УДК 581.524

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТОВ ТРЕХ ОРОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

А.В. Егоров, В.Г. Онипченко

На основе 1206 геоботанических описаний, выполненных на территории Тебердинского заповедника и прилегающих ущелий, выявлены экологические предпочтения 475 видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников по отношению к трем орографическим факторам (высота, крутизна и экспозиция). Градиенты факторов разделены на градации, для каждой из которых определена встречаемость видов. Выделено пять категорий видов по отношению к действующему фактору (в порядке увеличения специализации): индифферентные, подверженные влиянию фактора, тяготеющие, приуроченные и индикаторы. Фактор высоты оказывает статистически значимое влияние на распределение большинства (82%) исследованных видов; склоны умеренной крутизны (15−44°) имеют наибольшее число (27%) приуроченных видов; фактор экспозиции оказывает наименьшее влияние как по числу подверженных влиянию, так и по числу тяготеющих и приуроченных видов.

Ключевые слова: Северо-Западный Кавказ, Тебердинский заповедник, высокогорные экосистемы, высота, крутизна, экспозиция, сосудистые растения, мохообразные и эпигейные макролишайники, орографические факторы, экологические требования.

Растительность горных стран на уровне верхней границы леса или выше нее представляет собой мелкомозаичный комплекс из растительных сообществ, различающихся структурно и флористически (Ellenberg, 1996; Körner, 2003), что в значительной мере обусловливается влиянием орографических факторов (высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона). Эти факторы относятся к категории косвенно действующих (Вармингъ, 1903), влияющих на растения через изменение целого комплекса условий произрастания и ресурсов (освещение, увлажнение, температура, количество и доступность элементов минерального питания и др.)

Увеличение высоты в горных странах приводит к уменьшению атмосферного давления и количества CO_2 (Барри, 1984; Körner, 1999), понижению средних температур (Van de Ven et al., 2007; Körner, 1999; Onipchenko, 2002), усилению температурных контрастов (Turner, 1958; Körner, Kochrane, 1983), повышению количества осадков и укорочению вегетационного сезона (Войтковский, 1999; Körner, 1999), снижению парциального давления водяного пара и увеличению относительной влажности воздуха (Барри, 1984), усилению прямого и общего излучения (Кастров, 1956; Pope, 1977) и ультрафиолетовой радиации (Caldwell, 1968; Reiter et al. 1980), уменьшению микробиологической активности почв (Körner, 1999), повышению роли материнской породы в почвообразовании и увеличению скелетности почв (Ковриго и др., 2000).

На фоне высотного градиента, обычно плавно изменяющегося в пространстве, топографические факторы (крутизна и экспозиция склона) определяют значительную изменчивость условий окружающей среды, продуктивности и флористического состава на коротких расстояниях (Onipchenko, 2004), создавая сложную мелкую мозаику распределения видов (Van de Ven et al., 2007). Экспозиция склона влияет на количество поступающей солнечной радиации – в северном полушарии склоны южной ориентации получают на 18–37% больше световой энергии, чем северные (Geiger, 1965; Searcy et al. 2003; Van de Ven et al., 2007), поэтому южные склоны имеют бóльшую температуру грунта и воздуха около поверхности (Turner, 1958; Rosenberg, 1983), в результате чего здесь создается более теплый и сухой микроклимат (Bolstad et al. 1998, Desta et al., 2004). С увеличением крутизны склона температурные контрасты между разными экспозициями становятся все более ощутимыми (Вальтер, 1982; Turner, 1958).

В рамках настоящего исследования на основе базы данных геоботанических описаний Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (далее – ТГПБЗ) и прилегающих ущелий мы выявили распределение часто встречающихся видов сосудистых растений, мохообразных и эпигейных

макролишайников вдоль градиентов трех орографических факторов: высоты над уровнем моря (далее – высота), крутизны и экспозиции склона. Для видов, распределение которых оказалось подвержено влиянию (статистически значимо) того или иного фактора, мы определили их экологические предпочтения – градацию каждого фактора, в которой встречаемость данного вида статистически значимо выше.

Характеристика района исследований и методы

Территория исследования располагается на юге Республики Карачаево-Черкессия на северном макросклоне Большого Кавказского хребта на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ТГПБЗ) и прилегающих к нему ущелий. Площадь заповедника составляет 83,2 тыс. га, диапазон высот – от 1280 (долина р. Теберда в северной части заповедника) до 4042 м (вершина горы Домбай-Ульген) (Воробьёва, Онипченко, 2001). В заповеднике выделяются 5 высотных поясов: лесостепной, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный. Детальное описание рельефа, климата, почв, флоры и растительности заповедника приведены в ряде публикаций (Кононов, 1957; Воробьёва, 1977, 1981; Воробьёва, Кононов, 1991; Воробьёва, Онипченко, 2001; Егоров и Онипченко, 2003; Блинкова и др, 2004; Игнатова и др, 2008; Егоров, Онипченко, 2011; Onipchenko 2002, 2004).

В работе использовали геоботанические описания главным образом нелесных сообществ лесостепного, субальпийского, альпийского и субнивального поясов, выполненные участниками комплексной экспедиции МГУ имени М.В. Ломоносова в период с 1980 по 2008 г. Латинские названия сосудистых растений заповедника мы приводим согласно аннотированному списку видов ТГПБЗ (Онипченко и др., 2011), прилегающих ущелий – согласно Флоре Северо-западного Кавказа (Зернов, 2006). Приоритетные названия листостебельных мхов даны в соответствии с Флорой мхов России (Игнатов, Игнатова, 2008), печеночников – с Флорой мохообразных ТГПБЗ (Игнатова и др., 2008). Видовые названия лишайников соответствуют Аннотированному списку лишайников ТГПБЗ (Блинкова и др., 2004). Всего в анализе использовали 1206 описаний; общее число встреч видов составляет 34758. Подробно методика сбора и камеральной обработки полевого материала описана в предыдущих публикациях (Егоров, Онипченко, 2011; Егоров и др., 2012).

Статистический анализ геоботанических описаний проводили в программной среде для статистической обработки данных (R Development Core Team, 2009). Для выявления экологических характеристик отдельных видов использованы значения факторов (высота, крутизна и экспозиция) из заголовков геоботанических описаний. Влияние каждого фактора на распределение видов анализировали независимо (вне связи с другими факторами).

Градиент высоты мы разделили на 4 градации, соответствующие общепринятым на Кавказе (Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Кононов, 1957; Onipchenko, 2002) высотным поясам – лесостепной, субальпийский, альпийский, субнивальный; 16 значений экспозиции, регистрируемых в процессе полевых работ, мы объединили в 4 градации: север, запад, восток, юг; отдельную градацию отвели для горизонтальных участков. Для градиента крутизны мы использовали 3 градации: пологие, умеренно крутые и крутые склоны. Градации, их границы и числовые коды приведены в табл. 1.

Для анализа мы отобрали виды, общее число встреч которых составило не менее 10 и исключили таксоны сомнительной принадлежности, определение которых до уровня вида по тем или иным причинам не представлялось возможным. Всего для анализа было отобрано 475 видов.

Для выявления экологических требований видов мы определили число встреч каждого вида в описаниях каждой градации изученных факторов. Сравнение числа встреч между градациями, однако, не дает полного представления о действительном распределении вида вдоль градиента, так как число встреч зависит от размера выборки (Егоров, Онипченко, 2011; Bunge, Fitzpatrick, 1993), т.е. от числа описаний, которое в градациях различается. Поэтому детальный анализ экологических предпочтений видов мы проводили с помощью четырех тестов.

Тест 1. Мы оценили влияние отдельных факторов на распределение каждого вида в целом. Нулевая гипотеза в этом случае состоит в том, что фактор не влияет на встречаемость, т.е. вид равномерно распределен вдоль градиента, а разница в числе встреч в градациях обусловлена разной представленностью градаций описаниями и случайным варьированием. Опровержение нулевой гипотезы означает статистически значимое влияние фактора на распределение вида вдоль градиента. Таким образом, мы выделили категории видов *индифферентных* и *подверженных влиянию* фактора. Однако такой подход не дает представления об экологических предпочтениях видов.

Тест 2. Для видов, на распределение которых влияние фактора в первом тесте оказалось значимым, мы

Таблица 1

Градации орографических факторов, их границы, число описаний и коды

Фактор	Градации	Границы	Число описаний	Код
Высота	лесостепной пояс	<1900 м	68	1
	субальпийский пояс	1901-2500 м	388	2
	альпийский пояс	2501-2900 м	577	3
	субнивальный пояс	>2900 м	173	4
Крутизна	пологие склоны	<15°	508	1
	склоны умеренной крутизны	15−44°	550	2
	крутые склоны	≥45°	144	3
Экспозиция	горизонтальные участки	без уклона	84	0
	склоны северного румба	nw, nnw, n, nne	263	1
	склоны западного румба	sw, wsw, w, wnw	235	2
	склоны южного румба	se, sse, s, ssw	338	3
	склоны восточного румба	ne, ene, e, ese	285	4

Обозначения. n – север; w – запад; e – восток; s – юг.

проводили сравнение числа встреч каждого вида в каждой отдельно взятой градации с числом его встреч во всех остальных градациях вместе взятых. Так, в случае высотного градиента мы определяли значимость различий встречаемости вида в четырех парах (табл. 2). Такой подход позволяет выделить категорию видов, определяемую нами как *тяготеющие* – виды, на распределение которых фактор оказывает статистически значимое влияние, и встречаемость которых в одной из градаций статистически значимо выше, чем его встречаемость во всех остальных градациях вместе взятых.

Тест 3. Для видов, на распределение которых влияние фактора оказалось значимым и которые проявили статистически значимое тяготение к одной из градаций (прошедшие тесты 1 и 2), мы проводили попарные сравнения между каждой парой градаций фактора. Например, в случае высотного градиента мы сравнивали число встреч вида в 6 парах градаций (табл. 3). Этот подход позволяет выявить виды, *приуроченные* к одной из градаций фактора, т.е. виды, на распределение которых данный фактор оказывает статистически значимое влияние, и встречаемость которых в одной из градаций статистически значимо выше, чем в любой другой отдельно взятой градации данного фактора.

Тест 4. Для каждого градиента мы выделили виды, встреченные только в одной градации и ни разу не отмеченные в других градациях данного фактора. Такие виды мы относим к категории *индикаторов*.

В тестах 1–3 значимость различий встречаемости вида мы определяли с помощью точного теста Фишера (Agresti, 1992), используя факторную таблицу 2×*N*. Два ряда такой таблицы соответствуют числу встреч

Таблица 2

Сравниваемые пары для выявления тяготеющих видов (на примере высотного градиента)

Сравниваемые пары	
Лесостепной	(субальпийский+альпийский+субнивальный)
Субальпийский	(лесостепной+альпийский+субнивальный)
Альпийский	(лесостепной+субальпийский+субнивальный)
Субнивальный	(лесостепной+субальпийский+альпийский)

Таблица 3

Сравниваемые пары для выявления приуроченных видов (на примере высотного градиента)

Сравниваемые пары	
Лесостепной	субальпийский
Лесостепной	альпийский
Лесостепной	субнивальный
Субальпийский	альпийский
Субальпийский	субнивальный
Альпийский	субнивальный

вида и числу описаний в градациях; *N* колонок представляют градации (тест 3) или объединенные градации (тест 2). Значимое (p-value < 0,05) различие распределений видов и описаний по градациям означает опровержение нулевой гипотезы и статистическое подтверждение влияния фактора на распределение вида (тест 1) или более высокой встречаемости вида в одной из градаций (тесты 2 и 3).

Тесты 1–4 последовательно выявляют виды со все более узкой экологической амплитудой. Виды, не прошедшие тест 1, относятся к категории *индифферентных,* они обладают наиболее широкой амплитудой и в большинстве случаев устойчивы по отношению к действующему фактору. Виды, прошедшие тест 1, но не прошедшие тест 2 относятся к категории *подверженных влияни*ю фактора, т.е. они более чувствительны к действию фактора, однако не проявляют статистически значимо более высокую встречаемость в одной из градаций. Виды, прошедшие тест 2 и 3, переходят соответственно в категории *тяготеющи*х и *приуроченны*х. Это специализированные виды, для которых статистически значимо подтверждена более высокая встречаемость в одной из градаций. Прошедшие тест 4 *индикаторы* представляют собой подмножество *приуроченны*х видов.

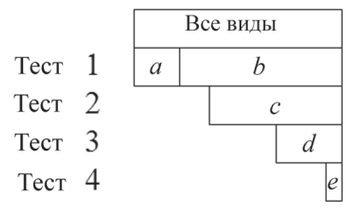


Рис. 1. Соотношение пяти категорий видов по отношению к действующему фактору: *a* – индифферентные; *b* – подверженные влиянию; *c* – тяготеющие; *d* – приуроченные; *e* – индикаторы

Графически соотношение четырех категорий изображено на рис. 1.

Принадлежность видов к категории индикаторов зависит как от экологической амплитуды данного вида по данному фактору, так от границ градаций. Некоторые узкоспециализированные виды могут не попасть в эту категорию, поскольку встречаются, хотя и в узком диапазоне, но на границе двух градаций. Чтобы исключить зависимость от границ градаций (многие из которых выбраны произвольно, руководствуясь принципом равномерности представленности описаниями), мы также выявили виды с узким экологическим диапазоном по каждому фактору – стенобионты, т.е. виды, встречающиеся в относительно узком диапазоне значений действующего фактора.

Для определения экологической широты по фактору экспозиции мы использовали значения «ординированного азимута» (рис. 2). Минимальное значение мы присвоили склонам, получающим при прочих равных условиях наименьшее количество солнечной энергии. Безоблачное утро и пасмурное послеполуденное время, характерны для многих горных районов (Körner, 1999), в том числе и для ТГПБЗ. Поэтому минимальное значение (0) мы присвоили склонам север-северо-западной экспозиции. Отклонение в любую сторону от север-северо-запада приводит к увеличению значения ординированного азимута, достигая максимума (180) в положении юг-юго-восток, то есть на склонах, которые при прочих равных условиях мы расцениваем, как получающие наибольшее количество солнечной энергии.

Результаты и обсуждение

В рамках настоящей работы мы проанализировали влияние орографических факторов на распределение 349 видов сосудистых растений, 104 вида мохообразных и 22 вида эпигейных макролишайников (соответственно 29, 22 и 5,5%) от общего числа видов, зарегистрированных на территории ТГПБЗ согласно последним инвентаризационным спискам (Онипченко и др., 2011; Игнатова и др., 2008; Блинкова и др., 2004).

Высота. В анализе задействовано 1206 описаний. Фактор высоты оказывает существенное влияние на распределение 388 видов, что составляет 82% от всех видов, отобранных для анализа. Большинство исследованных видов всех систематических групп оказываются значимо подверженными влиянию этого фактора – 57 видов (55%) мохообразных, 17 видов (77%) лишайников и 314 видов (90%) сосудистых растений; 356 видов тяготеют к одной из градаций фактора высоты, из них 157 проявили

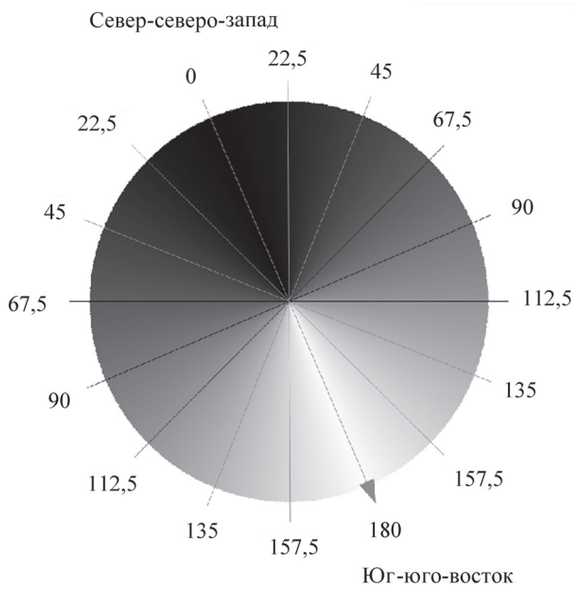


Рисунок 2. Значения «ординированного азимута» по углу отклонения от направления на север-северо-запад

приуроченность. Из 65 видов, приуроченных к лесостепному поясу, 28 не были отмечены выше субальпийского, например: *Abies nordmanniana, Acer trautvetteri, Allium saxatile, Asyneuma campanuloides, Bromus riparius, Campanula rapunculoides, Campanula sarmatica, Fragaria vesca, Galeopsis tetrahit, Galium odoratum, Hedwigia ciliata, Juniperus sabina, Lapsana communis, Lathyrus pratensis, Myosotis amoena, Petasites albus, Picea orientalis, Pulmonaria mollis, Salix caprea, Salix purpurea, Sedum telephium* и др. (см. полный список видов в табл. 4). Индикатором лесного пояса является 1 вид – *Silene compacta*. Приуроченность к субальпийскому поясу проявил 21 вид, из которых *Festuca djimilensis, Kemulariella caucasica* и *Trollius ranunculinus* были встречены только в субальпийском и альпийском поясах. К альпийскому поясу приурочены 42 вида, 26 из которых не были отмечены в лесном поясе, например: *Alchemilla caucasica, Antennaria dioica, Anthemis cretica, Carex pyrenaica, Carum meifolium, Chamaesciadium acaule, Cladonia gracilis, Cladonia mitis, Corydalis conorhiza, Draba hispida, Erigeron caucasicus, Gentiana pyrenaica, Gentiana verna, Geranium gymnocaulon, Helictotrichon versicolor, Pedicularis nordmanniana, Philonotis fontana, Polygonum viviparum, Polytrichum juniperinum, Potentilla verna, Ranunculus brachylobus* и др. Из 29 видов, приуроченных к субнивальному поясу, 11 встречаются только в альпийском и субнивальном поясах – *Allocetraria madreporiformis, Alopecurus dasyanthus, Chaerophyllum humile, Corydalis alpestris, Cruciata valentinae, Delphinium caucasicum, Dentaria bipinnata, Draba rigida, Eunomia rotundifolia, Saxifraga flagellaris, Senecio karjaginii*.

Крутизна. В анализе задействованы 1202 описания. Фактор оказывает значимое влияние на распределение 340 видов, что составляет 72% от всех видов, отобранных для анализа. Большинство исследованных видов всех систематических групп оказываются подверженными влиянию этого фактора: 71 вид (68%) мохообразных, 12 видов (55%) лишайников и 257 видов (74%) сосудистых растений. К одной из градаций фактора крутизны тяготеют 309 видов, 186 из которых проявили приуроченность (табл. 4). Из 49 видов, приуроченных к пологим склонам и горизонтальным участкам, 15 не были отмечены на крутых склонах (*Agrostis stolonifera, Alopecurus pratensis, Aulacomnium palustre, Carex echinata, Carex oreophila, Climacium dendroides, Epilobium algidum, Eriophorum vaginatum, Ligularia sibirica, Oncophorus virens, Parnassia palustris, Sphagnum capillifolium, Trifolium spadiceum, Trifolium rytidosemium, Veronica filiformis*); 3 вида могут служить индикаторами (*Agrostis stolonifera, Eriophorum vaginatum, Sphagnum capillifolium*). К склонам промежуточной крутизны проявили приуроченность 58 видов, 12 из которых не были отмечены на крутых склонах – *Aetheopappus vvedenskii, Anemone narcissiflora, Anthemis melanoloma, Chaerophyllum humile, Dentaria bipinnata, Draba hispida, Festuca djimilensis, Lamium tomentosum, Oxytropis kubanensis, Rumex alpestris, Senecio kolenatianus, Vulpicida pinastri*. Из 37 видов, приуроченных к крутым склонам, 24 ни разу не были встречены на пологих склонах и горизонтальных участках – *Allium saxatile, Amphidium mougeotii, Asperula alpina, Asplenium trichomanes, Blepharostoma trichophyllum, Campanula sarmatica, Cystopteris fragilis, Draba rigida, Draba supranivalis, Encalypta rhaptocarpa, Grimmia funalis, Hedwigia ciliata, Homalothecium sericeum, Hypericum nummularioides, Juniperus sabina, Paederota pontica, Peltigera venosa, Pohlia longicollis, Potentilla brachypetala, Sedum telephium, Silene kubanensis, Thalictrum foetidum, Thymus daghestanicus, Viola biflora*, а 9 видов могут служить индикаторами крутых склонов – *Allium saxatile, Asplenium trichomanes, Campanula sarmatica, Draba supranivalis, Juniperus sabina, Paederota pontica, Potentilla brachypetala, Silene kubanensis, Viola biflora*.

Экспозиция. В анализе использовали 1205 описаний. Фактор экспозиции оказывает влияние на распределение 259 видов, что составляет 55% от всех видов, отобранных для анализа. Влиянию этого

Таблица 4

Экологическая характеристика видов

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Лишайники							
Allocetraria madreporiformis	4d	3c	2c	*Flavocetraria nivalis*	3c	1a	1b
Cetraria aculeata	3c	2a	2a	*Parmelia saxatilis*	4c	3a	2a
Cetraria islandica	3d	2c	1c	*Peltigera aphthosa*	3a	2c	1c
Cetraria laevigata	3c	2b	3c	*Peltigera canina*	1d	3b	2a
Cetraria muricata	4c	3b	2a	*Peltigera rufescens*	3c	2c	4a
Cladonia furcata	3a	2a	2a	*Peltigera venosa*	4c	3d	1c
Cladonia gracilis	3d	2d	4c	*Solorina crocea*	3a	3d	1c
Cladonia mitis	3d	2b	1b	*Stereocaulon alpinum*	3c	1a	4a
Cladonia pyxidata	3d	2a	4a	*Thamnolia vermicularis*	3c	2a	2b
Cladonia rangiferina	3a	2a	1a	*Vulpicida pinastri*	2c	2d	1c
Flavocetraria cucullata	3c	1a	1b	*Xanthoparmelia solmoensis*	4a	3a	0a
Мохообразные							
Abietinella abietina	3b	1c	2c	*Grimmia elatior*	1c	3d	3a
Amphidium mougeotii	4a	3d	1a	*Grimmia funalis*	4d	3d	3a
Aulacomnium palustre	2d	1d	0d	*Grimmia ovalis*	1d	3d	3c
Barbilophozia barbata	2c	2a	1c	*Grimmia reflexidens*	4a	3d	4a
Barbilophozia hatcheri	2a	2a	1c	*Hedwigia ciliata*	1d	3d	3c
Barbilophozia lycopodioides	2b	2a	1c	*Homalothecium sericeum*	1d	3d	4a
Bartramia ithyphylla	4b	3c	1a	*Hylocomiastrum pyrenaicum*	2c	2a	1a
Blepharostoma trichophyllum	1a	3d	1c	*Hylocomium splendens*	2c	2a	1d
Blindia acuta	1a	3d	1a	*Hymenoloma crispulum*	3a	3d	1c
Brachytheciastrum velutinum	3a	2c	4c	*Hypnum cupressiforme*	1d	3d	1a
Brachythecium albicans	1a	2c	2a	*Isopterygiopsis pulchella*	3a	3d	1c
Brachythecium rivulare	1a	1a	4a	*Isothecium alopecuroides*	1d	3d	1c
Brachythecium salebrosum	2c	2c	1c	*Kiaeria starkei*	3a	3a	1a
Bryoerythrophyllum recurvirostrum	3a	3d	3a	*Lescuraea incurvata*	3c	2b	1c
Bryum amblyodon	4b	2c	4c	*Lescuraea mutabilis*	2c	1a	1a
Bryum argenteum	1d	3d	3c	*Lescuraea radicosa*	2a	2a	1a
Bryum caespiticium	3a	3b	2a	*Lescuraea saxicola*	2a	3b	1c
Bryum capillare	1a	2c	4a	*Leucodon sciuroides*	1d	3d	3a
Bryum moravicum	1d	3d	1a	*Lophocolea heterophylla*	1b	2c	1c
Bryum pseudotriquetrum	2a	1d	0c	*Mnium spinosum*	2c	3a	1c
Bryum schleicheri	3a	1c	1a	*Niphotrichum canescens*	1d	1c	1c
Calliergonella lindbergii	2a	1a	0a	*Oncophorus virens*	3c	1d	0a
Campyliadelphus chrysophyllus	4b	3a	2a	*Orthotrichum rupestre*	1d	3d	3a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Campylium stellatum	2a	3b	0c	*Oxystegus tenuirostris*	1a	3c	2a
Ceratodon purpureus	4c	2c	2a	*Palustriella commutata*	2a	1c	1a
Climacium dendroides	2a	1d	0d	*Paraleucobryum enerve*	4a	3d	1c
Cratoneuron filicinum	1c	1a	0a	*Philonotis fontana*	3d	1c	0d
Dicranum flexicaule	2a	3a	1c	*Plagiochila porelloides*	1a	3c	1c
Dicranum scoparium	2c	2d	1d	*Plagiomnium ellipticum*	2a	1c	0c
Dicranum spadiceum	3a	2a	1d	*Plagiomnium medium*	1c	2a	1c
Distichium capillaceum	4c	3d	1c	*Plagiothecium cavifolium*	1a	3a	4a
Ditrichum flexicaule	4a	3d	1c	*Plagiothecium denticulatum*	1a	3c	1d
Encalypta rhaptocarpa	4a	3d	3a	*Pleurozium schreberi*	2d	2c	1d
Encalypta vulgaris	1a	3d	3a	*Pogonatum urnigerum*	1a	3a	1c
Eurhynchiastrum pulchellum	3c	2c	4c	*Pohlia cruda*	4b	3d	1c
Pohlia elongata	4b	2a	3a	*Rhytidium rugosum*	3d	1a	2a
Pohlia filum	1a	1c	1c	*Sanionia uncinata*	2b	2a	1d
Pohlia longicollis	4a	3d	1a	*Sciuro-hypnum glaciale*	3a	3b	1c
Pohlia nutans	4b	1a	2a	*Sciuro-hypnum reflexum*	2c	2c	0b
Pohlia obtusifolia	4b	1a	0a	*Sciuro-hypnum starkei*	1a	2d	1d
Polytrichastrum alpinum	4a	3d	1d	*Sphagnum capillifolium*	2c	1e	0d
Polytrichastrum sexangulare	4c	3b	1c	*Sphagnum warnstorfii*	2a	1c	0d
Polytrichum commune	2a	1a	0d	*Sphenolobus minutus*	4a	3c	1d
Polytrichum juniperinum	3d	2d	4a	*Stereodon revolutus*	4c	3a	1a
Polytrichum piliferum	3c	3a	2a	*Straminergon stramineum*	2c	1c	0d
Pseudoleskeella nervosa	1c	3a	2a	*Syntrichia norvegica*	3a	2a	2c
Pterigynandrum filiforme	1d	3c	4a	*Syntrichia ruralis*	1b	3c	2a
Ptilidium pulcherrimum	3a	1a	1a	*Tortella fragilis*	4c	3a	4a
Radula complanata	1b	3a	1a	*Tortella tortuosa*	4a	3d	4c
Rhizomnium punctatum	1d	3a	1a	*Tortula hoppeana*	3d	2c	2a
Rhodobryum roseum	1b	2a	1c	*Tortula subulata*	1a	3b	3a
Rhytidiadelphus triquetrus	1c	2c	1c	*Warnstorfia exannulata*	2a	1c	0b
Сосудистые							
Abies nordmanniana	1d	2a	0a	*Asplenium trichomanes*	1d	3e	1a
Acer trautvetteri	1d	2a	1a	*Aster alpinus*	3c	3b	3d
Achillea millefolium	1c	1a	3a	*Astragalus levieri*	4b	3d	2c
Aconitum nasutum	2c	2a	2a	*Astrantia maxima*	2d	2d	2c
Aconitum orientale	1c	1d	3a	*Asyneuma campanuloides*	1d	2a	2c
Aetheopappus caucasicus	3c	2c	3d	*Athyrium distentifolium*	2c	2c	1c
Aetheopappus vvedenskii	3a	2d	3c	*Athyrium filix-femina*	1c	2a	4a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Agrostis stolonifera	1c	1e	0c	*Betonica macrantha*	2d	2d	3c
Agrostis vinealis	2b	2c	0a	*Betula litwinowii*	1c	2c	1c
Ajuga orientalis	3a	2c	3c	*Botrychium lunaria*	3b	2d	3c
Alchemilla caucasica	3d	2d	2b	*Briza marcowiczii*	3c	1d	0d
Alchemilla sericea	4c	3d	4c	*Bromus riparius*	1d	3d	2a
Alchemilla vulgaris	2c	3c	1c	*Bromus variegatus*	3c	3a	3c
Allium saxatile	1d	3e	3a	*Bupleurum falcatum*	2d	2d	3c
Alopecurus dasyanthus	4d	3a	0a	*Calamagrostis arundinacea*	2c	2d	3c
Alopecurus glacialis	4d	3d	3c	*Calamagrostis epigeios*	1d	1c	0c
Alopecurus ponticus	4d	2a	4a	*Campanula bellidifolia*	4c	3d	3c
Alopecurus pratensis	1c	1d	2a	*Campanula ciliata*	4c	2a	4b
Alyssum murale	2a	2c	3c	*Campanula collina*	3c	2d	3c
Androsace albana	3a	1a	3b	*Campanula latifolia*	1c	1d	3c
Anemone narcissiflora	2c	2d	4a	*Campanula rapunculoides*	1d	3c	4a
Anemone speciosa	3c	3a	1b	*Campanula sarmatica*	1d	3e	3a
Antennaria dioica	3d	2c	3c	*Campanula tridentata*	4c	2a	4b
Anthemis cretica	3d	2d	3b	*Cardamine uliginosa*	1b	1d	0d
Anthemis marschalliana	3c	3d	3d	*Carduus adpressus*	1c	1c	2b
Anthemis melanoloma	2c	2d	2c	*Carex atrata*	3c	2b	2a
Anthoxanthum odoratum	3d	2d	2a	*Carex canescens*	2c	1c	0d
Anthriscus sylvestris	2c	1d	4b	*Carex caryophyllea*	3b	2c	2a
Anthyllis vulneraria	1b	2c	3c	*Carex echinata*	2c	1d	0d
Aquilegia olympica	1b	2a	3a	*Carex humilis*	1c	3d	3a
Arenaria lychnidea	3c	3b	3c	*Carex limosa*	2c	1c	0d
Arenaria rotundifolia	2a	2a	4a	*Carex mingrelica*	2c	2c	3c
Arnebia pulchra	2c	2c	2b	*Carex nigra*	2d	1d	0d
Asperula alpina	3a	3d	3a	*Carex oreophila*	4b	1d	0c
Asplenium septentrionale	1d	3d	3d	*Carex pallescens*	1b	1a	0a
Carex pyrenaica	3d	1d	1a	*Crepis glabra*	2c	1a	0d
Carex rostrata	2c	1c	0d	*Crocus scharojanii*	3a	1c	0a
Carex sempervirens	4c	3d	3c	*Cruciata laevipes*	2c	2d	3c
Carex umbrosa	3d	2b	2b	*Cruciata valentinae*	4d	2a	2a
Carum caucasicum	4c	3a	1c	*Cystopteris fragilis*	1d	3d	1a
Carum meifolium	3d	1b	4a	*Dactylis glomerata*	1c	1d	2c
Catabrosella variegata	3c	1d	2a	*Dactylorhiza euxina*	2c	1d	0d
Centaurea cheiranthifolia	3c	2d	3d	*Daphne glomerata*	2c	2d	2c
Centaurea dealbata	1d	3d	3c	*Delphinium caucasicum*	4d	2c	3a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Centaurea phrygia	1d	1a	3a	*Dentaria bipinnata*	4d	2d	3c
Cephalaria gigantea	2c	1b	3c	*Deschampsia caespitosa*	2c	1d	0d
Cerastium arvense	1a	2a	3c	*Deschampsia flexuosa*	3c	2d	1b
Cerastium cerastoides	4c	1d	0c	*Dianthus cretaceus*	2c	3b	2a
Cerastium davuricum	1c	1a	2a	*Digitalis ciliata*	1c	3c	3a
Cerastium fontanum	1c	1c	0a	*Doronicum oblongifolium*	3a	1c	1c
Cerastium polymorphum	4c	3a	1a	*Draba hispida*	3d	2d	2c
Cerastium purpurascens	4c	2a	1a	*Draba rigida*	4d	3d	2a
Chaerophyllum aureum	1c	1c	3c	*Draba scabra*	4d	3d	1c
Chaerophyllum humile	4d	2d	2c	*Draba sibirica*	1a	3a	2a
Chaerophyllum roseum	2b	2c	2c	*Draba siliquosa*	4d	3d	2a
Chamaenerion angustifolium	2c	2d	1b	*Draba supranivalis*	3a	3e	1a
Chamaenerion dodonaei	1d	1d	0b	*Dryopteris carthusiana*	1b	2c	1a
Chamaesciadium acaule	3d	3d	3c	*Dryopteris filix-mas*	1c	2a	4c
Cicerbita racemosa	1c	2a	0a	*Eleocharis quinqueflora*	2c	1a	0c
Cirsium chlorocomos	2c	2a	3a	*Empetrum nigrum*	3c	2c	1d
Cirsium obvallatum	2c	2a	1c	*Epilobium algidum*	1a	1d	1a
Cirsium pugnax	2d	2c	3c	*Epilobium alpinum*	3a	1c	0d
Cirsium simplex	2d	1d	0d	*Equisetum palustre*	2c	1c	0d
Clinopodium vulgare	2c	2c	3c	*Erigeron alpinus*	3c	2d	3c
Coeloglossum viride	3a	2a	4a	*Erigeron caucasicus*	3d	2d	4c
Coronilla cappadocica	2a	2c	3a	*Erigeron uniflorus*	3c	2a	3b
Coronilla orientalis	2a	2c	3a	*Eriophorum polystachyon*	2c	1c	0d
Corydalis alpestris	4d	2c	3a	*Eriophorum vaginatum*	2a	1e	0d
Corydalis conorhiza	3d	1d	0a	*Eritrichium caucasicum*	3c	1a	4b
Cotoneaster integerrimus	2c	1a	4a	*Eunomia rotundifolia*	4d	2c	2a
Euphorbia oblongifolia	1c	2a	4a	*Hieracium prenanthoides*	2c	2d	3a
Euphrasia ossica	3d	3b	3c	*Hieracium umbellatum*	2a	2c	3a
Festuca brunnescens	3d	2c	3c	*Huperzia selago*	2a	3d	1d
Festuca djimilensis	2d	2d	3c	*Hyalopoa pontica*	4d	1a	1c
Festuca ovina	3c	3a	2a	*Hypericum linarioides*	2a	2c	3c
Festuca varia	3c	2d	3c	*Hypericum nummularioides*	1c	3d	3a
Fragaria vesca	1d	2a	0a	*Inula orientalis*	2c	2a	4a
Fritillaria collina	3c	1b	3a	*Juncus articulatus*	2c	1c	0c
Gagea fistulosa	3c	1a	3a	*Juniperus communis*	2d	2c	2b
Galeopsis tetrahit	1d	1c	2a	*Juniperus sabina*	1d	3e	3a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Galium odoratum	1d	2a	4a	*Jurinella moschus*	4c	2c	3c
Galium verum	1d	2a	3c	*Kemulariella caucasica*	2d	2c	1a
Gentiana aquatica	3c	2a	3c	*Kobresia capillifolia*	3a	1d	2b
Gentiana biebersteinii	3d	2d	3c	*Kobresia schoenoides*	4d	2a	2a
Gentiana pyrenaica	3d	1d	0a	*Koeleria eriostachya*	4d	3d	4a
Gentiana septemfida	3d	2d	3c	*Lamium album*	1c	1d	4b
Gentiana verna	3d	2d	3c	*Lamium tomentosum*	4d	2d	3a
Geranium gymnocaulon	3d	2c	4a	*Lapsana communis*	1d	1b	4a
Geranium platypetalum	1c	3c	2a	*Lathyrus pratensis*	1d	1a	0a
Geranium renardii	2d	2d	3c	*Leontodon hispidus*	3c	2d	3c
Geranium sylvaticum	2d	1b	2a	*Ligularia sibirica*	2c	1d	0d
Geum rivale	1b	1a	0c	*Ligusticum alatum*	1c	1d	4b
Gnaphalium supinum	3c	1c	4a	*Ligusticum caucasicum*	3a	2a	1c
Gnaphalium sylvaticum	1d	1c	0a	*Lilium monadelphum*	2c	2a	3a
Gymnadenia conopsea	2a	1a	3a	*Linum hypericifolium*	1c	1a	3a
Gymnocarpium dryopteris	1c	2d	1c	*Lloydia serotina*	4b	3d	1c
Gypsophila tenuifolia	4a	3d	3c	*Lotus corniculatus*	1d	2a	2a
Hedysarum caucasicum	3c	2d	2b	*Luzula multiflora*	3d	1d	0c
Helianthemum nummularium	2c	2a	2a	*Luzula spicata*	4c	2a	3c
Helictotrichon versicolor	3d	2c	2b	*Matricaria caucasica*	4d	2b	2a
Heracleum asperum	1d	1d	4a	*Milium effusum*	2c	1d	3a
Heracleum freynianum	1a	2a	3a	*Minuartia aizoides*	3c	1c	3a
Hieracium lactucella	3a	2a	3a	*Minuartia circassica*	3d	2c	3c
Hieracium laevigatum	2c	2c	3a	*Minuartia imbricata*	4d	3d	1d
Hieracium murorum	1c	2a	4a	*Minuartia recurva*	3c	2c	3d
Murbeckiella huetii	4a	2c	4a	*Potentilla crantzii*	3c	2d	2c
Muscari muscarimi	3a	3c	3c	*Potentilla oweriniana*	4d	3d	3c
Myosotis alpestris	4b	2d	2c	*Potentilla erecta*	2c	1d	0d
Myosotis amoena	1d	1c	4b	*Potentilla gelida*	4d	2a	2b
Nardus stricta	3d	1d	0d	*Potentilla nivea*	3c	2a	3a
Oxalis acetosella	1d	2d	1d	*Potentilla verna*	3d	1d	2a
Oxyria digyna	1b	1a	4c	*Primula algida*	3c	2c	3c
Oxytropis kubanensis	3c	2d	3c	*Primula amoena*	4d	3d	1d
Paederota pontica	1d	3e	4a	*Primula auriculata*	2c	1d	0d
Parnassia palustris	2c	1d	0d	*Primula ruprechtii*	3c	2c	2c
Pedicularis caucasica	4c	1a	4a	*Primula veris*	2c	2d	2a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Pedicularis comosa	3d	2a	3c	*Pulmonaria mollis*	1d	2a	4a
Pedicularis condensata	3c	2d	2b	*Pulsatilla albana*	3a	2c	3d
Pedicularis crassirostris	4c	3d	1a	*Pulsatilla aurea*	3b	2d	4a
Pedicularis nordmanniana	3d	1d	0d	*Pyrethrum coccineum*	2c	2c	2a
Petasites albus	1d	2a	1a	*Ranunculus brachylobus*	3d	1d	2c
Phleum alpinum	3d	1c	0b	*Ranunculus caucasicus*	2c	2b	1c
Phleum phleoides	1c	3a	3a	*Ranunculus oreophilus*	3c	2d	3b
Picea orientalis	1d	3a	0d	*Ranunculus subtilis*	1c	3d	4a
Pimpinella rhodantha	1c	2a	3c	*Rhinanthus minor*	2c	2c	2a
Pinus sylvestris	1d	3a	0a	*Rhododendron caucasicum*	2d	2d	1d
Plantago atrata	3d	2c	3c	*Rhynchocorys elephas*	2c	1a	3c
Poa alpina	3a	3a	1a	*Rosa canina*	1c	2a	3a
Poa caucasica	4a	2a	2a	*Rubus idaeus*	1c	2a	3a
Poa longifolia	2d	2b	2a	*Rumex acetosella*	1d	1a	0d
Poa nemoralis	1d	3d	3a	*Rumex alpestris*	2c	2d	4a
Polygala alpicola	2d	2c	3c	*Rumex alpinus*	2d	1d	0a
Polygonatum verticillatum	1d	2a	2a	*Sagina saginoides*	1c	1a	1a
Polygonum alpinum	2c	2c	3c	*Salix caprea*	1d	1a	1a
Polygonum bistorta	3b	2b	3c	*Salix kazbekensis*	3c	2a	1c
Polygonum viviparum	3d	1d	0c	*Salix purpurea*	1d	1c	0d
Polypodium vulgare	1d	3d	4a	*Saxifraga exarata*	4d	3d	3a
Polystichum lonchitis	1c	3c	4a	*Saxifraga flagellaris*	4d	3a	2a
Populus tremula	2c	2c	3a	*Saxifraga juniperifolia*	4c	3d	1a
Potentilla brachypetala	1c	3e	3c	*Saxifraga paniculata*	3a	3d	1a
Saxifraga sibirica	4d	3d	1d	*Taraxacum porphyranthum*	3c	1a	1a
Scabiosa caucasica	3c	2d	3c	*Taraxacum stevenii*	4c	1c	0a
Scabiosa ochroleuca	2c	2c	3a	*Thalictrum alpinum*	3a	1a	2a
Scorzonera cana	3d	2d	3c	*Thalictrum foetidum*	1d	3d	2a
Scrophularia variegata	1c	1d	1b	*Thesium alpinum*	2c	2c	3a
Sedum spurium	1d	3d	3d	*Thymus daghestanicus*	1d	3d	3a
Sedum telephium	1d	3d	3a	*Thymus nummularius*	3c	2c	3c
Sedum tenellum	4d	2a	4b	*Tragopogon reticulatus*	2c	2c	3c
Selaginella selaginoides	2a	2a	1a	*Traunsteinera globosa*	2c	2a	3a
Sempervivum caucasicum	1b	2c	3d	*Trifolium ambiguum*	2c	1b	3a
Sempervivum pumilum	1d	3d	3c	*Trifolium canescens*	2c	2d	3c
Senecio aurantiacus	3c	2d	3c	*Trifolium polyphyllum*	3c	3d	3c
Senecio caucasicus	2b	2c	4c	*Trifolium rytidosemium*	2c	1d	0c

Окончание табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Senecio karjaginii	4d	2c	2a	*Trifolium spadiceum*	2c	1d	0c
Senecio kolenatianus	3c	2d	4c	*Trisetum flavescens*	2d	2b	3a
Senecio nemorensis	1d	2a	4a	*Trollius ranunculinus*	2d	2c	4a
Senecio platyphylloides	2c	1c	0a	*Urtica dioica*	1c	1d	3a
Senecio renifolius	1d	3c	1c	*Vaccinium myrtillus*	2d	2d	1d
Senecio taraxacifolius	3d	2c	4c	*Vaccinium vitis-idaea*	3d	2d	4b
Seseli alpinum	2d	2c	1b	*Valeriana alliariifolia*	1d	2a	1a
Seseli libanotis	2c	2c	3c	*Valeriana alpestris*	4b	3d	1c
Seseli petraeum	1d	3d	4a	*Valeriana officinalis*	1c	3b	0a
Sibbaldia procumbens	3c	1c	4a	*Valeriana sisymbriifolia*	2c	3a	3a
Silene compacta	1e	3b	0c	*Veratrum album*	2c	2b	1a
Silene kubanensis	1d	3e	3a	*Veronica filiformis*	1c	1d	4a
Silene lychnidea	4c	1a	2a	*Veronica gentianoides*	3d	2d	2c
Silene saxatilis	1d	3d	3a	*Veronica minuta*	4d	2a	1a
Silene vulgaris	2c	2d	2b	*Veronica peduncularis*	1c	2c	3c
Solidago virgaurea	2c	2c	1c	*Vicia caucasica*	1d	1c	0a
Sorbus aucuparia	1c	2d	1a	*Vicia sepium*	1d	1c	4a
Stachys germanica	2c	2a	2b	*Vicia tenuifolia*	2c	1c	0b
Swertia iberica	1c	1d	0d	*Viola altaica*	3d	2c	2b
Symphytum asperum	1c	1a	3a	*Viola biflora*	1a	3e	1a
Taraxacum confusum	3c	2a	4a	*Viola canina*	1c	2a	3a
Taraxacum officinale	1d	1c	0c	–	–	–	–

О б о з н а ч е н и я: alt – фактор высоты; slp – фактор крутизны; asp – фактор экспозиции. Цифровой код (см. табл. 1) соответствует градации, в которой вид имеет наибольшую встречаемость. Буквенный код (см. рис. 1) означает отношение видов к действующему фактору: a – индифферентные, b – подверженные влиянию фактора, c – тяготеющие, d – приуроченные, e – индикаторы.

фактора подвержены большинство исследованных видов всех систематических групп: 56 (54%) мохообразных, 12 (55%) лишайников и 191 (55%) сосудистых растений. 220 видов проявили тяготение к одной из градаций фактора экспозиции, 58 из которых оказались приуроченными (табл. 4). К северным склонам приурочены 17 видов: *Dicranum scoparium, Dicranum spadiceum, Empetrum nigrum, Huperzia selago, Hylocomium splendens, Minuartia imbricata, Oxalis acetosella, Plagiothecium denticulatum, Pleurozium schreberi, Polytrichastrum alpinum, Primula amoena, Rhododendron caucasicum, Sanionia uncinata, Saxifraga sibirica, Sciuro-hypnum starkei, Sphenolobus minutus, Vaccinium myrtillus*. Приуроченность к склонам южного румба проявили 9 видов: *Aetheopappus caucasicus, Anthemis marschalliana, Asplenium septentrionale, Aster alpinus, Centaurea cheiranthifolia, Minuartia recurva, Pulsatilla albana, Sedum spurium, Sempervivum caucasicum*, 3 из которых ни разу не были встречены на склонах северной направленности — *Aetheopappus caucasicus*, *Pulsatilla albana* и *Sempervivum caucasicum*. Из 32 видов, приуроченных к горизонтальным участкам, 3 вида (*Carex canescens, Carex rostrata, Eriophorum polystachyon*) ни разу не были отмечены на склонах северной, южной и западной экспозиции, они произрастают на горизонтальных участках или на склонах небольшой крутизны восточной ориентации.

Таким образом, из рассматриваемых факторов наибольшее значение имеет фактор высоты, оказыва-

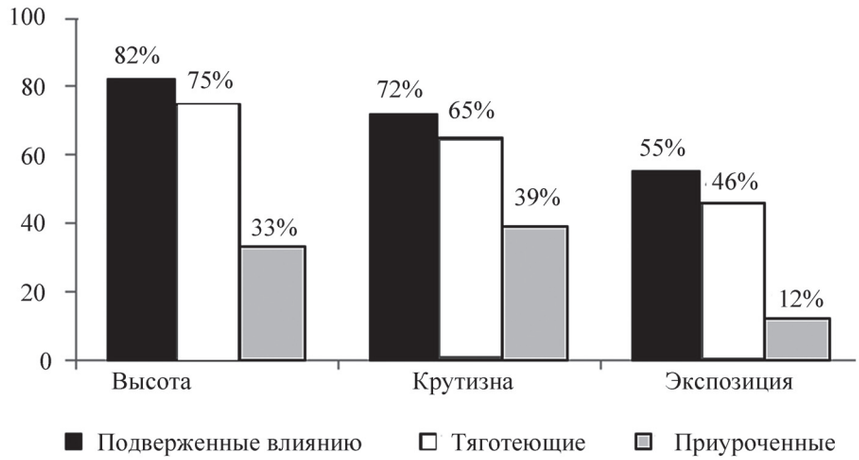


Рис. 3. Процентное соотношение видов, подверженных влиянию фактора, тяготеющих и приуроченных для трех орографических факторов в ТГПБЗ. Все виды, прошедшие тест 1 (в том числе тяготеющие и приуроченные), включены в состав подверженных влиянию фактора. Виды, прошедшие тест 2 (включая приуроченные), включены в состав тяготеющих. Приуроченные – виды, прошедшие тест 3

ющий влияние на распределение 82% исследованных видов, из которых 75% проявили тяготение к градациям этого фактора. Наибольшее число (39%) узкоспециализированных (*приуроченных*) видов наблюдается в градиенте крутизны склона. Фактор экспозиции оказывает влияние на наименьшее число видов как по числу подверженных влиянию, так и по числу тяготеющих и приуроченных видов. Процентное соотношение видов, *подверженных влиянию* факторов, *тяготеющих* и *приуроченных* к одной из градаций, отображено на рис. 3.

На основании предположения, что наибольшая встречаемость вида соответствует наиболее оптимальным условиям существования вида в рамках его реализованной ниши, мы рассматриваем градации, в которых вид встречается наиболее часто, как экологические предпочтения данного вида (табл. 4). Градации наибольшей встречаемости мы определили для всех видов, в том числе и категорий *индифферентных* и *подверженных влиянию* фактора, однако следует иметь в виду, что более высокая встречаемость в указанной градации для видов данных категорий статистически не подтверждена. Это может быть связано как с широкой экологической амплитудой этих видов по отношению к действующему фактору, так и с ограничениями, накладываемыми статистическим анализом. Например, *Kobresia capilliformis* и *Doronicum oblongifolium*, отмеченные как индифферентные, встречаются исключительно в субальпийском и альпийском поясах, однако малое число встреч этих видов и неравномерность представленности градаций описаниями (табл. 1) не дает возможности статистически подтвердить влияние фактора и их экологические предпочтения.

Число видов, тяготеющих к той или иной градации фактора, может служить показателем «ценности» местообитаний с данными свойствами для сохранения биоразнообразия. «Число тяготеющих видов» градации какого-либо фактора можно рассматривать как показатель инвентаризационного (γ) разнообразия, в дополнение к традиционному показателю «видовая насыщенность» (или «видового богатства», т.е., простому учету всех видов, встреченных в данных условиях, без принятия во внимание экологических предпочтений отдельных видов). Показатель «число тяготеющих видов» отличают от традиционного «видового богатства» следующие особенности:

1) число тяготеющих видов градации – это подмножество видового богатства данной градации;

2) тяготеющие виды в градациях фактора представляют собой выборки без замещения из регионального пула видов, т.е. тяготеющие виды относятся только к одной градации, в то время как при простом учете всех видов большинство из них отмечаются в более чем одной градации;

3) тяготеющие виды имеют пик встречаемости в одной из градаций; местообитания, относящиеся к данной градации, можно считать критическими для устойчивого существования тяготеющих видов.

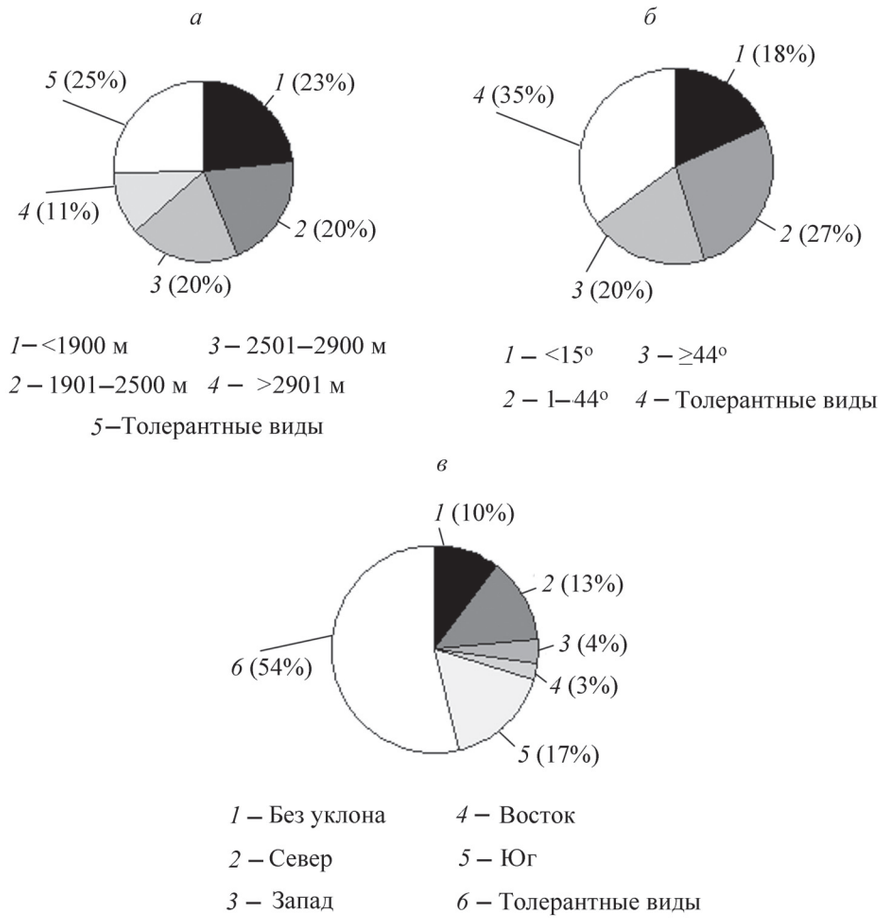


Рис. 4. Процентное соотношение видов, тяготеющих к градациям факторов высоты (*а*), крутизны (*б*) и экспозиции склона (*в*) и индифферентных видов (включая подверженных влиянию фактора, но не имеющих статистически значимо более высокой встречаемости в одной из градаций)

Наибольшее число тяготеющих видов приходится на градацию «умеренно крутые склоны» фактора крутизна (рис. 4). Это соответствует закономерностям, выявленным нами ранее (Егоров, Онипченко, 2011), – из орографических факторов эта градация имеет наибольший видовой пул (846 видов или 71,8% всех видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников, встреченных в описаниях, были зарегистрированы на склонах умеренной крутизны). Это также согласуется с гипотезой умеренных нарушений (Hutchinson, 1953; Connell, 1975), предсказывающей наибольшее локальное биоразнообразие при умеренном уровне и средней частоте деструктивных воздействий, так как градиент крутизны косвенно отражает интенсивность склоновых процессов и связанных с ними нарушений растительного покрова.

Выводы

Для 475 видов сосудистых растений, мохообразных и эпигейных макролишайников были определены их экологические предпочтения по отношению к трем орографическим факторам: высота, крутизна, экспозиция. Выделены 5 категорий видов: индифферентные, подверженные влиянию фактора, тяготеющие, приуроченные и индикаторные.

Из рассматриваемых факторов наибольшее значение на распределение видов имеет абсолютная высота – 82% исследованных видов оказались подверженными влиянию фактора, а 75% видов проявили тяготение к одной из градаций. Наибольшее число (39%) узкоспециализированных приуроченных видов отмечено в градиенте крутизны склона. Фактор экспозиции в районе исследований оказывает влияние

на распределение наименьшего числа видов как по числу подверженных влиянию, так и по числу тяготеющих и приуроченных.

Авторы выражают глубокую благодарность Е.А. Игнатовой за определение большинства видов мохообразных с участков геоботанических описаний.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 08-04-00344 и № 14-04-00214).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барри Р. Г. Погода и климат в горах. Л., 1984. 312 с.

Блинкова О.В., Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. Аннотированный список лишайников Тебердинского заповедника // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онипченко и Т.Г. Елумеевой (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 21). М., 2004. С. 113–149.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.

Вармингъ Е. Распредъленіе растений въ зависимости отъ внъшнихъ условій – (ойкологическая географія растеній) / Перевод со 2-го немецкаго издания А.Г. Генкеля; с дополнениями, касающимися растительности России, Г.И. Танфильева. СПб., 1903. 474 стр.

Войтковский К.Ф. Основы гляциологии. М., 1999. 225 с.

Воробьёва Ф.М. Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. IX. Ставрополь, 1977. С. 27–87.

Воробьёва Ф.М. Классификация высокогорной растительности Тебердинского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР. М., 1981. С. 88–107.

Воробьёва Ф.М., Кононов В.Н. Флора (сосудистые растения) // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 13. Ставрополь, 1991. 85 с.

Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. М., 1948. 264 с.

Егоров А.В., Онипченко В.Г. Ревизия субнивальной флоры Тебердинского заповедника // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника / Отв. ред. В.Н. Павлов. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника, вып. 20). М., 2004. С. 54–64.

Егоров А.В., Онипченко В.Г. Структура видового разнообразия высокогорных растительных сообществ Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып 4. С. 65–75.

Егоров А.В., Онипченко В.Г., Текеев Д.К. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 52 / Под ред. А.С. Зернова, М.И. Макарова, В.Г. Онипченко, В.Н. Павлова и Д.К. Текеева. Кисловодск, 2012. 256 с.

Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.

Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Константинова Н.А., Золотов В.И., Онипченко В.Г. Флора мохообразных Тебердинского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 112. М., 2008. 82 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов России. 2008. URL http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/taxonomy-ru.php

Кастров В.Г. Солнечная радиация в тропосфере в случае абсолютно чистого воздуха // Тр. ЦАО. Вып. 16. 1956. С. 26–30.

Ковриго В.П., Кауричев И.С., Бурлакова Л.М. Почвоведение с основами геологии. М., 2000. 416 с.

Кононов В.Н. Растительность Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 1. Ставрополь, 1957. С. 85–112.

Онипченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. М., 2011. 130 с.

Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.;Л., 1953. 400 с.

Agresti A. A Survey of Exact Inference for Contingency Tables // Statistical Science. 1992. Vol. 7. N 1. P. 131–153.

Bolstad P.V., Swift L., Collins F., Regniere J. Measured and predicted air temperatures at basin to regional scales in the southern Appalachian mountains // Agricultural and Forest Meteorology. 1998. Vol. 91. P. 161–176.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie: Grundzüge der vegetationskunde, 3 ed. Wien: Springer, 1964. 865 Seiten.

Bunge J., Fitzpatrick M. Estimating the number of species: a review // Journal of the American Statistical Association. 1993. Vol. 88. P. 364–373.

Caldwell M.M. Solar ultrafiolet radiation as an ecological factor for alpine plants // Ecological Monographs. 1968. Vol. 38. P. 243–268.

Desta F., Colbert J.J., Rentch J.S. Gottshalk K.W. Aspect induced differences in vegetation, soil, and microclimatic characteristics of an Appalachian Watershed // Castanea. 2004. Vol. 69. P. 92–108.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5 Auflage. Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag, 1996. 1095 Seiten.

Geiger R. The climate near the ground. Cambridge: Harvard University Press, 1965. 611 p.

Hutchinson G.E. The concept of pattern in ecology // The proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1953. Vol. 105. P. 1–12.

Körner C., Cochrane P. Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia // Acta Oecologica, Oecologia Plantarum. 1983. Vol. 4. N 2. P. 117–124.

Körner C. Alpine Plant Life. Berlin, Heidelberg, N.Y., 1999. 338 p.

Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems, 2nd edition. Berlin, 2003. 350 p.

Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hoch Schule, Stiftung Rübel, Zürich. 2002. Hf. 130. 168 p.

Onipchenko V.G.(ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, 2004. 407 p.

Pope J.H. Computations of solar insolation at Bouldier, Colorado. NOAA Technical Memorandum. Washington, D.C: National Environmental Satellite Service. 1977. 13 p.

R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Reiter R., Sladkovic R., Munzert K. Results of several years concurrent recordings of UV in two spectral ranges and at three levels (700, 1800 and 3000 m a.s.l.) // International Radiation Symposium, Extended Abstracts (Fort Collins, Colorado State Univ, 1980) . P. 190–192.

Rosenberg N.J., Blad B.L., Verma S.B. Microclimate – the biological environment. N.Y., 1983. 495 p.

Searcy K.B., Wilson B.F., Fownes J.H. Influence of bedrock and aspect on soils and plant distribution in the Holyoke Range, Massachusetts // Journal of the Torrey Botanical Society. 2003. Vol. 130. P. 158–169.

Turner H. Maximal temperaturen oberflächennacher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze // Wetter und Leben. 1958. Hf. 10. P. 1–12.

Van de Ven C.M., Weiss S.B., Ernst W.G. Plant Species Distributions under Present Conditions and Forecasted for Warmer Climates in an Arid Mountain Range // Earth Interactions. 2007. Vol. 11, iss. 9. P. 1–33.

Walter H. Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-Biosphere. N.Y., 1984. 318 p.

Поступила в редакцию 12.12.13

SPECIES DISTRIBUTION ALONG 3 OROGRAPHIC GRADIENTS IN THE TEBERDA RESERVE

A.V. Egorov, V.G. Onipchenko

On the basis of 1206 relevés carried out on the area of Teberda Biosphere Reserve and adjacent valleys (Karachaevo-Cherkessian Republic, the North-West Caucasus, Russia) we analyzed the distribution of 475 species vascular plants, bryophytes and lichens along 3 orographic gradients (factors) — elevation, slope and aspect. Gradients were split into gradations, and occurrence of individual species in each gradation was calculated. We determined a response of each species in respect to each factor; 5 species' categories were defined: indifferent, affected, affiliated, associated indicators. Indifferent species are least influenced by a factor. Indicators are high specialized species with most strong environmental requirements. Affected, affiliated and associated species take an intermediate position in terms of response to a factor. Affiliated, associated and indicator species have statistically significantly higher occurrence in one of gradations (maximum occurrence gradation). A category and a maximum occurrence gradation were determined for each of studied species along of each gradient. Elevation affects the distribution overwhelming majority of species (82% of studied species are non-indifferent). Slopes of intermediate steepness (15−44°) have the largest portion (27%) of associated species. Least of all the species distribution is affected by aspect.

Key words: North-West Caucasus, Teberda reserve, high mountain ecosystems, elevation, slope, aspect, vascular plants, mosses, macrolichenes.

Сведения об авторах: *Егоров Алексей Владимирович* – аналитик пространственно распределенных данных Государственного университета Южной Дакоты (alexey.egorov@sdstate.edu); *Онипченко Владимир Гертрудович* – зав. кафедрой геоботаники Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук, профессор (vonipchenko@mail.ru).