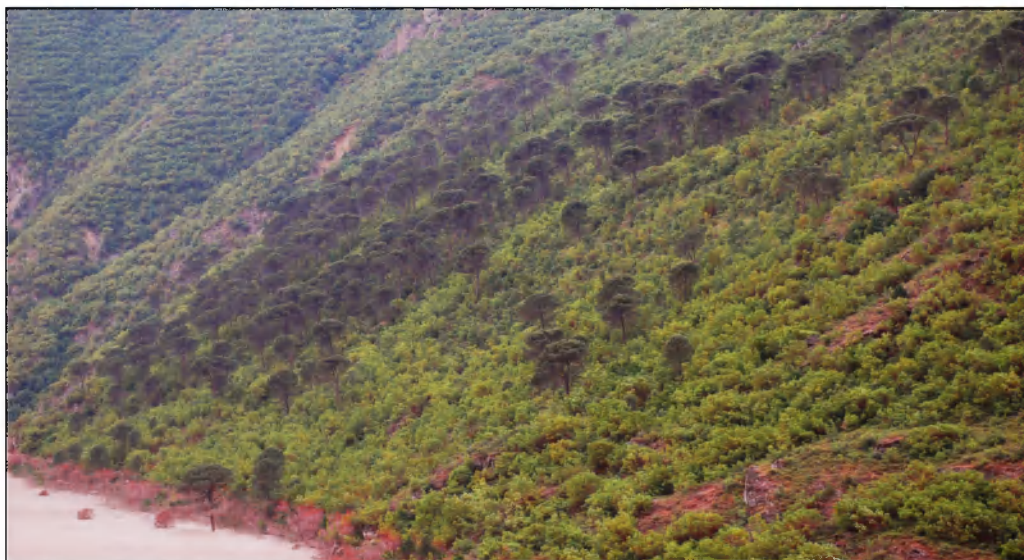


Рис. 7 Асс. сосняк земляничниковый *Pinetum (pineaea) arbutosum*, Артвинская котловина, Турция

Состояние особей в приморских ценопопуляциях лучше, от 1,16 до 1,4 балла; в горах – хуже, в среднем, 1,05 балла. Максимальный возраст в приморских ценопопуляциях составил 190 лет на западе Мюссерской возвышенности, 255 – на востоке, тогда как в горах максимальный возраст составил 83 года.

Плодоношение в приморских ценопопуляциях в среднем оценено в 2,9 балла, в горах – 1,8 балла. Количество сформировавшихся плодов, их масса и диаметр в прибрежных популяциях превышают таковые показатели у горной популяции, а по признакам «количество заложившихся цветков» и «количество полноценных семян» отмечается обратная картина, что объясняется более суровыми условиями произрастания популяции из ГБ, на верхнем высотном пределе распространения, где особи больше ресурсов тратят на оставление потомства. Эти результаты с высоким уровнем достоверности различий подтверждаются *t*-критерием Стьюдента: по признакам «количество полноценных семян» – 21,04, «диаметр плода» – 3,57 и «масса плода» – 2,2.

Результаты однофакторной модели дисперсионного анализа по признакам соцветия и плода двух изученных популяций *A. andrachne* показали, что наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость вносит признак «количество полноценных семян» – 74,6%.

По нашим оценкам, суммарная площадь произрастания *A. andrachne* в Абхазии не превышает 500 га, а общая численность составляет менее 1000 экз. При таких показателях природоохранный статус вида в Республике Абхазия оценен нами по критериям Красного списка МСОП (IUCN), как EN B2ab(iii)c(iv)C2a(i).

Список литературы

1. Алиев Х.У., Туниев Б.С., Тимухин И.Н., Тания И.В. Структура популяций *Arbutus andrachne* в реликтовых фитоценозах Абхазии // Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности. – Пятигорск. 2019. – С. 10–12.
2. Белоусова Л.С., Денисова Л.В., Никитина С.В. Редкие растения СССР. – М.: Лесная промышленность, 1979. – С. 75–76.
3. Бородина Н.А., Некрасов В.И., Некрасова Н.С., Петрова И.П., Плотникова Л.С., Смирнова Н.Г. Деревья и кустарники СССР. – М.: Мысль, 1966. – С. 511–512.

4. *Верещагин Н.К.* Млекопитающие Кавказа. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 704 с.
5. *Волошин М.П.* Земляничник мелкоплодный // Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. – 1964. – Вып. 54. – С. 36–38.
6. *Габриэлян Э.Ц., Денисова Л.В., Камелин Р.В., Мальшиев Л.И., Попова Т.Н., Соболевская К.А., Тихомиров В.Н., Харкевич С.С., Чотик В.И., Юрцев Б.А.* Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / под ред. Акад. А.Л. Тахтаджяна. – Л.: Наука, 1981. – 264 с.
7. *Голубева И.В.* Результаты популяционно-количественного изучения земляничника мелкоплодного (*Arbutus andrachne* L.) // Бюл. Никит. Бот. сада. – 1981. – Вып. 1 (44). – С. 75–76.
8. *Голубева И.В.* Возрастная структура популяции земляничника мелкоплодного в заповеднике «Мыс Мартьян». – В кн.: Структура растительности и биология растений Крыма. – Ялта, 1982. – С. 64–71.
9. *Голубева И.В., Балак О.В.* Семенная продуктивность популяций земляничника мелкоплодного (*Arbutus andrachne* L.) на южном берегу Крыма. – В кн.: VII съезд Украинского ботанического общества. – Киев, 1982. – С. 263–264.
10. *Денисова Л.В., Голубева И.В.* Земляничное дерево красное - *Arbutus andrachne* L. // Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Т. 2. – М.: Лесная промышленность, 1984. – С. 164–165.
11. *Ена А.В.* Местообитания *Arbutus andrachne* L. в Горном Крыму и вопросы их охраны. – В кн.: VII съезд Украинского ботанического общества. – Киев, 1982. – 265 с.
12. *Ена В.Г., Ена А.В.* Убежища земляничника в Крыму // Природа. – 1971. – № 6. – С. 73–74.
13. *Ена А.В., Крайнюк Е.С.* Сосна брутийская (с. Станкевича, с. пицундская) *Pinus brutia* Ten. var. *pityusa* (Steven) Silba [*P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin] // Красная книга города Севастополя. – Калининград – Севастополь: ИД РОСТ-ДООФК, 2018. – С. 32.
14. Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под общ. ред. Шеляг-Сосонко Ю.Р. – Киев: Наукова думка, 1987. – 216 с.
15. *Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 664 с.
16. *Ивантер Э.В., Коросов, А.В.* Элементарная биометрия. Учебное пособие. 3-издание, исправленное и дополненное. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. – 110 с.
17. *Камелин Р.В.* Флороценоотипы Кавказа и Закавказья // Бот. журн. – 2017. – Т. 102, № 6. – С. 717–732.
18. *Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П.* Растительность и климат голоцена Абхазии. – Тбилиси: Мецниереба, 1989. – 118 с.
19. *Колаковский А.А.* Плиоценовая флора Кодора. – Сухуми, 1964. – 209 с.
20. *Колаковский А.А.* Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры // Тр. Сухумского бот. сада. – 1974. – Вып. 20. – С. 115–131.
21. *Колаковский А.А.* Флора Абхазии. 1982. – Тбилиси: Мецниереба, 1982. – Т. II. – С. 182–183.
22. *Куликов Г.В.* К биоэкологической характеристике земляничника мелкоплодного в Крыму // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. – 1970. – Вып. 3 (14). – С. 17–20.
23. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
24. *Менцицкий Ю.Л.* Дубы Азии. – Л.: Наука, 1984. – 284 с.

25. Мчедlishvili Н.Д. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. – Тбилиси: Изд. АН Груз. ССР, 1963. – 170 с.
26. Соловьев Б.Л. Ледники на берегах Черного моря // Природа. – 1969. – № 1. – С. 116.
27. Туниев Б.С., Тимухин И.Н., Джангиров М.Ю. Об эксклавах средиземноморской флоры в горной северо-западной Колхиде // Сравнительная флористика: Анализ видового разнообразия растений. Проблемы. Перспективы. «Толмачевские чтения»: материалы X Междунар. Школы-семинара / под ред. С.А. Литвинская и О.Г. Барановой. – Краснодар: Кубанский гос. унив. – 2014. – С. 158-161.
28. Чотик В.И. Редкие и исчезающие растения Украины. – Киев: Наукова думка, 1978. – 216 с.
29. Tuniyev B.S. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and main xerophylous refugia // Rus. J. Herpetol. – 1995. – Vol. 2, № 2. – P. 95-119.

Статья поступила в редакцию 15.05.2020 г.

Aliev Kh.U., Tuniyev B.S., Timukhin I.N., Taniya I.V. Geobotanical and population characteristics of *Arbutus andrachne* L. in Abkhazia // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2020. – № 135. – P. 24-38.

For the first time for relic phytocenosis with the participation of *Arbutus andrachne* L. in Abkhazia, data are provided for the geobotanical characteristics of communities, structure, number, assessment of condition and spatial placement, generative sphere of individuals of all known cenopopulations, as well as considered possible pathways of prokhoresis and modern range of species in Abkhazia, assessing its environmental status.

Keywords: *Arbutus andrachne* L.; Republic of Abkhazia; cenopopulation; structure; assessment of the state; number of individuals; variability of characters; reproductive sphere

УДК 630*231:504

DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-38-49

ВЕРОЯТНЫЕ ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ ДЕФОРМАЦИИ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ ПОДРОСТА СОСНЫ КРЫМСКОЙ

Андрей Николаевич Салтыков¹, Анна Игоревна Репецкая²

¹ Академия биоресурсов и природопользования ФГАОУ ВО «КФУ
им. В.И. Вернадского»,

295492, Россия, Республика Крым, г. Симферополь, п. Аграрное, ул. Научная, д.
E-mail: saltykov.andrey.1959@mail.ru

² Таврическая академия ФГАОУ ВО «КФУ им. В.И. Вернадского»,

295007, Россия, Республика Крым, г. Симферополь, просп. Академика Вернадского, 4
E-mail: anna.repetskaya@gmail.com

Одной из характерных черт пространственной структуры ценопопуляций подроста сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) является неравномерная плотность популяционных полей, которая оказывает достаточно сильное влияние на рост и развитие растений. Как правило, по периферии биогрупп подроста встречаются особи, заметно отстающие в росте. В центре при значительной плотности растений и высоком уровне внутривидовой конкуренции исследователи отмечают обратный эффект. До настоящего времени нет объяснения механизму подобной дифференциации растений, приуроченных к разным, порой диаметрально противоположным экологическим условиям. В связи с чем,