

На правах рукописи



ТИМУХИН ИЛЬЯ НИКОЛАЕВИЧ

**ВЫСОКОГОРНАЯ ФЛОРА ФИШТ–ОШТЕНСКОГО МАССИВА
И ЧЕРНОМОРСКОЙ ЦЕПИ**

03.02.01 – Ботаника

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Ялта – 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении
«Сочинский национальный парк»

Научный консультант доктор биологических наук **Туниев Борис Сакоевич**

Официальные оппоненты:

Дорофеев Владимир Иванович, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН), ведущий научный сотрудник;

Зернов Александр Сергеевич, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», профессор кафедры высших растений биологического факультета;

Шхагапсоев Сафарби Хасанбиевич, доктор биологических наук, профессор, Парламент Кабардино-Балкарской Республики, заместитель председателя Комитета Парламента КБР по аграрным вопросам, природопользованию, экологии и охране окружающей среды.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук

Защита состоится « 28 » мая 2021 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 900.011.01, Федерального государственного бюджетного учреждения «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52; e-mail: dissovet.nbs@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН «НБС–ННЦ» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52; адрес сайта: <http://obr.nbgnsr.ru>.

Автореферат разослан « 17 » 02 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Корженевская Юлия Владиславовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Научно–обоснованное сохранение биоразнообразия невозможно без знаний о структуре флоры, её соэологическом и биогеографическом значении. Проведенное исследование охватывает западные форпосты высокогорной флоры Кавказа, изолированные от ее сплошного простираения по Главному хребту мощным понижением (Колхидские Ворота), и серией более мелких понижений Главного хребта. Несмотря на то, что территория высокогорий, расположенная между Михайловским перевалом и Фишт–Оштенем, где контактируют субальпийские, степные и характерные для нагорной степи гемиксерофильные–средиземноморские элементы, представляет исключительно большой интерес для изучения генезиса флоры и растительности Западного Закавказья (Малеев, 1940). Актуальность этого подкрепляется тем, что в настоящее время для отрезка Черноморской цепи от Фишт–Оштенского массива до горы Семашхо единого описания флоры и растительности в литературе практически не существует.

Флора всего района исследований весьма оригинальна. Она включает внушительное количество редких видов, занесенных в Красные книги различных уровней, насыщена большим количеством узколокальных, колхидских и западнокавказских эндемиков и реликтами различного возраста и происхождения (Альбов, 1894; Зернов, 2006; 2013; Тимухин, Туниев, 2018б). Возрастающий пресс рекреационного освоения высокогорных участков требует дифференциального подхода к охране флоры (Тимухин, 2019; Туниев и др., 2019). Комплексный анализ всей флоры, в том числе субальпийских лугов в несвойственных высотных условиях лесного пояса в диапазоне 1100–1600 м над ур. м., представляющих собой западный предел развития высокогорной флоры Кавказа, необходим для понимания её генезиса, причин развития и сохранения до нашего времени флоры и растительности Западного Кавказа. Вопросы общности и оригинальности флор луговых вершин Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива и их взаимное влияние имеют общетеоретическое значение для понимания истории формирования ландшафтов и флор Западного Кавказа. Основная концепция работы строится на уникальности флорогенеза северо–западной окраины высокогорий Кавказа.

Степень разработанности темы. Комплексный анализ рассматриваемого сегмента Западного Кавказа не проводился. Флорогенетическое положение изолированных флор Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива в схеме принятого в настоящее время районирования Западного Кавказа дискуссионно. Несмотря на имеющиеся публикации по флоре Фишт–Оштенского массива (Альбов, 1893, 1894; Альпер, 1960; Алтухов, 1965, 1974; Куранова, 2000, 2010), комплексный анализ флоры отсутствовал. До проведения настоящего исследования отсутствовали данные по изолированным флорам Черноморской цепи, позволяющие оценить их оригинальность в окружении самобытных флор, либо общность с флорой непрерывного простираения горно–лугового пояса. В широком смысле здесь возникают такие подходы исследования, как идентификация и таксономический анализ флоры, определение географического элемента с анализом исторического происхождения существующих ареалов и попыткой выявления факторов, определяющих современное распространение этих видов. Весь круг обозначенных подходов (вопросов) замыкается на теоретическом определении: являются ли высокогорные флоры изолированных вершин единым образованием, либо они представляют продукты независимого становления?

Выяснению этих вопросов посвящено настоящее исследование.

Цель работы – установить общность и оригинальность локальных высокогорных флор изолированных вершин Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива, их роль и место в генезисе флоры Западного Кавказа, определить условия их развития и современного сохранения.

Задачи исследования:

Выявить видовой состав и составить конспект флоры высокогорий Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива.

Критически проанализировать существующие взгляды на таксономию и хорологию отдельных групп видов.

Провести таксономический, биоморфологический, экологический, высотно–поясной, хорологический анализы флоры.

Установить закономерности формирования изолированных локальных флор Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива.

Выявить основные черты флорогенеза высокогорий Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива в связи с масштабными четвертичными перестройками флоры Северо–Западного Кавказа.

Выявить уровень эндемизма и реликтовости, оценить эволюционную значимость флоры Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива.

Научная новизна. Представленная работа является первым специальным исследованием высокогорной флоры на западном пределе её распространения на Кавказе. Впервые для данной территории составлен общий конспект флоры, флоры Сочинского национального парка (Тимухин, Туниев, 2002; Тимухин, 2004; 2006а,г; 2018), отдельных районов Кавказского заповедника (Тимухин, Туниев, 2009), списки локальных флор (Тимухин, 2005; 2006в; 2019а,б), проведен их комплексный и сравнительный анализы. Впервые рассмотрены оригинальность флоры локальных участков, их географический элемент, насыщенность реликтами, эндемиками (включая узколокальный эндемизм) (Тимухин, 2014; 2019г; Тимухин, Туниев, 2019) и инвазийными видами (Тимухин, Акатова, 2002; Акатов и др., 2007; Tuniyev, Timukhin, 2017). Установлены дифференциальные границы западного предела распространения высокогорных видов на Западном Кавказе. Описаны плейстоценовые и голоценовые рефугиальные фрагменты флоры (Тимухин, 2008в; Тимухин, Туниев, 2018а,в), представлена реконструкция вероятного флорогенеза и выявлены современная хорология и причины сохранения высокогорных видов в несвойственных условиях высотного произрастания в горнолесном поясе от островного эффекта, богатства локальных флор, соподчиненных с площадями луговых участков и удаленностью от основной диаспоры альпийских лугов на Главном Кавказском хребте каждого из изолированных горных массивов. На основе секторального многопоясного подхода проведена корректировка границ Бело–Лабинского, Туапсе–Адлерского и Абхазского флористических районов Кавказа (Тимухин, Туниев, 2016а).

Впервые для флоры России приводятся 9 видов: *Alopecurus longifolius*, *Asperula albovii*, *Asplenium onopteris*, *Campanula dzaaku*, *Kemulariella abchasica*, *Orchis*^x *colemanii*, *Plantago lagopus*, *Rhamnus imeretina*, *Scutellaria helenae*; для флоры Северного Кавказа – 5 видов: *Agrostis diluta*, *Campanula dzyschrica*, *C. kolakovskiyi*, *Gagea spatacea*, *Nonea lutea*, *Orchis*^x *wulffiana*; для региона исследований – более 20 видов: *Allium albidum*, *A. leucanthum*, *Arctostaphylos caucasica*, *Crepis sancta*, *Fritilaria lagodechiana*, *Orchis*^x

calliantha, *Poa palustris*, *Quercus macranthera*, *Rosa brotherorum*, *R. oxyodon*, *R. pubicaulis*, *R. uniflora*, *Silene panjutinii*, *Tripleurospermum elongatum* и др.; из Западного Закавказья описан новый вид – *Ranunculus ingae-taniae* Timukhin, Suvorov et Tuniyev и два нотовида – *Paeonia*^x *dmitrievii* Timukhin et Kh. Aliev и *Paeonia*^x *litwinskajae* Punina, Mordak et Timukhin (Тимухин, 2000а; 2001а,б; 2008а,б; 2009а; 2010; 2018; 2019в; Левичев и др., 2010; Пунина и др., 2010; Timukhin et al., 2010; Туниев, Тимухин, 2002; Бузунова, Тимухин, 2011; Тимухин, Туниев, 2016б; Тимухин и др., 2017; 2018; 2019; Кечайкин и др., 2020). Результаты изучения редких видов сосудистых растений опубликованы в многочисленных статьях (Тимухин, 2000б; 2001в,г; 2002а,б,в; 2003а,б; 2006б; 2007; 2009а,б; 2011; 2015а,б; 2017; Туниев, Тимухин, 2001; Тимухин и др., 2009). Впервые дана оценка соэологической значимости флоры Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования, показывающие особенности флорогенеза Северо–Западного Кавказа и объясняющие факторы сохранения высокогорной флоры на западном пределе распространения, важны при составлении «Конспектов флор», справочников и определителей. Они использованы при написании очерков в Красных книгах РФ (2008) (1 очерк), Краснодарского края (2007) (98), Краснодарского края (2017) (148) и Республики Адыгея (2012) (24). Обобщенные материалы опубликованы в «Атласе редких видов растений Сочинского национального парка и Сочинского Причерноморья» (Тимухин, Туниев, 2018б). Корректировка границ флористических районов в регионе исследования является теоретической основой для хорологических и биогеографических построений. Материалы могут быть использованы в курсах лекций по региональной флористике, флорогенезу высокогорных территорий и редким видам растений Северо–Западного Кавказа. Полученные материалы являются базовыми для природоохранных мероприятий, включая научно–обоснованное функциональное зонирование территории Сочинского национального парка и Кавказского заповедника. Все вершины (Аутль, Хакудж, Бекешей, Хожаш, Наужи, Семиглавая), находящиеся на территории Сочинского национального парка, включены в заповедную функциональную зону, в том числе, по результатам флористических исследований. Собранный гербарий (более 3000 листов) используется в научных и учебных целях.

Методология и методы исследований. Методология базировалась на понимании флоры как системы популяций видов, спонтанно поселившихся на территории, имеющих иерархическую структуру, распространённых в условиях, определяющих облик высокогорья в настоящее время, с учетом условий прошедших геологических эпох. Экспедиционные исследования, последующая обработка гербария локальных флор (в нашем понимании изолированные со всех сторон лесными ценозами флоры горнолугового пояса, при условии их разделения на 3 км и более) и их всесторонний анализ проведен с учетом видов–индикаторов высокогорных лугов в оценки характера локальных флор. Применены флористический, геоботанический, ботанико–географический, математический и статистический методы исследований.

Положения, выносимые на защиту:

1. Флорогенез высокогорных локальных флор Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи протекал на основе автохтонного развития высокогорной флоры Кавказа с третичного периода, а также влияния плейстоценового перигляциального центра, ксеротермической средиземноморской и степной флор.

2. Современный видовой состав локальных флор Черноморской цепи определяется удаленностью от Фишт–Оштенского массива, гипсометрической высотой положения, площадью лугов, направлением господствующего движения воздушных масс.

Личный вклад соискателя. Все результаты, представленные в работе, получены лично соискателем или при его непосредственном участии в период с 2000 по 2020 г. Автору принадлежит обоснование и постановка проблемы, разработка программы исследований, непосредственное участие в проведении исследований (сбор полевых материалов и их камеральный анализ), статистической обработке экспериментального материала. Формулировка научных положений, выводов и практических рекомендаций выполнена автором самостоятельно. На определенных этапах исследования были проведены совместно с сотрудниками ФГБУ «Сочинский национальный парк». При оформлении научных публикаций участие автора было определяющим (более 75%). Подавляющее большинство рисунков и фотографий выполнены автором.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность результатов исследования обоснована системной проработкой проблемы и применяемыми методами, объемом собранного и обработанного материала. Основные положения докладывались и обсуждались на заседаниях Ученого совета ФГБУ «Сочинский национальный парк» в 2000–2019 годах, а также на 23 международных научных и научно–практических конференциях: «Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира» (Майкоп, 2002; 2003), «Биологическое разнообразие Кавказа» (Махачкала, 2002; 2007; 2010), «Природное наследие России» (Тольятти, 2004), «Биологическое разнообразие Кавказа» (Нальчик, 2005), «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий» (Краснодар, 2007), «Научные и методологические проблемы современного биологического ресурсоведения» (Махачкала, 2008), «Юбилейная международная научная конференция, посвященная 170–летию Сухумского ботанического сада, 115–летию Сухумского субтропического дендропарка, 80–летию профессора Г.Г. Айба и 105–летию профессора А.А. Колаковского» (Сухум, 2010), «Международная конференция, посвященная 80–летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.– корр. РАН А.К. Темботова и 80–летию Абхазского государственного университета» (Нальчик, 2012), «Сравнительная флористика: анализ видового разнообразия растений. Проблемы. Перспективы. «Голмачевские чтения» (Краснодар, 2014), «Угроза уничтожения самшита колхидского на Черноморском побережье инвазивным вредителем – самшитовой огневкой» (Сухум, Республика Абхазия, 2014), «Российско–немецкий семинар по вопросам изучения флоры Кавказа» (Пятигорск, 2015), «Охрана, восстановление и изучение степных экосистем в XXI веке, посвященная 90–летию со дня основания заповедника «Хомутовская степь» (Донецк, ДНР, 2016), «Международная юбилейная научная конференция, посвященная 20–летию Рицинского реликтового национального парка» (Гудаута, Республика Абхазия, 2016), «Лесная наука, молодежь, будущее» (Гомель, Республика Беларусь, 2017), «Леса Евразии – Леса Поволжья» (Казань, 2017), «Горные экосистемы и их компоненты» (Нальчик, 2017), «XIV Съезд РБО и международная конференция «Ботаника в современном мире» (Махачкала, 2018), «Сохранение биологического разнообразия и заповедное дело в Крыму» (Ялта, 2018), «Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности» (Пятигорск, 2019); «Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически

сбалансированного природопользования на Западном Кавказе» (Сухум, Республика Абхазия, 2019); а также на 12 Общероссийских и региональных научных и научно-практических конференциях: «Организмы, популяции, экосистемы» (Майкоп, 2000), «Наука – XXI веку» (Майкоп, 2001), «V Неделя науки МГПИ» (Майкоп, 2001), «Ведение Красной книги Краснодарского края» (Краснодар, 2004), «Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации» (Сочи, 2004; 2006; 2007), «Проблемы устойчивости экономических и экологических систем. Региональный аспект» (Майкоп, 2007), «Сохранение редких видов растений на особо охраняемых природных территориях Кавказа – выявление ключевых ботанических территорий и достижение целей инициативы «2010 год: обратный отсчет»» (Сочи, 2007), «Сочинский национальный парк – территория биоразнообразия» (Сочи, 2007), «Современное состояние и перспективы развития государственных природных заповедников и национальных парков Южного федерального округа» (Сочи, 2008), «Актуальные проблемы заповедного дела на Северном Кавказе» (Махачкала, 2012).

Благодарности. Считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность научному консультанту – Б.С. Туниеву, за поддержку на всех этапах работы; сотрудникам Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН – Н.Н. Цвелеву, О.А. Бузуновой, И.Г. Левичеву, В.И. Дорофееву, Д.В. Гельтману, Т.В. Егоровой, И.В. Татанову, Л.В. Аверьянову, Г.Л. Кудряшовой, Т.Н. Поповой, Е.В. Мордак, А.К. Сытину, В.В. Швановой, Е.Б. Портениер и сотрудникам Ботанического института Армении – Э.Ц. Габриэлян, М.Э. Оганесян, А.А. Нерсесян, за содействие и поддержку в работе, в процессе определения отдельных таксонов. Отдельно выражаю свою глубокую благодарность Н.Н. Портениеру за консультации в ходе совместных экспедиционных исследований и камеральной обработки гербария, а также А.С. Зернову, А.И. Шмакову, С.А. Литвинской, Р.А. Муртазалиеву, С.М. Читанава, З.И. Адзинба за консультации и сотрудникам Сочинского национального парка за поддержку на всех этапах работы.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 335 научных работ (из них 271 очерк в Красных книгах РФ, Республики Адыгея и Краснодарского края), 15 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, в том числе 4 в научных изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 разделов, выводов, списка литературы – 596 наименований, в том числе 56 на иностранных языках и приложений; основной текст изложен на 236 страницах, содержит 70 рисунков и 62 таблицы, приложения – на 313 страницах, включая 53 рисунка и 1 таблицу.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

РАЗДЕЛ 1 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИШТ-ОШТЕНСКОГО МАССИВА И ЧЕРНОМОРСКОЙ ЦЕПИ

В разделе приведено общее описание региона, включая положение, рельеф, геологию, почвы, климат, растительность; а также описание района исследований, дифференциально по каждому локальному участку: 1 – Фишт–Оштенский массив и плато Лагонаки; *Черноморская цепь*: 2 – г. Аутль, 3 – пер. Грачевский – г. Хакудж – г. Бекешей – скальный массив Хожаш; 4 – г. Наужи – г. Семиглавая; 5 – г. Семашхо – г. Круглая (рисунок 1).



Рисунок 1 – Район проведения исследований (выделен четырёхугольником)

РАЗДЕЛ 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал собран по общепринятым методикам флористических исследований в период 1998–2019 гг., в ходе маршрутных, стационарных и полустационарных исследований на Северо–Западном Кавказе. Основной район исследований охватывал изолированные горно–луговые вершины Фишт–Оштенского массива и Лагонакского нагорья, а также краевые субальпийские вершины Главного Кавказского хребта между верховьями рр. Шахе и Туапсе, именуемого на данном отрезке Черноморская цепь (горы Аутль, Хакудж, Бекешей, Хожаш, Наужи, Семиглавая, Семашхо и небольшие субальпийские поляны на этом отрезке хребта). Сравнительный материал по высокогорной флоре собирался по всей территории Кавказского заповедника, часть которого входит в основной район исследований (Фишт–Оштенский массив и Лагонакское нагорье). Хорологические исследования многократно проводились в течение всего вегетационного периода. Работы в исследуемом регионе охватывали весь комплекс горно–луговой и скально–луговой растительности выше верхней границы леса. Суммарная протяженность пеших маршрутов превысила 1000 км.

Для проведения сравнительного анализа были дополнительно изучены сопредельные высокогорные территории по всему российскому Кавказу, Абхазии, Грузии, колхидского сектора Турции. Это позволило сделать существенные дополнения к оценке выделенных географических элементов флоры.

В регионе собрано около 15000 гербарных листов, в том числе более 3000 – в районе исследований (Тимухин, Касумян, 2015). Гербарный материал хранится в научном отделе ФГБУ «Сочинский национальный парк» (SNP),

часть материалов передана в Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт–Петербург, LE) и Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Москва, MW).

Идентификация видов проведена согласно основным таксономическим сводкам (Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970; Колаковский, 1980–1986; Галушко, 1978–1980; Зернов, 2006; 2013). Наиболее сложные таксономические группы перепроверялись систематиками БИН РАН и другими специалистами по кавказскому региону. Ботаническая номенклатура приведена в соответствие с «Конспектом флоры Кавказа» (2003; 2006; 2008; 2012), сводкой С.К. Черепанова (1995) и определителям А.С. Зернова (2006; 2012).

При составлении аннотированных списков и комплексном анализе флоры всего изученного региона и его локальных флор обобщены материалы собственных исследований, всех доступных литературных источников, обработаны гербарные коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт–Петербург, LE), Кавказского заповедника (г. Майкоп, CSR) и Института ботаники АН Абхазии (г. Сухум, SUCH).

За основу флористического анализа принята политипическая концепция вида, при которой вид, имеющий иерархическую структуру, понимается как система популяций, спонтанно поселившихся на территории, распространённых в условиях, определяющих облик высокогорья в настоящее время, с учетом условий прошедших геологических эпох. Под локальными флорами понимаются изолированные со всех сторон лесными ценозами флоры горнолугового пояса, при условии их разделения на 3 км и более. В случае разделения участков высокогорных флор лесными массивами менее 3 км (вершины Семашхо – Круглая, вершины стационара «Хакудж», вершины Семиглавая – Наужи), такие участки объединены нами в общие локальные участки высокогорных флор.

Таксономический анализ проведен согласно общепринятым схемам (Алтухов, 1974; Семагина, 1999а,б). Анализ флор различного ранга проведен по составу и структуре первых двух триад ранжированного семейственно–видового спектра по А.П. Хохрякову (2000). Выделение семейств по насыщенности (крупные, средние и мелкие) проводили по аналогии с региональными работами (Алтухов, 1974; Голгофская, 1988; Семагина, 1999а,б).

Состав основных биоморф рассмотрен согласно А.С. Зернову (2006). Жизненные формы приняты нами по С. Raunkiaer (1934). Все выявленные представители флоры охватывают 5 групп: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты.

Экологическая характеристика флоры дана по классификациям А.П. Шенникова (1941) и Н.Г. Андреева (1985). Экоморфы определены по отношению к режиму увлажнения, освещенности, эдафическому фактору среды обитания.

По характеру высотного распространения в различных поясах гор выделены альпийские виды, под которыми, согласно М.С. Алтухову (2017), мы понимаем виды, распространение которых связано исключительно с горнолуговым поясом выше верхней границы леса, не подразделяя на субальпийские и альпийские виды; лесные виды (встречающиеся в лесных

поясах, как исключение выходящие за верхний предел лесной растительности), виды – убиквисты (встречающиеся одинаково часто в лесном и субальпийском поясах) и степные виды (широко распространенные от равнинных степей до нижнего горного пояса, и, как исключение, проникают в подходящие условия верхних поясов гор). Ряд палеарктических и голарктических видов (*Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. и др.), имеющих за пределами Западного Кавказа равнинное распространение в лесных биотопах, на Западном Кавказе встречаются исключительно в высокогорном луговом поясе, в связи с чем эти виды отнесены нами к региональным альпийским видам.

Географический анализ флор, проведенный согласно классификациям А.А. Гроссгейма (1936; 1939; 1940; 1945) и Н.Н. Портениера (2000а,б), дополнен и изменен. Согласно которому, исходя из современной хронологии, к эндемичным видам отнесены представители флоры, распространенные в Кавказском экорегионе (панкавказские), либо в отдельных его частях (кавказские, западнокавказские, колхидские, новороссийские, северо–колхидские, фишт–оптенские локальные). Границы Кавказского экорегиона приняты по N. Zazanashvili с соавторами (Zazanashvili et al., 2013). Мы выделяем третичные (плиоценовые Rt), ледниковые (плейстоценовые Rg) и ксеротермические (голоценовые Rx) реликты. Отдельно рассмотрена оригинальность флоры локальных участков, отличия от соседних участков и приведены примеры локального эндемизма.

Географические элементы были объединены в *классы* по общности происхождения и современного географического распространения в *северный*, с голарктическим, южно–голарктическим и палеарктическим элементами; *средиземноморский*, с древне–средиземным, атлантическо–средиземноморским, европейско–средиземноморским, средиземноморским, восточно–средиземноморским, крымско–кавказским, новороссийским элементами; *кавказский*, с панкавказским, кавказским, западнокавказским, колхидским, северо–колхидским (абхазским), фишт–оптенским локальным элементами; *переднеазиатский*, с кавказско–анаатолийским и переднеазиатским элементами; отдельные *классы* с наименьшим количеством видов представлены *космополитным* и *адвентивным* элементами.

Сходство локальных флор Черноморской цепи и Фишт–Оптенского массива оценивалось с использованием кластерного анализа значений коэффициентов Сьеренсена–Чекановского и Жаккара методом Д. Варда (Ward, 1963). Оба коэффициента были применены как к общим спискам флоры высокогорья рассматриваемых участков, так и к спискам альпийских видов.

Флористическое районирование Северо–Западного Кавказа основано на секторальном многопоясном подходе к общему районированию флор Кавказа (Гроссгейм, Сосновский, 1928; Шифферс, 1946; Голгофская, 1967).

Флорогенетические построения основаны на реконструкции изменений климата и ландшафтов в плейстоцене – голоцене, современных флористических находках растений–«свидетелей» и анализе литературы по палеоботанике и палеогеографии изучаемого региона.

Рекомендации по выделению заповедных и особо–охраняемых функциональных зон Сочинском национальном парке, а также обоснование по созданию новых памятников природы основано на соэкологической оценке и значительной представленности редких видов на изученных территориях (Тимухин, 2001в,г; 2009б). Большинство рисунков и фотографий, представленных в диссертационной работе, выполнены автором.

РАЗДЕЛ 3 КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ИЗОЛИРОВАННЫХ ВЕРШИН ЧЕРНОМОРСКОЙ ЦЕПИ И ФИШТ–ОШТЕНСКОГО МАССИВА

Горная система Большого Кавказа интересовала ботаников всегда, но за трехвековой период исследований эта территория по–прежнему остается изученной неполностью. До сих пор остается значительное число регионов, по которым нет флористических списков, подтвержденных гербарными сборами и даже количество видов, произрастающих здесь, достоверно не определено (Конспект флоры Кавказа, 2003). Также есть ряд регионов, по которым флористические сведения устарели и нуждаются в обновлении (Зернов, 2006).

Одним из таких регионов является горная территория Северо–Западного Кавказа, именуемая Черноморской цепью, в краевой части распространения альпийской флоры от Фишт–Оштенского массива до горы Семашхо. И, если Фишт–Оштенский массив изучен достаточно полно, то остальная часть Черноморской цепи до недавнего времени оставалась практически не изученной в должной мере.

В разделе рассмотрены все доступные источники, в которых упоминается флора Фишт–Оштенского массива, начиная с XIX века и до наших дней, включая аналитические работы автора (Willdenow, 1805; Bieberstein, 1808, 1819; Нордманн, 1838; Раджицкий, 1842; Альбов, 1893, 1894; Липский, 1899, 1902; Кузнецов, 1889, 1891, 1908; Радде, 1901; Гриневецкий, 1903; Сосновский, 1911; Гроссгейм, 1948, 1949; Краснов, 1913; Воронов, 1917; Байер, 1865; Черняев, 1865; Медведев, 1869; Буш, 1898, 1901–1903; 1909; Куприянов, 1922; Штейп, 1926; Флеров, 1940; Харкевич, 1954; Альпер, 1960; Алтухов, 1965, 1974; Литвинская и др., 1983; Коваль, Литвинская, 1986; Алтухов, Литвинская, 1986; Голгофская, 1988; Семагина, 1999а,б; Куранова, 2000, 2010; Ермолаева, 2000; Солодько, 2002; Портениер, Солодько, 2002; Зернов, 2006; 2013 и др.); ботанико–географические и палеоботанические работы, рассматривающие становление высокогорной флоры Колхиды и Западного Кавказа в целом (Панютин, 1939; Колаковский, 1947, 1961; Фёдоров, 1952; Квавадзе, Рухадзе, 1989; Харадзе, 1974; Долуханов, 1974 и др.).

РАЗДЕЛ 4 ЛОКАЛЬНЫЕ ВЫСОКОГОРНЫЕ ФЛОРЫ ФИШТ–ОШТЕНСКОГО МАССИВА И ЧЕРНОМОРСКОЙ ЦЕПИ И ИХ АНАЛИЗ

В подразделах 4.1–4.6 четвертого раздела рассмотрены локальные высокогорные флоры изученных пяти участков: 1 – Фишт–Оштенский массив и плато Лагонаки; *Черноморская цепь*: 2 – г. Аутль, 3 – пер. Грачевский – г. Хакудж – г. Бекешей – скальный массив Хожаш; 4 – г. Наужи – г. Семиглавая; 5 – г. Семашхо – г. Круглая (рисунок 1) и обобщенные данные, приведенные ниже.

Таксономическая структура локальных флор

Изученные локальные флоры включают от 257 до 925 видов. На всех участках преобладают покрытосеменные, среди которых доминируют двудольные растения (74.8–81.6%), наименьшим количеством видов представлены отделы Ophioglossophyta (1 или 0.1–0.24%), Equisetophyta (1–3 или 0.25–0.8%) и Lycopodiophyta (1–4 или 0.3–0.7%) (таблица 1).

Наибольшим видовым разнообразием отличается флора Фишт–Оштенского массива и плато Лагонаки, где было выявлено 925 видов, относящихся к 319 родам, 84 семействам, шести отделам, что составляет 95.7% от всей высокогорной флоры Кавказского заповедника. Наименьшее разнообразие установлено для высокогорной флоры г. Семашко – 257 видов из 171 рода, 69 семейств и 3 отделов.

Высокогорная флора г. Аутль включает 412 видов сосудистых растений, принадлежащих 225 родам, 72 семействам; на отрезке Грачевский перевал – г. Хакудж – г. Бекешей – скальный массив Хожаш (стационар «Хакудж») – 398 видов из 244 родов, 80 семейств; горного массива Семиглавая (с вершинами Кашина, Лысая) и г. Наужи – 385 видов из 233 родов и 89 семейств.

Таблица 1 – Таксономическая структура локальных флор

№	Отделы сосудистых растений	Локальные флоры				
		Фишт–Оштенский массив и плато Лагонаки (Ф)	г. Аутль (А)	Перевал Грачевский – Хакудж – Бекешей–Хожаш (Х)	Семиглавая – Наужи (Н)	Семашко–Круглая (С)
		Количество видов (шт. / %)				
1	Хвощевидные	3 / 0.32	1 / 0.24	3 / 0.8	3 / 0.8	0 / 0
2	Плауновидные	4 / 0.43	3 / 0.73	3 / 0.8	1 / 0.3	0 / 0
3	Ужовниковидные	1 / 0.1	1 / 0.24	0 / 0	0 / 0	0 / 0
4	Папоротниковидные	24 / 2.6	15 / 3.64	16 / 4.0	14 / 3.6	5 / 1.9
5	Голосеменные	5 / 0.54	2 / 0.49	3 / 0.8	4 / 1.0	2 / 0.4
6	Покрытосеменные:	888 / 96.0	390 / 94.66	373 / 93.7	363 / 94.3	251 / 97.7
	однодольные	196 / 21.18	61 / 14.81	70 / 17.5	49 / 12.7	55 / 21.4
	двудольные	692 / 74.83	329 / 79.85	303 / 76.1	314 / 81.6	196 / 76.3
ВСЕГО видов		925	412	398	385	257
	В том числе альпийские виды	587 / 63.5	243 / 60.0	167 / 42.0	180 / 46.7	89 / 34.6
	Родовой коэффициент	2.9	1.8	1.6	1.7	1.5

Крупных семейств, включающих 11 и более видов, представлено на 1 участке – 21 (717 видов, 77.5% флоры) (помимо перечисленных в таблице 2, это – Dryopteridaceae, Boraginaceae, Juncaceae, Gentianaceae, Primulaceae, Crassulaceae), на 2 участке – 12 (251, 60.7%), 3 участке – 11 (220, 55.2%), 4 участке – 10 (184, 47.7%) и на 5 участке – 6 (107 видов, 41.6% флоры) (таблица 2).

Семейства с видовым количеством от 4 до 10 видов составляют во флоре 1 участка – 21 (141 вид, 15.2%), 2 участка – 20 (100, 24.3%), 3 участка – 16 (89, 22.4%), 4 участка – 21 (110, 28.5%), 5 участка – 15 (78 видов, 30.4%).

Маловидовые семейства на всех участках являются наибольшей группой по количеству семейств и наименьшей по числу видов: 1 участок – 42 семейства (67 видов, 7.3%), 2 участок – 42 (62, 15.0%), 3 участок – 53 (89, 22.4%), 4 участок – 58 (92, 23.8%), 5 участок – 48 (72 вида, 28.0%).

Для флоры Фишт–Оштенского массива и плато Лагонаки выявлен очень высокий родовой коэффициент (соотношение числа видов к числу родов) 2.9, который близок к показателям 3.39, установленным для высокогорной флоры Кавказского заповедника, превышающую по площади рассматриваемую территорию почти в 16 раз (Алтухов, 2017), и 3.2 – для всей флоры Кавказского заповедника (Семагина, 1999а).

Таблица 2 – Спектр крупных семейств в локальных флорах*

№	Семейства	Количество родов, шт					Количество видов, шт / %				
		Ф	А	Х	Н	С	Ф	А	Х	Н	С
1	Asteraceae	47	34	31	25	15	128/13.8	57/13.8	53/13.3	40/10.4	28/7.8
2	Poaceae	34	14	16	13	14	87/9.4	22/5.3	26/6.5	15/3.9	23/8.9
3	Rosaceae	15	11	13	14	14	56/6.1	31/7.5	21/5.3	28/7.3	28/10.9
4	Ariaceae	21	15	14	13		52/5.6	21/5.1	18/4.5	22/5.7	
5	Fabaceae	14	11	11	9	7	51/5.5	23/5.6	17/4.3	11/2.8	13/5.0
6	Caryophyllaceae	11	9	10	7		41/4.4	20/4.8	19/4.8	13/3.4	
7	Scrophulariaceae	9	7	8	10	7	36/3.9	15/3.6	15/3.8	15/3.9	12/4.7
8	Brassicaceae	15	7	9			34/3.7	13/3.1	11/2.7		
9	Cyperaceae	3					34/3.7				
10	Ranunculaceae	10	9	7	9		28/3.0	13/3.1	12/3.0	13/3.4	
11	Lamiaceae	15	9	10	11	7	27/2.9	13/3.1	16/4.0	16/4.1	11/4.3
12	Rubiaceae	4	3				20/2.3	11/2.7			
13	Campanulaceae	2	2	2	2		19/2.0	12/2.9	12/3.0	11/2.8	
14	Orchidaceae	11					19/2.0				
15	Liliaceae	5					14/1.5				
	ВСЕГО:	216	83	131	113	64	646/69.8	251/60.6	220/55.2	184/47.7	115/41.6

• Примечание: здесь и дальше сокращениями обозначены: Ф – Фишт–Оштенский массив и плато Лагонаки, А - Аутль, Х – Хакудж, Бекешей, Хожаш, Н – Семиглавая, Наужи, С – Семашхо, Круглая.

Родовой коэффициент для остальных локальных флор составляет 1.5–1.8, что меньше по отношению к Фишт–Оштенскому массиву в 1.6–2.1 раз, к высокогорной флоре Кавказского заповедника (Алтухов, 2017) – в 1.9–2.3 раз, и для всей флоры Кавказского заповедника (Семагина, 1999а) – в 1.8–2.0 раза.

Во флоре Фишт–Оштенского массива и плато Лагонаки выделено 47 ведущих родов (таблица 3), тогда как в остальных флорах по 2–3 ведущих рода. По 2 ведущих рода выделено во флоре г. Аутль: *Galium* (7 видов) и *Pedicularis* (6), стационара «Хакудж»: *Campanula* (11), *Carex* (6), г. Семашхо: *Rosa* (8), *Festuca* (6) и 3 ведущих рода во флоре массива Семиглавая: *Campanula* (10 видов), *Geranium* (8), *Galium* (6), что объясняется максимальной горнолуговой площадью Фишт–Оштенского массива, а на Черноморской цепи – массива Семиглавая – Наужи.

Анализ показал, что оригинальность флоры Фишт–Оштенского массива и Лагонакского нагорья определяется такими родами, как *Daphne*, *Sorbus*, *Campanula*, *Asplenium* и др., для которых рассматриваемый район являлся одним из ведущих центров видообразования (Тимухин, 2019а), включая

узкоэндемичные виды, либо виды с незначительными иррадиациями ареалов.

Так, 30% мировой флоры рода *Astrantia* представлено на Фишт–Оштенском массиве. Также значительна роль этой территории в сохранении глобального биоразнообразия таких родов, как *Sorbus* (15%), *Alopecurus* (10.1%), *Minuartia* (11.3%). Еще более значима роль Фишт–Оштенского массива и Лагонакского нагорья в сохранении флоры Кавказского заповедника и Западного Кавказа. Для большинства ведущих родов здесь представлено от 40 до 100% видов, произрастающих на Западном Кавказе.

Таблица 3 – Распределение видов флоры Фишт–Оштенского массива и Лагонакского нагорья по ведущим родам

Ранг	Роды	Количество видов в роде
1	<i>Carex</i>	29
2	<i>Campanula</i>	18
3	<i>Hieracium</i>	13
4	<i>Festuca, Poa, Potentilla</i>	12
5	<i>Trifolium</i>	11
6	<i>Galium, Gentiana, Saxifraga, Sorbus, Senecio</i>	10
7	<i>Euphorbia, Heracleum, Minuartia, Sedum, Orobanche, Rosa</i>	9
8	<i>Viola, Valeriana, Psephellus, Salix, Scrophularia, Astragalus</i>	8
9	<i>Luzula, Silene, Vicia, Alopecurus, Rumex, Cerastium, Alchemilla, Pedicularis</i>	7
10	<i>Asplenium, Corydalis, Anthemis, Cirsium, Gagea, Dianthus, Chaerophyllum, Hypericum, Stachys, Trisetum, Thymus, Primula, Ranunculus, Veronica, Epilobium</i>	6

Распространение ряда видов в изученном районе часто ограничивается только Фишт–Оштенским массивом. Среди них можно отметить *Chaerophyllum borodinii*, *Campanula autraniana*, *C. sarmatica* subsp. *woronowii*, *Galium oschtenicum*, *Ranunculus helenaе*, *Dianthus oschtenicus*, *Iberis oschtenica*, *Scutellaria orientalis* ssp. *oschtenica* и др.

Фишт–Оштенский массив является одним из важнейших центров видообразования для Западного Кавказа. Здесь были описаны *Astrantia pontica*, *Chaerophyllum borodinii* (г. Фишт locus classicus), *Ligusticum arafae* (г. Оштен locus classicus), *Heracleum scabrum* (синтип с г. Оштен) и другие.

Биоморфологическая структура локальных флор

В спектре основных биоморф во всех изученных флорах, вполне естественно, преобладают травянистые растения, составляющие от 77.8 до 90.2% от всего видового состава. К деревьям относится от 14 до 24 видов. Среди них на долю листопадных приходится от 1.9 до 8.5 %, к кустарникам – от 24 до 35 видов (3.8–9.7%), полукустарникам – от 1 до 2 видов (0.2–0.5%), кустарничкам – от 4 до 16 видов (1.5–2.1%), полукустарничкам – от 4 до 16 видов (0.2–1.7%), деревянистой листопадной лиане – 1 вид (таблица 4). Из 73 древесно–кустарниковых видов 1 участка – 59 видов (80.8%) – листопадные, 14 (19.2%) – вечнозеленые; из 46 2 участка – 36 видов (78.3%) – листопадные, 10 (21.7%) – вечнозеленые; на 3 участке из 54 – 45 видов (83.3%) – листопадные, 10 (16.7%) – вечнозеленые, в том числе 3 (5.6%) – хвойных; из 61 вида 4 участка –

48 видов (78.7%) – листопадные, 12 (19.7) – вечнозеленые и 1 (1.6%) – зимнезеленые и на 5 участке из 52 древесно–кустарниковых видов – 47 (90.4%) – листопадные, 5 (9.6%) – вечнозеленые.

Таблица 4 – Распределение представителей локальных флор по биоморфам

Биоморфа	Ф	А	Х	Н	С
	Количество видов / %				
Дерево:	21 / 2.3	14 / 3.4	23 / 5.8	24 / 6.2	23 / 8.9
листопадные	18 / 1.9	13 / 3.1	21 / 5.3	21 / 5.4	22 / 8.5
вечнозеленые хвойные	3 / 0.3	1 / 0.2	2 / 0.5	3 / 0.8	1 / 0.4
Кустарник	35 / 3.8	26 / 6.3	24 / 6.0	26 / 6.8	25 / 9.7
Полукустарник	2 / 0.2	1 / 0.2	2 / 0.5	1 / 0.2	1 / 0.4
Кустарничек	16 / 1.7	6 / 1.5	7 / 1.8	8 / 2.1	4 / 1.6
Полукустарничек	16 / 1.7	5 / 1.2	4 / 1.0	6 / 0.2	4 / 1.6
Деревянистые лианы	1 / 0.1	0 / 0	0 / 0	3 / 0.8	0 / 0
Травянистые	834 / 90.2	360 / 87.4	338 / 84.9	317 / 82.3	200 / 77.8

Спектры жизненных форм локальных флор

В спектре жизненных форм во всех локальных флорах отмечено абсолютное преобладание гемикриптофитов (93–467 видов, 36.2–50.5%). Их количество максимально на Фишт–Оштенском массиве, в связи с мощным снежным покровом, надежно защищающим в холодный период почки возобновления растений, тогда как на Аутле устойчивый снежный покров ложится на 3–4 недели позже и сходит на месяц раньше, что существенно влияет на продолжительность напочвенных заморозков и уменьшение количества гемикриптофитов. Устойчивый снежный покров на стационаре «Хакудж» и вершинах Семиглавая – Наужи ложится на 1–1.5 месяца позже и сходит на месяц раньше, чем на Фишт–Оштенском массиве, что при холодных зимних северо–восточных воздушных массах (бора) существенно влияет на продолжительность напочвенных заморозков и также ведет к уменьшению количества гемикриптофитов. В изученных локальных флорах, за счет общего понижения Черноморской цепи, наблюдается возрастание количества фанерофитов от 1 к 5 участку, максимально представленных на гг. Семашко–Круглая (рисунок 2).

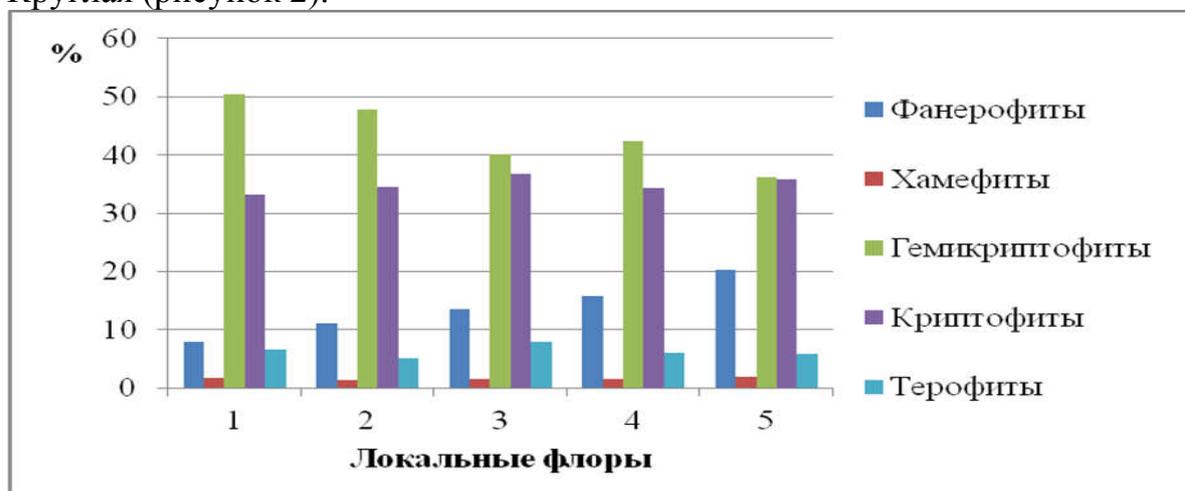


Рисунок 2 – Структура локальных флор по жизненным формам растений

Экологическая структура локальных флор

По отношению к режиму увлажнения во всех изученных локальных флорах преобладают мезофиты (62.8–67.5%), минимально представлены гидрофиты (0–6.2%), гигрофиты (1.2–4.9%), что объясняется незначительными количеством и площадью водоемов и водотоков и ксерофиты (2.7–5.1%). Вместе с тем, сюда проникли типичные виды термофильных средиземноморских степей: *Muscari neglectum*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea sarandiniakiae* и др., способные выживать в условиях выпадения большого количества осадков на открытых скалах и осыпях. Достаточно высокий процент ксеромезофитов на всех участках (24.9–27.2%) обусловлен широким распространением скальных ландшафтов и осыпей (рисунок 3А).

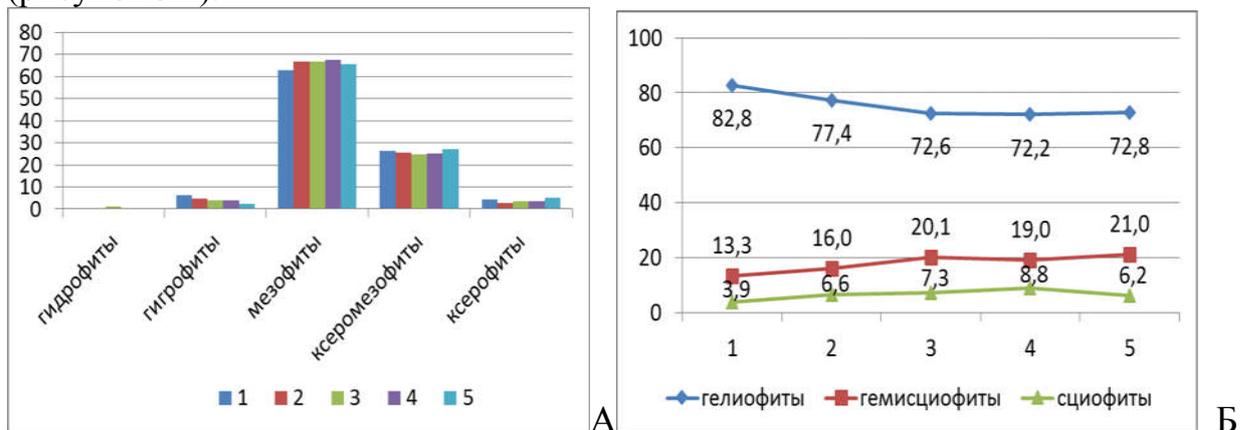


Рисунок 3 – Экологическая структура локальных флор (в %) по отношению растений к увлажнению (А) и освещенности (Б)

По отношению к освещенности, как и следовало ожидать, во всех изученных локальных флорах преобладают гелиофиты (72.2–82.8%). Гемисциофиты (13.3–21.0%) представлены, главным образом, лесными видами, проникающими в субальпийский пояс. Наименее представлены сциофиты (3.9–8.8%) – растения затененных скал, северных сторон крупных карстовых воронок, пространств между обломками крупноглыбовых осыпей, а также незначительных по площади островков субальпийских лесов (рисунок 3Б).

По отношению к субстрату на всех участках преобладают геофиты (65.1–68.7%). Достаточно высокий процент хасмофитов (12.0–23.7%) обусловлен широким распространением по всем участкам щебнистых склонов и осыпей. Количество петрофитов значительно уступает, тем не менее, наличие скал способствует их высокому представительству (8.8–11.7%). К паразитам относится наименьшее количество видов (0.1–0.5%) (таблица 5).

Таблица 5 – Структура локальных флор по отношению растений к субстрату

Экоморфа	Ф	А	Х	Н	С
	Количество видов (шт./%)				
Геофиты	602 / 65.1	283 / 68.7	307 / 77.1	284 / 73.8	195 / 75.9
Хасмофиты	219 / 23.7	81 / 19.7	56 / 14.1	57 / 14.8	31 / 12.0
Петрофиты	103 / 11.1	47 / 11.4	35 / 8.8	42 / 10.9	30 / 11.7
Паразиты	1 / 0.1	0	0	2 / 0.5	1 / 0.4

По характеру высотного распространения в различных поясах гор, в высокогорной флоре Фишт–Оштенского массива большинство составляют альпийские виды – 587 (63.5%). Примерно поровну представлены лесные виды – 152 (16.4%) и убиквисты – 145 (15.7%). Наименьшим количеством представлены степные виды – 41 (4.4%) (рисунок 4).

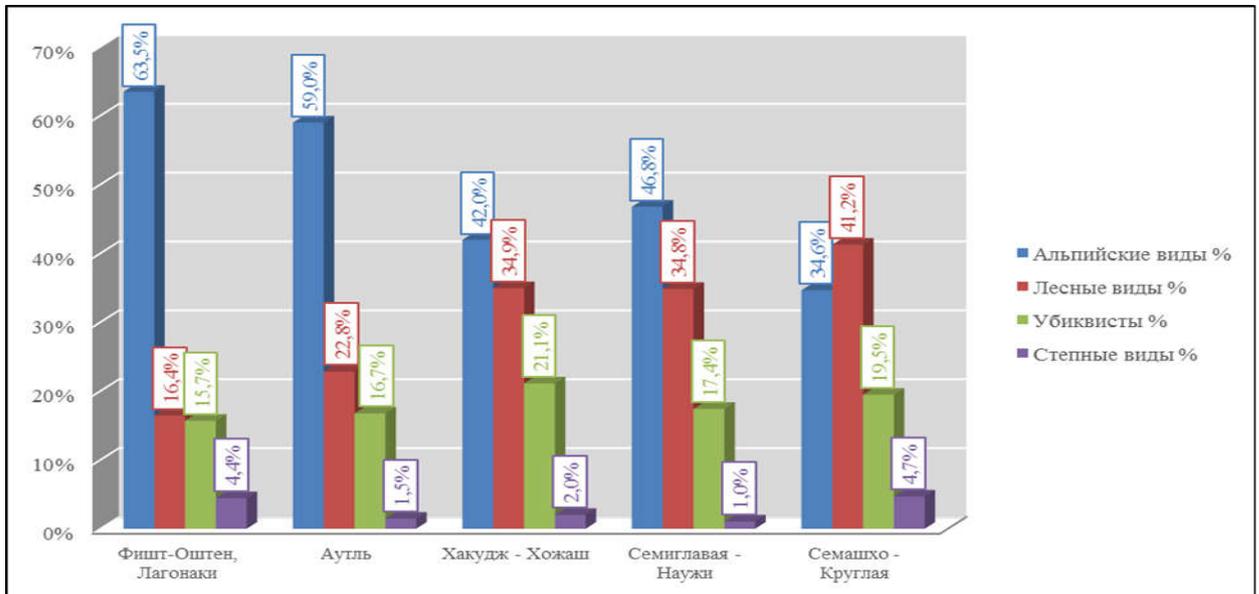


Рисунок 4 – Структура локальных флор Фишт-Оштенского массива и Черноморской цепи по характеру высотного распространения видов

В высокогорной флоре г. Ауль существенно преобладают альпийские виды – 243 (59.0%), затем, по убывающей, следуют лесные виды – 94 (22.8%), убиквисты – 69 (16.7%) и наименьшим количеством представлены степные виды – 6 (1.5%) (рисунок 4).

На стационаре «Хакудж» незначительно, но преобладают альпийские виды – 167 (42.0%), составляющие менее половины всей флоры. Близки к ним по значению лесные виды – 139 (34.9%), затем следуют убиквисты – 84 (21.1%) и наименьшее количество представляют 8 степных видов (2.0%) (рисунок 4).

В высокогорной флоре гг. Семиглавая – Наужи преобладают альпийские виды – 180 (46.8%), но они представляют менее половины флоры. Лесные виды значительно уступают альпийским – 134 (34.8%), затем идут убиквисты – 67 (17.4%) и наименьшее число представлено степными видами – 4 (1.0%) (рисунок 4).

На вершине г. Семашко преобладают лесные виды – 106 (41.2%). Альпийских видов чуть более трети от флоры – 89 видов (34.6%), затем идут убиквисты – 50 видов (19.5%), и наименьшее количество представлено степными видами, число которых здесь достигает 12 (4.7%) (рис. 4). В целом, флору лугов вершины г. Семашко составляют лесные виды с элементами альпийской флоры.

Изменения в видовом богатстве альпийских видов на изолированных луговых вершинах Черноморской цепи зависят как от абсолютных гипсометрических высот этих гор, так и от площади горнолуговых ландшафтов каждой вершины (раздел 5).

РАЗДЕЛ 5 АНАЛИЗ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ФИШТ–ОШТЕНСКОГО МАССИВА И ЧЕРНОМОРСКОЙ ЦЕПИ И КОРРЕКТИРОВКА ГРАНИЦ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СЕВЕРО–ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

5.1 Анализ видового состава высокогорной флоры изученных массивов

В общей сложности для всех рассмотренных локальных флор отмечено произрастание 1209 видов, 640 из которых представлены альпийскими видами. Последние составляют 66.2% от всей высокогорной флоры Северо–Западного Кавказа.

Максимальное видовое богатство высокогорной флоры (925 видов), как и следовало ожидать, отмечено на Фишт–Оштенском массиве (таблица 1), имеющем наибольшую площадь горных лугов (18000 га), типичные альпийские, субнивальные и гляциально–нивальные ландшафты, с максимальной высотой 2867.7 м. Размеры и ландшафтное разнообразие массива способствовали не только сохранению большинства альпийских видов, но и развитию локального эндемизма (*Chaerophyllum borodinii*, *Campanula autraniana*, *Campanula sarmatica* subsp. *woronowii*, *Ranunculus helenae*, *Dianthus oschtenicus*, *Galium oschtenicum*, *Iberis oschtenica*, *Scutellaria orientalis* ssp. *oschtenica* и др.) (Тимухин, 2014).

Несмотря на значительную представленность на Фишт–Оштенском массиве, включая плато Лагонаки, альпийских видов – 587 из 967 (60.7%), распространенных в Кавказском заповеднике (Алтухов, 1985б) (см. таблицу 1), здесь отсутствует большинство кальцефобных видов, характерных для кристаллических пород и сланцев высокогорий Кавказского заповедника. Фишт–Оштенский массив является западным форпостом распространения 261 альпийского вида: здесь проходит граница распространения по Кавказу для *Diphasiastrum alpinum*, *Selaginella selaginoides*, *Cystopteris regia*, *Carex buxbaumii*, *C. capillaris*, *Crocus valicola*, *Luzula sudetica*, *Fritillaria caucasica*, *Lloydia serotina*, *Listera cordata* и др. (рисунок 5). Далее, к западу от Фишт–Оштенского массива, логично было бы ожидать градуированного уменьшения числа альпийских видов флоры и общего видового богатства высокогорной флоры. Однако прослеживается четкая зависимость видового богатства от размеров горных лугов каждой изолированной вершины, а сохранение альпийских видов – от высоты горных массивов.

Горно–луговой пояс горы Аутль изолирован с обеих сторон понижением Черноморской цепи (Главного хребта) до 700 – 900 м над ур. моря и суммарно составляет 188.9 га, причем собственно луга развиты на площади всего 47.0 га, а остальные 141.9 га приходятся на каменистые крутосклонные участки с фрагментированной луговой растительностью. Таким образом, островная площадь безлесных биотопов горы Аутль более, чем в 95 раз меньше подобных площадей Фишт–Оштенского массива с плато Лагонаки (1.05%), а собственно луговая площадь меньше в 383 раза (0.26%). В связи с этим на горе Аутль происходит резкое сокращение количества альпийских видов, отсутствует 344 вида (58.6%), произрастающих на Фишт–Оштенском массиве. Здесь отсутствуют виды семейства Globulariaceae; родов *Alopecurus*, *Gagea*, *Grossheimia*, *Jurinella* и др.

Многие роды, включающие 4 и более видов на Фишт–Оштенском массиве, на горе Аутль представлены одним видом, либо сильно редуцированным их

количеством. Так из 18 зафиксированных видов рода *Carex* в локальной флоре г. Аутль отмечено только 4 (*C. aterrima* subsp. *medwedewii*, *C. orbicularis* subsp. *kotschiana*, *C. pontica*, *C. tristis*); из 11 видов рода *Festuca* сохраняется только *F. woronowii*; в каждом из родов *Poa*, *Trisetum* и *Silene*, из 7 видов в каждом остается только по 1–2 (*Poa badensis*, *Trisetum buschianum*, *T. spicatum*, *Silene saxatilis* и *S. vulgaris*) и т.д.

Помимо редукции видов в родах, на горе Аутль отсутствуют многие характерные представители альпийского пояса Северо–Западного Кавказа, в том числе *Diphasiastrum alpinum*, *Kobresia persica*, *Jurinella moschus*, *Huynchia pulchra*, *Dentaria bipinnata*, *Eunomia rotundifolia*, *Empetrum caucasicum* и мн. др. Наличие ряда из перечисленных видов (*Dentaria bipinnata*, *Empetrum caucasicum* и др.) западнее, на массиве гор Семиглавая – Наужи, позволяет предположить об их исчезновении на Аутле в связи с малой площадью лугов (инсуляризацией ареалов) и отсутствия полноценной возможности пополнения флоры диаспорами.

Отсутствие большинства гидро– и гигрофильных видов на горе Аутль связано со средней сухостью массива при отсутствии водоемов, заболоченных участков и ручьев. Выпадение ряда альпийских видов связано с резким понижением на 1000 м высоты горы Аутль по сравнению с Фишт–Оштенским массивом. Немаловажную роль играет незначительная площадь лугов горы Аутль и их удаленность от крупных горно–луговых диаспор, что привело к выпадению ряда видов, сохранившихся западнее, на вершинах Наужи и Семиглавая в 7 раз превышающие по площади лугов вершину Аутль.

Вместе с тем, на горе Аутль имеется некоторое количество альпийских видов (24), не отмеченных на Фишт–Оштенском массиве: *Lycopodium annotinum*, *Dryopteris dilatata*, *Ornithogalum navaschinii*, *Trisetum buschianum*, *Cirsium aggregatum*, *Doronicum oblongifolium* и др. Отсутствие большинства из перечисленных видов на Фишт–Оштенском массиве связано с доминированием здесь известняковых ландшафтов. Некоторые из перечисленных видов отмечены западнее, вплоть до г. Семашхо.

Гора Аутль является западным пределом распространения для 91 альпийского вида Кавказа (рисунок 5), в том числе: *Asplenium woronowii*, *Botrychium lunaria*, *Cryptogramma crispa*, *Carex aterrima* subsp. *medwedewii*, *Heraclium lescovii* и др. При этом многие из перечисленных видов на горе Аутль находятся в угнетенном состоянии, часто на очень ограниченной площади (*Orchis spitzelii*, *Eryngium giganteum*, *Ligusticum arafloe*, *Daphne pseudosericea* и др.), либо представлены по одной куртине на северном и северо–западном склонах, длительно сохраняющих устойчивый снежный покров (*Botrychium lunaria*, *Rhododendron caucasicum*).

Суммарная площадь лугов Черноморской цепи на отрезке Грачевский перевал — гора Хакудж — гора Бекешей – гора Хожаш (116.9 га) уступает площади лугов Аутля, что вместе с существенным понижением хребта до 1300–1560 м над ур.м. отразилось на сокращении числа альпийских видов с 243 до 167. Сравнительно сопоставимое общее количество высокогорных видов Аутля и стац. «Хакудж» (412 и 398, соответственно) формируется, главным образом, за счет растений лесного пояса и видов–убиквистов.

Из числа произрастающих на горе Аутль альпийских видов здесь отсутствуют виды, чей западный предел расположен на горе Аутль. Вместе с тем, от Грачевского перевала до горы Хожаш отмечается 61 вид, отсутствующий в локальной флоре горы Аутль: *Oreopteris limbosperma*, *Carex rostrata*, *Eleocharis austriaca*, *Carum meifolium*, *Inula orientalis*. ssp. *grandiflora*, *Jurinea levieri*, *Astragalus levieri*, *Psoralea acaulis* и др. Все перечисленные виды связывают рассматриваемый отрезок с Фишт–Оштенским массивом, откуда происходило расселение высокогорных видов на запад вдоль гребня Главного хребта. В отличие от горы Аутль, где эти виды выпали, на отрезке Грачевский перевал – гора Хожаш они сохранились, но практически все роды, имеющие большое количество видов на Фишт–Оштенском массиве, здесь редуцированы до единичных представителей.

Рассматриваемый отрезок Черноморской цепи (Грачевский перевал – гора Хожаш) является западным пределом распространения 67 альпийских видов Кавказа (рисунок 5), среди которых: *Polystichum lonchitis*, *Oreopteris limbosperma*, *Allium kunthianum*, *Polygonatum verticillatum*, *Crocus scharojanii*, *Euphorbia oblongifolia* и др.

Еще западнее, Черноморская цепь на участке гор Наужи – Семиглавая несколько повышается, с максимальными отметками 1684 (г. Наужи) и 1425 м (пик Кашина), и луговая площадь резко возрастает до 329 га, почти в 3 раза превышая луговую площадь участка Грачевский перевал – гора Хожаш и даже суммарную площадь двух предыдущих участков (г. Аутль и стационар «Хакудж»), составляющих 305.8 га. Увеличению, а вернее, длительному сохранению площади луговой растительности, способствует расположение этого участка хребта, открытого к воздействию зимних холодных северо-восточных воздушных масс (бора), в отличие от предыдущих двух участков Черноморской цепи, относительно защищенных с севера Фишт–Оштенским массивом (более 2700 м), плато Черногор (1754 м) и г. Шесси (1839 м).

Общее богатство флоры рассматриваемого участка (385 видов) сопоставимо с предыдущими двумя (412 и 398), а количество альпийских видов (180) значительно уступает таковому с горы Аутль (243), но несколько превышает богатство альпийских видов Грачевского перевала – горы Хожаш (167) (см. таблицу 1).

Своеобразие флоры альпийских видов гор Наужи – Семиглавая заключается в сохранении ряда видов, отсутствующих на промежуточных участках Главного хребта. Так, на участке Грачевский перевал – скальный массив Хожаш отсутствуют 89 видов, встречающихся на Семиглавой – Наужи: *Cystopteris montana*, *Dryopteris oreades*, *Iris sibirica*, *Juncus alpigenus*, *Coeloglossum viride*, *Poa alpina*, *Swertia iberica*, *Geranium gymnocaulon* и др. На горе Аутль отсутствуют 78 альпийских видов, произрастающих на отрезке Наужи – Семиглавая, сохранение которых мы связываем со значительной площадью лугов на этом сегменте цепи. С Фишт–Оштенским массивом участок Наужи – Семиглавая объединяют 50 видов. Наконец, еще одна особенность рассматриваемого участка, – наличие в его флоре альпийских видов, отсутствующих на всех остальных участках, включая Фишт–Оштенский массив, но имеющих в расположенных восточнее высокогорных районах Северо–

Западного Кавказа, в их числе *Hieracium*^x *auriculoides*, *Gypsophila silenoides*, *Sedum annuum*, *Euphorbia scripta*, *Geranium platypetalum*, *G. renardii*, *Alchemilla acutiloba*, *Potentilla brachypetala*, *Scrophularia orientalis*.

По вершинам Наужи – Семиглавая проходит граница, лимитирующая дальнейшее распространение на запад 133 альпийских видов (рис. 5): *Huperzia selago*, *Athyrium distentifolium*, *Deschampsia caespitosa*, *Centaurea nigrofimbria*, *Doronicum macrophyllum*, *Erigeron caucasicus* и др. Завершает цепочку островных лугов на западе Главного хребта гора Семашхо, высотой 1035 м над ур. м., к западу от которой имеется последняя субальпийская поляна на горе Круглая. Общая площадь луговой растительности составляет 10.6 га, в том числе 8.0 га на вершине Семашхо и 2.6 га на горе Круглая. Общий список флоры лугов включает 257 видов, из которых альпийские виды представлены 89 (34.6%).

С вершинами Наужи – Семиглавая гору Семашхо объединяют 49 альпийских видов (*Asplenium viride*, *Muscari coeruleum*, *Lilium kesselringianum*, *Acer trautvetteri* и др.). При этом, на горе Семашхо отмечаются виды, отсутствующие на вершинах Наужи – Семиглавая, но выявленные на участках Черноморской цепи, расположенных восточнее: *Festuca djimilensis*, *Trommsdorffia maculata*, *Campanula collina* subsp. *collina*, *Corydalis conorhiza* и др. Кроме того, здесь также отмечается своеобразие флоры по ряду видов, частью общих только с Фишт–Оштенским массивом (*Luzula taurica*, *Brachypodium pinnatum*, *Cirsium sychnosanthum*, *Trifolium alpestre*, *Vicia alpestris*, *Delphinium schmalgausenii*, *Ranunculus caucasicus*, *Rosa oplisthes*, *Salix pantosericea*, *Rhynchospora orientalis*, *Valeriana grossheimi*), частью произрастающих на Северо–Западном Кавказе к востоку от Фишт–Оштенского массива на неизвестных породах (*Aetheopappus caucasicus*, *Vicia nissoliana*, *Silene alpicola*, *Potentilla foliosa*, *Sorbus cretica*, *Viola rupestris*).

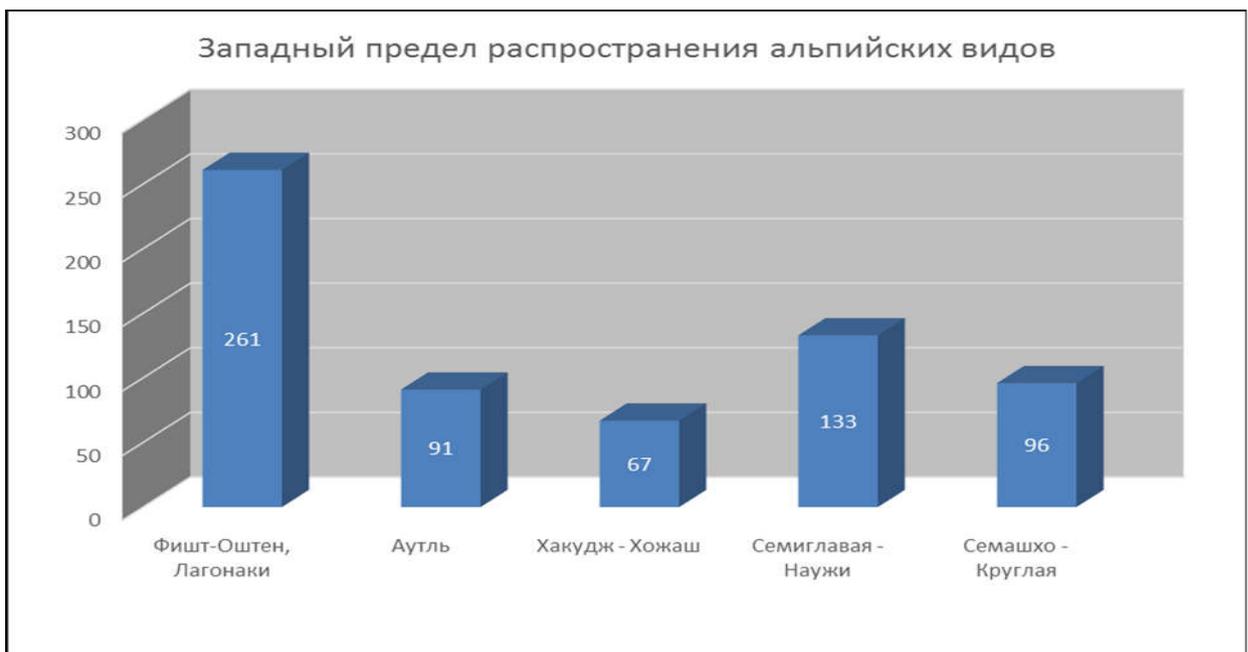


Рисунок 5 – Количество альпийских видов, западная граница распространения которых по Главному хребту расположена на изученных локальных массивах

Сравнительный анализ, с использованием кластерного анализа значений

коэффициентов Сьеренсена–Чекановского и Жаккара методом Д. Варда (Ward, 1963), показал идентичные результаты на дендрограммах, причем оба коэффициента были применены как к общим спискам флоры высокогорья рассматриваемых участков (рисунок 6), так и исключительно к спискам альпийских видов (рис. 7).

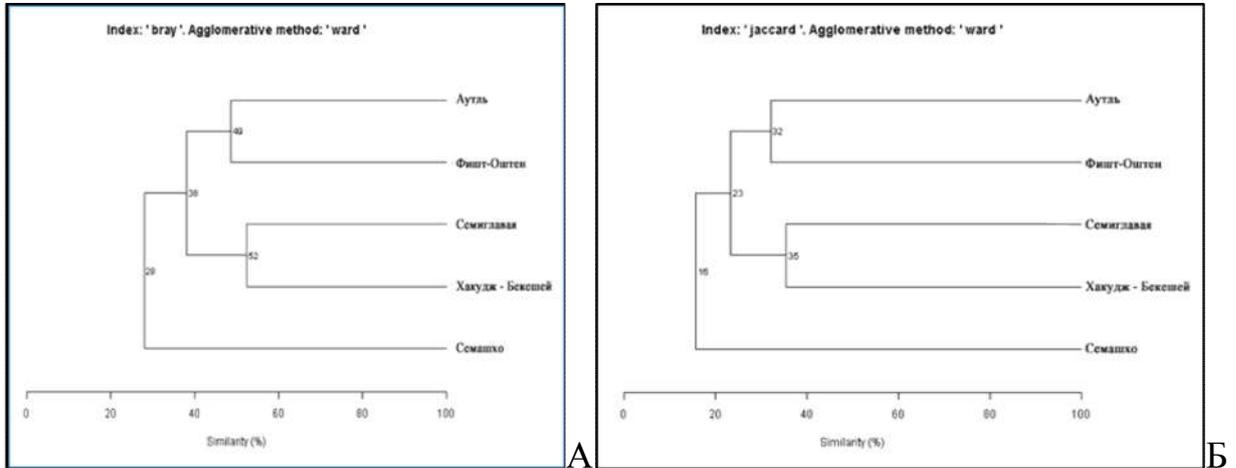


Рисунок 6 – Сходство локальных высокогорных флор: А – по коэффициенту Сьеренсена–Чекановского, Б – по коэффициенту Жаккара

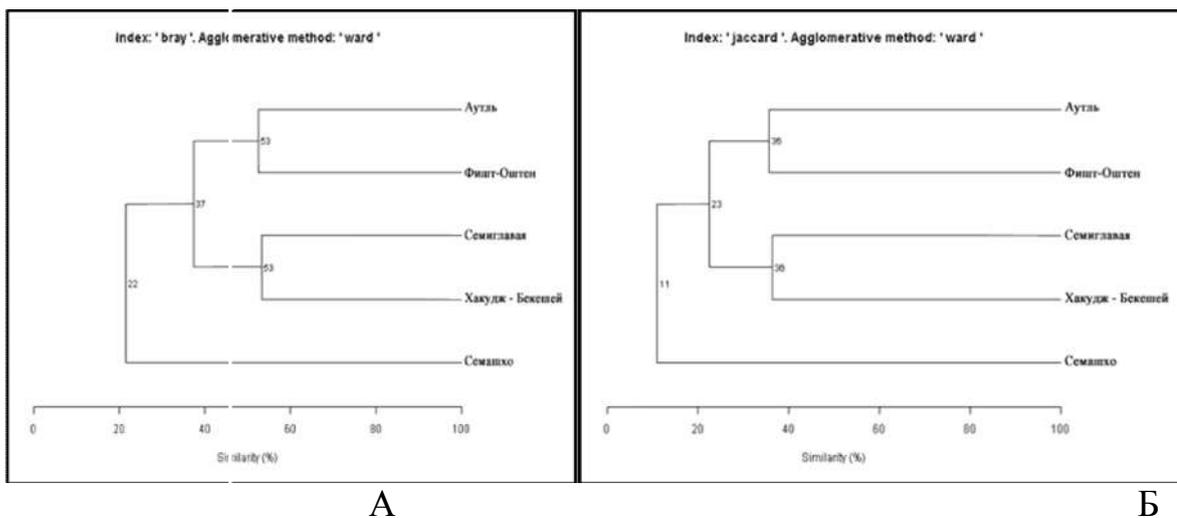


Рисунок 7 – Сходство локальных флор по количеству альпийских видов: А – по коэффициенту Сьеренсена–Чекановского, Б – по коэффициенту Жаккара

При всех вариантах сравнения флора рассматриваемых участков образовала три кластера, наиболее дистанцированным из которых является г. Семашхо и попарно Фишт–Оштенский массив с г. Аутль и стац. «Хакудж» с гг. Семглавая – Наужи. Примечательно, что наличие общих только для этих двух участков альпийских видов способствовало группированию относительно небольшой по луговой площади г. Аутль с Фишт–Оштенским массивом, выступающим эталонным в проведенном анализе. Подобная группировка флор также косвенно может свидетельствовать о пути проникновения высокогорных видов на запад по Главному Кавказскому хребту. Изолированное положение на дендрограмме г. Семашхо свидетельствует о ее своеобразии, выпадении из

общих характеристик альпийских флор. Вместе с тем, это всё еще луговая растительность со значительным элементом альпийских видов, коренным образом отличающаяся от лугостепей и горных степей, развитых далее к западу от Туапсе и получивших максимальное развитие на гг. Облего, Папай, хр. Коцехур, хр. Маркотх, хр. Навагир.

В результате проведения анализа по составу и структуре первых двух триад ранжированного семейственно–видового спектра по А.П.Хохрякову (2000) (таблица 6), дополняющего результаты таксономического анализа (см. раздел 4), установлено, что практически во всех изученных локальных флорах первую позицию занимает семейство Asteraceae, за исключением горы Семашхо, где оно перемещается на третью позицию, а первую позицию занимает Rosaceae. Также, во всех локальных флорах в двух триадах присутствуют представители сем. Poaceae, но в первой триаде они выделены на Фишт–Оштенском массиве, Хакудже и Семашхо, перемещаясь на Аутле и Семиглавой – Наужи во вторую триаду. Преобладание представителей семейств Asteraceae и Poaceae свидетельствует о закономерностях, присущих спектрам бореальных флор (Камелин, 1973; Толмачев, 1986). Вхождение Rosaceae в первую тройку семейств во всех локальных флорах свидетельствует об их условно–европейском типе, а значительная роль Fabaceae – о средиземноморском подтипе. Со средиземноморским подтипом рассматриваемые локальные флоры связывает и лидирующее положение сем. Apiaceae. Наличие в первых трех локальных флорах во второй тройке семейства Caryophyllaceae свидетельствует о высокогорном характере флор Фишт–Оштенского массива, Аутля и Хакуджа. А присутствие во второй триаде спектров флор Семиглавой – Наужи и Семашхо семейств Lamiaceae и Scrophulariaceae свидетельствуют о возрастающем иссушающем эффекте на этих вершинах, флоры которых могут быть отнесены к древнесредиземному подтипу (среднеазиатско–горно–азиатский по А.П. Хохрякову (2000)). В целом, наблюдаемое в Колхиде примерно равное представительство семейств бореальных и средиземноморских флор, по мнению С.М. Читанава (2007), свидетельствует о самобытности флоры.

Таблица 6 – Спектры первых двух триад ведущих семейств Фишт–Оштенского массива и изолированных вершин Черноморской цепи

Ранг	Фишт–Оштен	Аутль	Хакудж	Семиглавая	Семашхо
1	Asteraceae	Asteraceae	Asteraceae	Asteraceae	Rosaceae
2	Poaceae	Rosaceae	Poaceae	Rosaceae	Poaceae
3	Rosaceae	Fabaceae	Rosaceae	Apiaceae	Asteraceae
4	Apiaceae	Poaceae	Caryophyllaceae	Lamiaceae	Fabaceae
5	Fabaceae	Apiaceae	Apiaceae	Scrophulariaceae	Scrophulariaceae
6	Caryophyllaceae	Caryophyllaceae	Fabaceae	Poaceae	Lamiaceae

Ареалогический анализ флоры всего рассматриваемого региона, в целом, и отдельных локальных флор, с выделением группы альпийских видов позволил дополнить данные, полученные в результате таксономического и других анализов.

Географические элементы высокогорной флоры Черноморской цепи и

Фишт–Оштенского массива, в целом, объединены в следующие классы: *средиземноморский* (458 видов, 37.9%), *кавказский* (341 вид, 28.2%), *северный* (219 видов, 18.1%), *переднеазиатский* (172 вида, 14.2%), *космополитный* (16 видов, 1.3%) и *адвентивный* (3 вида, 0.3%). Отмечено значительное участие видов древнесредиземного (124 вида, 10.3%), кавказско–анатолийского (121, 10.0%), европейско–средиземноморского (120, 9.9%), кавказского (111, 9.2%) географических элементов.

В высокогорной флоре Фишт–Оштенского массива отмечено преобладание кавказско–анатолийских (103 вида, 11.1%), кавказских (98, 10.6%), древнесредиземных (88, 9.5%), европейско–средиземноморских и панкавказских (по 84, 9.1%) видов (рисунок 8). По классам географических элементов преобладают виды *средиземноморского* (311 видов, 33.6%), *кавказского* (299 видов, 32.3%) классов, третью позицию занимает *северный* (159 видов, 17.2%), ему несколько уступает *переднеазиатский* (146 видов, 15.8%) классы и завершают спектр *космополитные* виды (10 видов, 1.1%), при полном отсутствии на рассматриваемом участке видов *адвентивного* элемента.

Аналогичным образом проведен анализ геоэлементов и их классов для всех остальных локальных высокогорных флор.

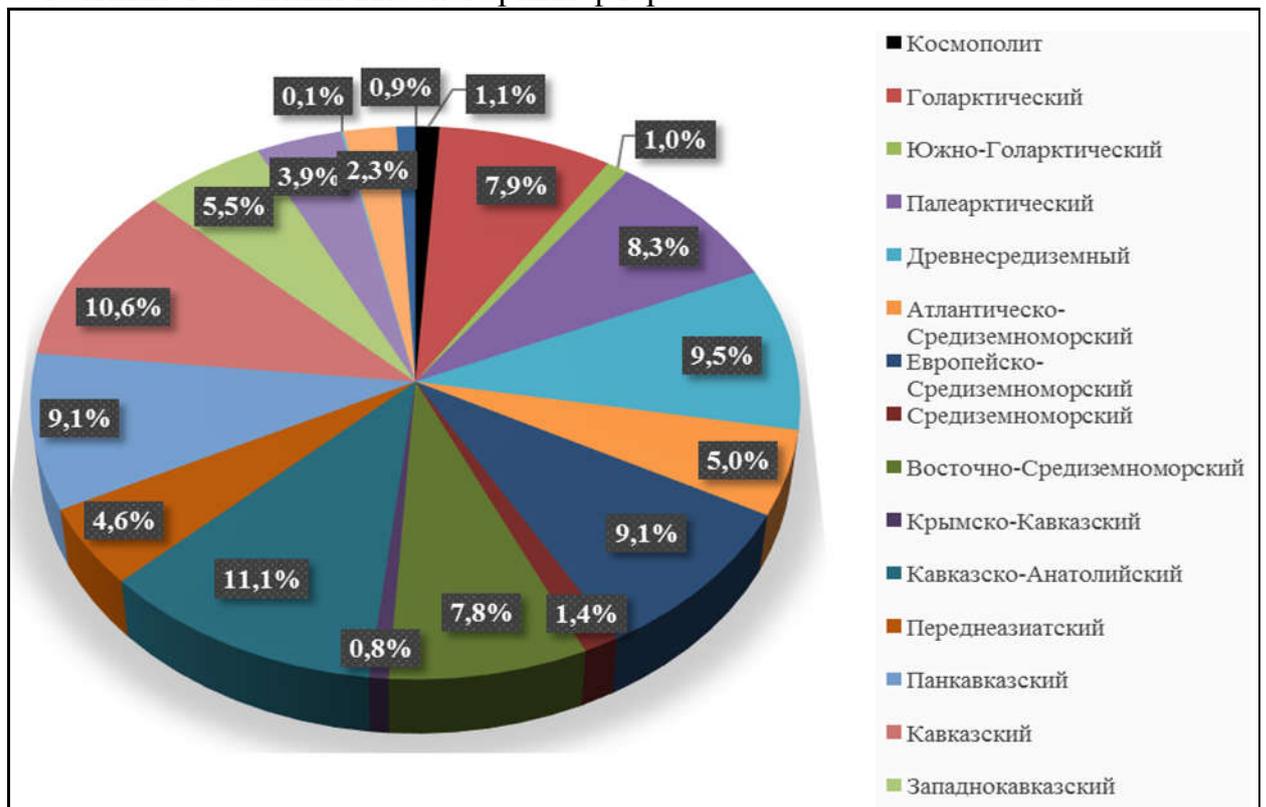


Рисунок 8 – Структура высокогорной флоры Фишт–Оштенского массива по географическим элементам

Полученные результаты ареалогического анализа свидетельствуют о дискретности и длительном самостоятельном развитии высокогорных флор рассматриваемых участков, объединение которых в единое образование возможно весьма условно, хотя общие тенденции просматриваются в зависимости от удаленности локальных флор от основной диаспоры на Фишт–Оштенском массиве и современной площади лугового пояса. Так, на ближайшей к Фишт–Оштенскому

массиву горе Ауль и на самом крупном по площади на Черноморской цепи луговом массиве Наужи–Семиглавая преобладающим является кавказско–анатолийский географический элемент флоры, а на удаленных от Фишт–Оштенского массива и с наименьшими гипсометрическими отметками участках Черноморской цепи преобладающими являются в равном представительстве палеарктический и восточно–средиземноморский, либо европейско–средиземноморский элементы.

Особое значение имеет рассмотрение собственно альпийской флоры на всех локальных участках флор с позиций геоэлементов и классов геоэлементов флор.

Анализ по геоэлементу флоры Фишт–Оштенского массива распределил альпийские виды в следующей последовательности: первую позицию представляют поровну кавказские и кавказско–анатолийские виды (по 86 видов, 14.6%), далее – панкавказские (69 видов, 11.9%), западнокавказские (43 вида, 7.3%), голарктические (41 вид, 7.0%), восточно–средиземноморские (39 видов, 6.6%) и т.д. (рисунок 9).

Классы географических элементов альпийских видов Фишт–Оштенского массива представлены в последовательности: *кавказский* (254 вида, 43.3%), *средиземноморский* (134 вида, 22.8%), *переднеазиатский* (120 видов, 20.4%), *северный* (76 видов, 13.0%). Наименьший по представительству – *космополитный класс* (3 вида, 0.5%), при полном отсутствии *адвентивного класса*.

Аналогичным образом проведен анализ геоэлементов альпийских видов и их классов для всех остальных локальных флор.

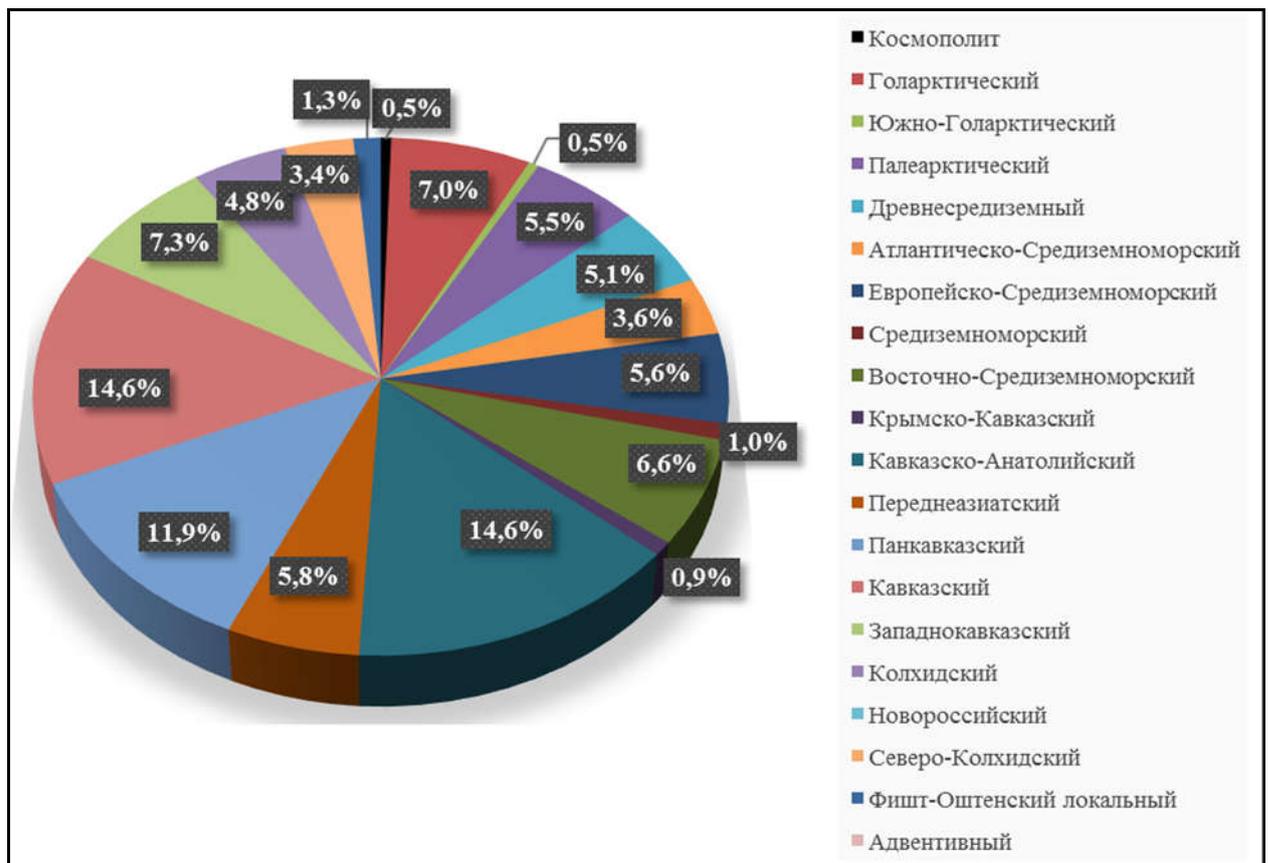


Рисунок 9 – Спектр альпийских видов Фишт–Оштенского массива по географическим элементам

Полученные результаты анализа географических элементов альпийских

видов подтверждают сделанный выше вывод методом Д. Варда (Ward, 1963) о генетической связи высокогорных флор Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива.

При сравнении классов географических элементов альпийских видов получено абсолютно идентичное распределение как в суммарной альпийской флоре рассматриваемых участков, так и в локальных флорах, демонстрирующее последовательное соподчинение видов *кавказского, средиземноморского, переднеазиатского, северного* классов, при минимальной представленности (реже отсутствии) *космополитного* и полном отсутствии *адвентивного* классов, вновь наглядно подтверждая генетическую связь флор Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи.

Поскольку оригинальность флоры определяют в первую очередь эндемичные и реликтовые виды, был проведен анализ по представительству этих видов в изученных локальных флорах (таблица 7). В общей сложности для всех участков отмечено 342 эндемика, что составляет 28.4% высокогорной флоры района исследований (Тимухин, 2019г). Количество эндемиков среди альпийских видов Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи включает 276 таксонов, а уровень эндемизма альпийских видов – один из самых высоких на Кавказе и составляет 43.2%. На первый взгляд, среди альпийских видов преобладают кавказские (14.4%), панкавказские (11.2%) и западнокавказские эндемики (8.0%), что может свидетельствовать о значительной доле аллохтонного элемента, хотя западнокавказские и кавказские виды в равной степени могут рассматриваться и автохтонными, как минимум, для Фишт–Оштенского массива. Однако, колхидские и северо–колхидские эндемики суммарно составляют 8.3%, а вместе с локальными эндемиками – 9.6%, выходя на третью позицию, характеризуя высокую степень автохтонности альпийской флоры изученного района.

Таблица 7 – Представленность эндемиков и реликтов в локальных флорах района исследований (количество видов, шт. / %)

Локальная флора	Эндемики в общем списке	Эндемики в списке альпийских видов	Реликты в общем списке	Реликты в списке альпийских видов
Фишт–Оштен	300 / 32.4	254 / 43.3	476 / 51.5	312 / 53.2
Аутль	116 / 28.2	98 / 40.3	230 / 55.8	140 / 57.6
Ст. «Хакудж»	83 / 20.8	60 / 35.9	205 / 51.5	96 / 57.5
Семиглавая – Наужи	93 / 24.2	65 / 35.1	227 / 58.9	102 / 56.7
Семашхо	49 / 14.3	31 / 34.8	140 / 54.5	52 / 58.4
ВСЕГО	342 / 28.4	276 / 43.2	617 / 51.0	338 / 52.8

Суммарно для всех участков отмечено произрастание 617 реликтов, что составляет 51.0% высокогорной флоры района исследований (таблица 7). Показательно, что в списках выявлено преобладание третичных реликтов (Rt) (Тимухин, Туниев, 2019) – 498 видов, в том числе 299 – альпийских видов и 199 факультативных для высокогорий видов. Реликты ксеротермического периода (Rx) занимают вторую позицию – 88 видов (7.2%). Подавляющее большинство

голоценовых реликтов – виды лесного пояса, часть из которых достигает высокогорья. К собственно альпийским ксеротермическим реликтам относится только 23 вида (3.6%) из 640 альпийских видов (Тимухин, Туниев, 2019), доля гляциальных реликтов (Rg) минимальна (2.6%). Уровень реликтовости альпийских видов – один из самых высоких на Кавказе и составляет 52.8% (338 видов). У альпийских видов вновь преобладают третичные реликты, характеризующая высокую степень автохтонности альпийской флоры изученного района.

В представленности эндемичных и реликтовых видов проявляются общие тенденции, в зависимости от удаленности локальных флор от основной диаспоры на Фишт–Оштенском массиве и современной площади лугового пояса. Так, на ближайшей к Фишт–Оштенскому массиву горе Аутль и на самом крупном по площади в Черноморской цепи луговом массиве Наужи–Семиглавая количество эндемиков максимально (таблица 7). Ограниченные способности к расселению у большинства видов растений способствуют их длительному сохранению в крупных по площади диаспорах и выпадению в малых «островных» условиях (Грант, 1984).

5.2 Ревизия границ некоторых флористических районов Северо–Западного Кавказа

Секторальный многопоясный подход к районированию флор Кавказа оправдан, с одной стороны, сложной геоморфологией этой горной страны и, с другой, историческими различиями прохореза видов и биоты в целом, ее специализации и современного становления фитохорионов.

На Северо–Западном Кавказе происходит стык нескольких районов флор Западного Закавказья (ЗЗ) и Западного Кавказа (ЗК). На основании многолетних экспедиционных исследований и собранного материала, сравнительного анализа сходства и различия флор, внесены изменения в границы Бело–Лабинского, Туапсе–Адлерского и Абхазского флористических районов с корректировкой на картах (Тимухин, Туниев, 2016).

Границей между Бело–Лабинским районом ЗК, Туапсе–Адлерским и Абхазским районами ЗЗ указан водораздел Главного Кавказского хребта. Западной границей Туапсе–Адлерского р–на обозначена р. Туапсе от г. Туапсе до Гойтхского перевала, восточная граница – по государственной границе РФ с Республикой Абхазия (р. Псоу) (Меницкий, 1991).

Имеющиеся отличия в колонке высотной поясности западной части Черноморской цепи между верховьями рр. Туапсе и Псезуапсе от таковой в восточной части Туапсе–Адлерского р–на, во–первых, нарушает концептуальность секторального сходства многопоясных колонок, во–вторых, приводит к искусственности проведенной границы между Туапсе–Адлерским и Бело–Лабинским районами.

В исследованном районе граница между Туапсе–Адлерским и Бело–Лабинским районами проходит по центру однотипных лугов на западе и таким же единым по генезису и структуре субальпийским и альпийским лугам на склонах горы Фишт, по искусственной линии водораздела, который здесь определяется с великим трудом на пер. Джугурсан и пер. Белореченский. Излишне говорить, что при такой условности границы между районами флор мы наблюдаем абсолютно идентичные флористические составы и растительные

сообщества по обе стороны от условной линии. Это находит свои отражения в указаниях географического распространения видов на Кавказе и искаженном представлении о дискретности флор отдельных сегментов этой горной страны. Мысль эта не нова и хорошо согласуется с данными В.П. Малеева (1941), отмечавшего, что часть Майкопского округа насыщена колхидскими элементами и по характеру флоры и растительности неотделима от Колхиды.

Таким образом, нами предложено пересмотреть границы флор в центральной части Северо–Западного Кавказа, в соответствии с общностью колонок высотной поясности растительности отдельных секторов и тождественностью флор. Предлагается объединить Бело–Лабинский и восточную часть бывшего Туапсе–Адлерского районов в единый Северо–Колхидский район ЗЗ, с двумя подрайонами: Бело–Лабинским и Сочинским. Западная граница района от берега моря в пос. Лазаревское простирается по водоразделу бассейнов рр. Псеуапсе и Аше до гребня Главного хребта (Черноморской цепи), а затем переваливает на северный склон и простирается примерно по ранее выделенной границе Адагум–Пшишского и Бело–Лабинского р–нов до предгорий Северо–Западного Кавказа до пос. Псебай на востоке и далее тянется по р. Малая Лаба к водораздельной линии Главного хребта.

Предлагается расширить западные границы Абхазского района до крайнего юго–востока Краснодарского края, Адлерский административный район, и провести границу от пос. Кудепста по водоразделу рр. Мзымта и Кудепста, затем по границе бассейнов рр. Сочи и Мзымта до гребня Главного Кавказского хребта, и далее, на восток по водораздельной линии Кубанского и Черноморского бассейнов до обозначенной Ю.Л. Меницким (1991) восточной границы Абхазского района. Внутри Абхазского района предлагается выделить Бзыбский подрайон, включающий бассейн р. Бзыбь и Каваклукскую возвышенность.

РАЗДЕЛ 6 ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФЛОРЫ СЕВЕРО– ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

В начале раздела рассматриваются различные толкования в литературе ботанико-географического положения Кавказа (Rikli, 1946; Boissier, 1867; Алёхин, 1938; Вульф, 1944; Гроссгейм, 1948; Малеев, 1946; Лавренко, 1958; Станюкович, 1973; Тахтаджян, 1978; Исаченко, Лавренко, 1980; Камелин, 2006; Timukhin et al., 2010).

Как справедливо писал А.П. Ильинский (1937), под ландшафтом средиземноморского типа ботанико-географы нередко понимают современный ландшафт Испании, Сицилии, Палестины. На самом же деле, наряду с ксерофитными ландшафтами имеются реликтовые ландшафты третичных хвойных и широколиственных лесов, мезофитных лугов альпийского и субальпийского типов.

Домиоценовая история Кавказа большинством авторов описывается как история тропического гористого острова океана Тетис с пышной влаголюбивой флорой. Конечно же, в любых горах возникают местные условия эдафической сухости, например, на скалах и крутых склонах, что способствует появлению

ксерофитов. В этой связи весьма вероятно, что до миоцена Кавказ был более влажным, чем расположенная южнее материковая суша, простирающаяся от Альп, через Балканы, Малую Азию, до Центрального Ирана и Афганистана, для которой считается установленным факт непрерывного существования горного аридного пояса с мелового периода с соответствующими субтропическими гемиксерофильными фитоценозами (Криштофович, 1954; Колаковский, 1974а, б).

Со среднего сармата Кавказ становится полуостровом Переднеазиатской суши (Верещагин, 1959; Меницкий, 1984), к которой также присоединялись Анатолия и Балканы. А.А. Колаковский (1974а) предполагает, что флористический обмен между Европой, Кавказом и Восточной Азией происходил до верхнего миоцена, причём основание перешейка испытывало уже значительную континентализацию и создавало предпосылки для развития семиаридных ландшафтов в окружении гумидных. Так, из среднего сармата ряда пунктов Восточной Грузии до 70% видов деревьев уже относятся к листопадным породам (Палибин, 1935). А.А. Гроссгейм (1936), сопоставляя с этой флорой верхнемиоценовую флору Малой Азии, приходит к выводу, что они обнаруживают большую близость и характеризуются тем же соотношением бореальных и субтропических элементов, полагая, что мэотис явился временем широкого проникновения на Кавказ южной ксерофильной флоры.

Третичные реликты Западного Кавказа, сохранившиеся до наших дней, очень разнообразны по своим родственным связям, но особенно ясно, по мнению В.П. Малеева (1938), они выявляют тесную связь флоры Кавказа с флорой Средиземноморья, которая сложена двумя комплексами: 1) гемиксерофильным и 2) мезофильным.

С этим периодом мы связываем проникновение по Скалистому хребту облигатных кальцефилов *Stachys abchasica*, *Gentiana paradoxa*, *Cotoneaster soczavianus*, *Campanula dzyschrica* в Шахгиреевское ущелье р. Малая Лаба, и нахождение *Campanula kolakovskyi* в бассейне р. Большая Лаба (Тимухин, Туниев, 2018а). Наиболее вероятным для этих видов путем проникновения предполагается обход по непрерывной цепочке известняковых хребтов по схеме Аибга – Ахцу–Алек – Сахарная – Бзыч –Хуко (с ответвлением на Аутль) – Фишт – Оштен – Скалистый хребет.

На Большом Кавказе связанные с фазами оледенения подвижки растительных поясов снижали до предгорий лесной пояс на северном склоне Западного и Центрального Кавказа, а на южном склоне верхняя граница леса опускалась до высоты 1000–1200 м над ур. моря даже в наиболее защищённой и тёплой Абхазии (Соловьев, 1969; Квавадзе, Рухадзе, 1989). Основные изменения в характере растительности происходили в верхне-лесном и субальпийском поясах, а влажная и относительно тёплая Колхида в плейстоцене становится основным рефугиумом мезофильной флоры (Адамянц, 1971).

Позднеальпийская складчатость и тектонический режим отличались своим ходом от всего периода после средней юры тем, что уже не происходило фундаментальной переработки коры. Эта особенность отличает альпийский этап от киммерийского (Дёмина и др., 2007). В этот период происходило значительное оледенение на Фишт–Оштенском массиве (остатки которого

наблюдаются и сейчас), локальное оледенение на северном склоне г. Аутль и сплошное проникновение альпийской флоры на Черноморскую цепь, целиком лесную в предшествующий период плиоцена (рис. 10).

На Северо–Западном Кавказе основной современный ареал альпийских видов флоры охватывает горно–луговые пояса к востоку от г. Чугуш. По маргинальным хребтам, отходящим от Главного хребта, эти виды достигают на севере и юге Передовых хребтов, где известны с гор Пшекиш, Алоус, Ятыргварта, Магишо на севере и Ачишхо, Аибга, Агепста – на юге. После разрыва в районе Колхидских Ворот, альпийские виды вновь появляются на Фишт–Оштенском массиве, западнее которого располагается цепочка изолятов по небольшим субальпийским лугам и полянам Черноморской цепи (гг. Аутль, Хакудж, Бекешей, Грачев Венец, Наужи, Семиглавая).

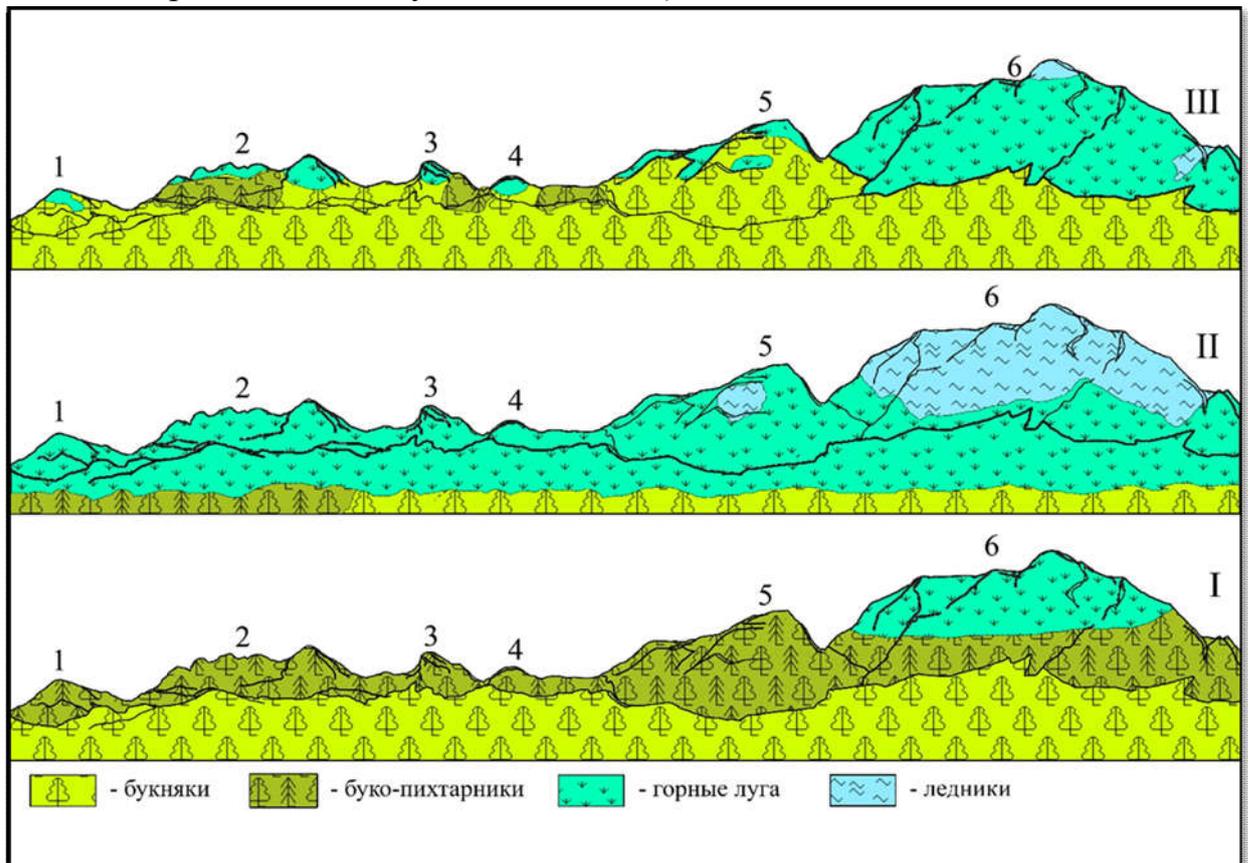


Рисунок 10 – Реконструкция последовательности смены ландшафтов и флор на Фишт–Оштенском массиве и Черноморской цепи: I – Плиоцен; II – Плейстоцен; III – Современность. 1 – г. Семашхо, 2 – гг. Наужи – Семиглавая, 3 – гг. Хожаш – Бекешей, 4 – г. Хакудж, 5 – г. Аутль, 6 – Фишт–Оштенский массив

Современное сохранение в предгорно–среднегорных районах северо–западной Колхиды цепочки эксклавов средиземноморской флоры, формирующей характерные для приморской полосы ценозы, свидетельствует о голоценовой экспансии этих сообществ, как минимум, до южного склона Южного Передового хребта, плейстоценовом угасании ксерофильного Черноморского рефугиума в целом с его дальнейшей дизъюнкцией на ряд реликтовых сообществ в корреспондирующих условиях Средиземноморья биотопах.

С этим периодом мы связываем проникновение таких степных видов, как *Muscari neglectum*, *Bromus arvensis*, *Festuca ovina*, *Schedonorus pratensis*, *Sieglingia decumbens*, *Achillea millefolium*, *Centaurea sarandiniakiae*, *Berberis vulgaris*, *Dianthus bicolor*, *Silene densiflora*, *Scabiosa bipinnata*, *Ajuga chia*, *Thymus marschallianus*, *Ranunculus polyanthemos* subsp. *meyerianus*, *Filipendula vulgaris*, *Potentilla recta*, *Prunus spinosa*, *Rosa pygmaea*, *Gallium vernum* на краевые вершины Черноморской цепи – Семашхо и Семиглавую и последующее распространение по южному склону хребта западнее.

Следует подчеркнуть, что следы ксеротермического периода обнаружены и на Северо–Западном Кавказе в районе гор Ятыргварта, Магишо (Алтухов, 1967), однако здесь ксерофильная растительность никогда не имела широкого развития в силу климатических особенностей и мощного влияния Колхиды, наблюдаемого и сейчас. К следам ксеротермического периода следует относить и наши находки *Quercus macranthera* на южном склоне Главного хребта в верховье р. Мзымта (Тимухин, 2001a), верховье р. Авадхара в Абхазии (Тимухин и др., 2017) и в районе наших исследований на горе Бекешей (Тимухин, 2005; Тимухин, Туниев, 2018), а также находки *Ostrya carpinifolia* и ряда других средиземноморских видов далеко в отрыве от приморской полосы, вплоть до Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи (Туниев и др., 2014).

В рассматриваемом нами регионе мозаичность флоры наблюдается даже в пределах одного локального участка – Фишт–Оштенского массива с Лагонакским нагорьем. С общим мезофильным обликом флоры подавляющей части этой территории довольно резко контрастируют Лагонакский хребет, расположенный на крайнем северо–западе массива, и осыпные участки восточной экспозиции подошв гор Оштен и Южный Фишт, где отмечены средиземноморские и субсредиземноморские степные виды *Crocus reticulatus*, *Iris furcata*, *Gagea villosa*, *Genista albida*, *Stipa pennata*, *S. pulcherrima*, *Cephalaria coriacea* и другие.

Часть из перечисленных видов могла проникнуть в верхние пояса Фишт–Оштенского массива в голоценовый оптимум, но было бы неправильно рассматривать голоценовыми вселенцами весь указанный набор видов. Учитывая сохранение в высокогорье этого массива узколокальных стенотопных эндемиков скал и осыпей, таких как *Chaerophyllum borodinii*, *Campanula autraniana*, *C. sarmatica* subsp. *woronowii*, *Galium oshtenicum*, *Ranunculus helenae* и др., имеющих древнее доплейстоценовое происхождение, такие виды, как *Globularia trichosantha*, *Ostrya carpinifolia*, *Berberis vulgaris*, по–видимому, также существовали здесь до ледника, имея более широкое распространение по Скалистому хребту, примыкающему к Фишт–Оштенскому массиву.

Приведённые примеры современной хорологии альпийских видов на изолированных луговых вершинах Черноморской цепи указывают на масштабные воздействия плейстоценового оледенения и сопряжённой с ним подвижки вниз горно–лугового пояса на Северо–Западном Кавказе. Наличие этих индикаторных для высокогорья видов далеко в отрыве от основных ареалов является косвенным подтверждением бывшего сплошного простираения субальпийских лугов до ближайших окрестностей Туапсе (горы Семашхо, Семиглавая). В свою очередь, отсутствие 261 альпийского вида к западу от

вершины Фишт свидетельствует о значительных экспансиях лесной растительности в голоцене, приведшей к замещению многих типичных альпийских видов близкими в систематическом и экологическом планах лесными видами и сегодня населяющими луговые вершины Черноморской цепи. Следует подчеркнуть, что следы ксеротермического периода отражены здесь и в композиции лугов, где наряду с высокогорными видами встречаются такие термофильные виды нижних лесных поясов, как *Cephalanthera longifolia*, *Pteridium aquilinum* и многие другие.

Для нас особое значение представляют данные, свидетельствующие о сохранении в рассматриваемом регионе колхидских и средиземноморских видов флоры в течение наиболее драматического периода в истории Палеарктики – плейстоценовых оледенений. Вселение же бореальных элементов на Кавказ (как, впрочем, и в другие районы Средиземноморья) по справедливому замечанию Н.К. Верещагина (1959) имело односторонний характер, сами «средиземноморцы» более стенотопны и не выходят за границы Средиземноморской биогеографической провинции. Также следует отметить процесс усиленного молодого формообразования, проходящий через всё послеледниковое время и продолжающийся на сегодняшний день, который представляет самое характерное явление в новейшей истории флоры Кавказа (Гроссгейм, 1945).

РАЗДЕЛ 7 РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ ФИШТ–ОШТЕНСКОГО МАССИВА И ЧЕРНОМОРСКОЙ ЦЕПИ

В данном разделе обобщены и проанализированы сведения о редких и исчезающих видах сосудистых растений изучаемого района. Уточнены и дополнены материалы по видовому составу и распространению всех видов, вошедших в Красные книги (КК) РФ (2008), Республики Адыгея (2012) и Краснодарского края (2017), включая сведения о новых редких представителях флоры сосудистых растений, обнаруженных здесь за последние 15 лет (Тимухин, 2017). Особого внимания заслуживают узколокальные эндемики, распространение которых порой не выходит за пределы одного горного массива.

В КК РФ (2008) внесено 35 видов представленных в районе исследования. Из 406 охраняемых видов Краснодарского края (2017), на территории Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи представлено 108 видов, а из 119 видов списка КК Республики Адыгея (2012), соответственно, 76 видов.

Весь район исследований представляет территорию высокой соэкологической значимости, т.к. на ней отмечено значительное количество (122, или 10% от всей изученной флоры) редких видов, охраняемых на федеральном и региональном уровнях. Если учесть виды, произрастающие в лесном поясе изученных массивов, эта цифра возрастает в разы. При таком обилии редких видов возникает острая необходимость сохранения мест их произрастания. Значительная часть Фишт–Оштенского массива входит в состав Кавказского заповедника, но южный и восточный склоны горы Южный (Малый) Фишт относятся к муниципальным землям Хостинского р-на Сочи и в заповедник не входят. Что касается Черноморской цепи, все вершины, находящиеся на

территории Сочинского национального парка, рекомендованы нами и получили заповедный статус при функциональном зонировании (гг. Аутль, Хакудж, Бекешей, Хожаш, Наужи, Семиглавая). Здесь следует подчеркнуть, что под охрану попадает южный склон Черноморской цепи, т.к. граница национального парка проходит по гребню хребта и северный склон остается вне охраны.

ВЫВОДЫ

1. Основные этапы флорогенеза локальных флор Фишт-Оштенского массива и Черноморской цепи формировались, начиная с третичного периода, и базировались на автохтонном развитии высокогорной флоры Кавказа. Вместе с тем, многие его этапы проходили под влиянием плейстоценового перигляциального центра, пополняясь миграционными элементами ксеротермической средиземноморской и степной флор, и дополнялись постплейстоценовыми перестройками элементного состава.

2. В высокогорной флоре Фишт-Оштенского массива и Черноморской цепи выявлено 1209 видов, в том числе Фишт-Оштенский массив и плато Лагонаки – 925 видов, 319 родов, 84 семейства; г. Аутль – 412 видов, 225 родов, 72 семейства; гг. Хакудж, Бекешей, Хожаш – 398 видов, 244 рода, 80 семейств; гг. Семиглавая и Наужи – 386 видов, 233 рода, 89 семейств; гг. Семашхо и Круглая – 257 видов, 171 род, 69 семейств. Во всех локальных флорах преобладают травянистые двудольные (74.8–81.6%), мезофиты (62.8–67.5%), гелиофиты (72.2–82.8%), геофиты (65.1–68.7%), гемикриптофиты (36.2–50.5%), альпийские виды, за исключением г. Семашхо, где преобладают лесные виды (41.2%), с максимальным количеством фанерофитов.

3. Среди выявленного флористического разнообразия к альпийским представителям относятся 640 таксонов (66.2% от всей высокогорной флоры Северо-Западного Кавказа). Западная граница распространения проходит для 261 вида по Фишт-Оштенскому массиву, для 91 - по г. Аутль, для 67 – по гг. Хакудж, Бекешей, Хожаш, для 133 – по гг. Наужи – Семиглавая и для 96 видов – по г. Семашхо.

4. Выявлена непосредственная зависимость богатства альпийскими видами изолированных луговых вершин Черноморской цепи от абсолютных гипсометрических высот, от площади горнолуговых ландшафтов каждой вершины и их удаленности от крупных горнолуговых диаспор. Показатели этой зависимости максимальны на Фишт-Оштенском массиве, ближайшей к нему горе Аутль и на самом крупном по площади в Черноморской цепи луговом массиве Наужи-Семиглавая.

5. Анализ видового состава всех локальных флор методом Варда показал идентичные результаты значений коэффициентов Сьеренсена-Чекановского и Жаккара с выявлением трех кластеров. Наибольшей оригинальностью отличается г. Семашхо и попарно группируются Фишт-Оштенский массив с г. Аутль и стац. «Хакудж» с гг. Семиглавая – Наужи.

6. Установлена равная представленность первых двух триад семейств бореальных и средиземноморских флор. Сохранение в структуре флоры ведущих позиций двумя семействами – Asteraceae и Poaceae свидетельствует о

закономерностях, присущих спектрам бореальных флор. Положение Rosaceae в первой тройке семейств во всех локальных флорах демонстрирует их условно-европейский тип. Значительное участие во флоре Fabaceae – о средиземноморском подтипе. Со средиземноморским подтипом рассматриваемые локальные флоры связывает и лидирующее положение Apiaceae. Наличие в первых трех локальных флорах во второй тройке семейств Caryophyllaceae свидетельствует о высокогорном характере флоры Фишт–Оштенского массива, Аутля и Хакуджа, а присутствие во второй триаде спектров флор Семиглавой – Наужи и Семашхо Lamiaceae и Scrophulariaceae свидетельствует о возрастающей ксерофитизации на этих вершинах, флоры которых могут быть отнесены к древнесредиземному подтипу.

7. Географическая структура флор рассматриваемых участков с одной стороны свидетельствует об их дискретности и длительном самостоятельном развитии за счет внедрения лесных видов и убиквистов, объединение которых в единое образование возможно весьма условно, с другой, анализ альпийских видов подтверждает генетическую связь флор Черноморской цепи и Фишт–Оштенского массива.

8. Сравнение классов географических элементов показало, что во всех локальных флорах на первом месте находятся представители флористического элемента *средиземноморского класса*, на втором – *кавказского*. На заниженной части Черноморской цепи с малой площадью лугов (Хакудж, Семашхо) доминируют представители *северного класса*. Тем самым, наглядно подтверждена генетическая близость альпийских флор Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи.

9. Для высокогорной флоры района исследований отмечен особо высокий уровень эндемизма – 28.4% (342 вида), с преобладанием кавказских (9.2%), панкавказских (7.4%) и западнокавказских (5.1%) эндемиков. Колхидский и северо–колхидский эндемизм суммарно оценивается в 5.8%, а вместе с локальными эндемиками – 6.5%, выходя на третью позицию. Уровень эндемизма альпийских видов – один из самых высоких на Кавказе и составляет 43.2% (276 видов). Выявлены общие тенденции в уровнях эндемизма, в зависимости от удаленности локальных флор от основной диаспоры на Фишт–Оштенском массиве и современной площади лугового пояса.

10. В высокогорной флоре изученного района отмечен очень высокий уровень реликтовости – 51.0% (617 видов), включающий третичные (Rt - 41.2%), ксеротермические (Rx - 7.3%) и гляциальные реликты (Rg - 2.6%). Уровень реликтовости среди альпийских видов – один из самых высоких на Кавказе и составляет 52.8% (338 видов).

В уровнях реликтовости выявлены общие тенденции, в зависимости от удаленности локальных флор от основной диаспоры на Фишт–Оштенском массиве и современной площади лугового пояса каждой из вершин. Эти тенденции просматриваются и для третичных реликтов, тогда как для гляциальных и голоценовых реликтов отмечены иные закономерности. Количество гляциальных реликтов уменьшается к западу, количество голоценовых реликтов максимально на краевых участках (Фишт–Оштенский массив и г. Семашхо) и минимально на центральных вершинах Черноморской

цепи.

11. Обоснована ревизия границ флор в центральной части Северо–Западного Кавказа, в соответствии с общностью колонок высотной поясности растительности отдельных секторов и тождественностью флор, с объединением Бело–Лабинского и восточной части бывшего Туапсе–Адлерского районов в единый Северо–Колхидский район Западного Закавказья, с двумя подрайонами.

12. Давая общую оценку воздействия плейстоценовых оледенений на флору Северо–Западного Кавказа, отметим: 1) формирование значительных площадей оледенения Фишт–Оштенского массива, локального оледенения северного склона г. Аутль, проникновение альпийской флоры на Черноморскую цепь; 2) сокращение видового разнообразия и площадей распространения колхидских реликтов до серии локальных рефугиумов на обоих макросклонах Главного хребта; 3) возрастание общего объёма оригинальных черт в конкретных условиях микрорефугиумов; 4) формирование перигляциального центра неэндемизма высокогорных видов флоры.

Голоценовое потепление сформировало необходимые условия для:

- 1) восстановления значительной части доплейстоценовых ареалов;
- 2) сокращения и дизъюнкции на западе и расширения в центральных районах Северо–Западного Кавказа ареалов высокогорных видов;
- 3) экспансии средиземноморской флоры до южного склона Южного Передового хребта;
- 4) проникновения на северном макросклоне Главного хребта до среднегорий европейских степных видов.

Современное сохранение высокогорной флоры Черноморской цепи определяет особый атмосферный режим, характеризующийся спецификой осенне–зимнего северо–восточного движения воздушных масс (бора).

13. Весь район исследований является территорией особой соэкологической значимости, в связи с высоким представительством редких видов (122, или 10% от высокогорной флоры рассматриваемого участка), включенных в Красные книги федерального и региональных уровней.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования (Web of Sci., Scopus и др.):

1. Tuniyev, B.S. Species composition and comparative–historical aspects of expansion of alien species of vascular plants on the Sochi Black Sea Coast (Russia) / B.S. Tuniyev, I.N. Timukhin // Nature Conservation Research. – 2017. – Vol. 2(4). – P. 2–25.

2. **Тимухин, И.Н.** *Paeonia*^x *dmitrievii* (Paeoniaceae) – новый нотовид из Аджарии (юго–западная Грузия) / И.Н. Тимухин, Х.У. Алиев // Turczaninowia. – 2018. – Т.21. – №3. – С.51–54.

3. **Тимухин, И.Н.** *Ranunculus ingae–taniae* (Ranunculaceae) – новый вид из Абхазии / И.Н. Тимухин, А.В. Суворов, Б.С. Туниев // Turczaninowia. – 2019. – Т. 22, № 4. – С. 17–22.

4. Кечайкин, А.А. **2020.** Новые виды для флоры Европы и России из рода *Asplenium* L. (Aspleniaceae) / А.А. Кечайкин, М.В. Скапцов, А.А. Баткин,

И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев, В.В. Корженевский, А.Ф. Зайков, А.И. Шмаков // *Turczaninowia*. – 2020. – Т. 23, № 4. – С. 5–10.

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

5. **Тимухин, И.Н.** Новые находки сосудистых растений на Западном Кавказе // *Ботанический журнал* – 2008а. – Т. 93, №5. – С. 789–792.

6. Пунина, Е.О. Конспект нотовидов рода *Paeonia* L. (Paeoniaceae) Кавказа и Крыма / Е.О. Пунина, Е.В. Мордак, **И.Н. Тимухин**, С.А. Литвинская // *Новости систематики высших растений*. – 2010. – Т. 42. – С. 120–131.

7. Левичев, И.Г. О происхождении *Gagea spathaceae* (Liliaceae) во флоре Кавказа / И.Г. Левичев, Б.С. Туниев, **И.Н. Тимухин** // *Ботанический журнал*. – 2010. – Т. 95, № 4. – С. 464–482.

8. **Тимухин, И.Н.** 2010. Естественные межвидовые гибриды рода *Orchis* (Orchidaceae) в Туапсе–Адлерском флористическом районе Западного Закавказья // *Ботанический журнал*. – 2010. – Т. 95, № 2. – С. 187–190.

9. Бузунова, И.О. *Rosa* (Rosaceae) во флоре Российского Причерноморья / И.О. Бузунова, **И.Н. Тимухин** // *Ботанический журнал*. – 2011. – Т. 96, № 12. – С. 1643 – 1656.

10. **Тимухин, И.Н.** О границах Бело–Лабинского, Туапсе–Адлерского и Абхазского флористических районов Кавказа / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // *Вестник Удмурдского университета. Биология. Науки о земле*. – Ижевск, 2016а. – Т. 26, вып. 2. – С. 91–97.

11. **Тимухин, И. Н.** Флористические находки на территории республики Абхазия / И.Н. Тимухин, Х.У. Алиев, И.В. Тания, Б.С. Туниев // *Ботанический журнал*. – 2017. – Т. 102, № 5. – С. 685–689.

12. **Timukhin I.N.** *Gagea spathasea* (Liliaceae) on the Black Sea slope of the Caucasus / I.N. Timukhin, B.S. Tuniyev, I.G. Levichev // *Webbia*. – 2010. – Vol. 65. – P. 141–146.

13. **Тимухин И.Н.** Высокогорная флора массива горы Аутль и её анализ // *Естественные и технические науки*. – М.: Спутник+, 2019б. – № 11 (137). – С. 89–97.

14. **Тимухин И.Н.** Новые флористические находки и новые места произрастания сосудистых растений в Краснодарском крае и Республике Абхазия // *Естественные и технические науки*. – М.: Спутник+, 2019в. – № 11 (137). – С. 98–102.

15. **Тимухин И.Н.** Эндемизм высокогорной флоры изолированных вершин Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи // *Бюллетень ГНБС*. – 2019г. – Вып. 133. – С. 122–131.

Монографии

16. **Тимухин, И.Н.** Флора сосудистых растений Сочинского национального парка // *Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэкологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Монография*. – Москва, 2006а. – С. 41–84.

17. **Тимухин, И.Н.** Редкие виды растений Сочинского национального парка // *Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэкологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Монография*. – Москва, 2006б. – С. 147–160.

18. Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. 2 изд. – Краснодар,

2007. – 640 с. (98 очерков).

19. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). – М.: Т-во научн. изданий КМК. – 2008. – 855 с. (1 очерк).

20. Красная Книга Республики Адыгея. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Часть I. Введение, растения и грибы. Издание 2–е. – Майкоп, 2012а. – 340 с. (24 очерка)

21. Красная книга Краснодарского края. Растения и Грибы. 3 изд. – Краснодар, 2017. – 850 с. (148 очерков).

Публикации в материалах конференций (основные) прочие публикации

22. Туниев, Б.С. Основные аспекты сохранения биологического разнообразия Западного Кавказа / Б.С. Туниев, **И.Н. Тимухин** // Роль заповедников Кавказа в сохранении биоразнообразия природных экосистем. – Сочи, 1999. – С.15–19.

23. **Тимухин, И.Н.** Новые находки редких видов растений в Краснодарском крае // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2000а. – С. 45–46.

24. **Тимухин, И.Н.** Дополнения к списку растений Красной книги РФ // Материалы четвертой научно–практической конференции Майкопского государственного технологического института «Организмы, популяции, экосистемы». – Майкоп, 2000б. – С. 97–99.

25. **Тимухин, И.Н.** Дополнения к флоре сосудистых растений Кавказского государственного природного биосферного заповедника // Материалы региональной научно–технической конференции аспирантов и студентов «Наука – XXI веку». – Майкоп, 2001а. – С. 156–157.

26. **Тимухин, И.Н.** Новые виды во флоре России // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2001б. – С. 4–5.

27. **Тимухин, И.Н.** Уникальные флористические объекты Краснодарского края, рекомендуемые ботаническими памятниками природы // Материалы научно–практической конференции «V Неделя науки МГПИ». – Майкоп, 2001в. – С. 225–227.

28. **Тимухин, И.Н.** Исчезающие приморские ландшафты большого Сочи // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. – Сочи, 2001г. – С. 38–40.

29. Туниев, Б.С. Основные проблемы сохранения биоразнообразия редких растений Сочинского национального парка / Б.С. Туниев, **И.Н. Тимухин** // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. – Сочи, 2001. – С. 4–21.

30. **Тимухин, И.Н.** Редкие виды растений в гербарии Адыгейского научного отделения Кавказского заповедника // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2002а. – С. 96–112.

31. **Тимухин, И.Н.** Редкие сосудистые растения Кавказского заповедника и Сочинского национального парка // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. – Новочеркасск, 2002б. – С. 39–65.

32. **Тимухин, И.Н.** Предлагаемые дополнения к списку растений Красной книги РФ // IV Международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа»,

посвященная 60-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, академика РЭА, профессора Абдурахманова Г.М. – Махачкала, 2002в. – С. 248–249.

33. **Тимухин, И.Н.** Дополнения к списку растений Красной книги РФ // Организмы, популяции, экосистемы. Мат. 4-ой науч. – практ. конф. Майкопского гос. технол. ин-та. – Майкоп, 2002д. – С. 97–99.

34. **Тимухин, И.Н.** Инвазийные виды растений Кавказского заповедника / И.Н. Тимухин, Т.В. Акатова // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. – Новочеркасск, 2002. – С. 78–84.

35. **Тимухин, И.Н.** К вопросу о систематике и распространении представителей рода *Galanthus* L. в Краснодарском крае / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. – Новочеркасск, «Дорос», 2002. – С. 9–21.

36. **Тимухин, И.Н.** Экспресс-оценка возрастной структуры ценопопуляций редких видов сосудистых растений Западного Кавказа // III Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира». – Майкоп, 2003а. – С. 104–106.

37. **Тимухин, И.Н.** Орхидеи Кавказского заповедника // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия / Под ред. Б. С. Туниева. – Сочи: Изд-во «Проспект». – 2003б. – Вып. 17. – С. 147–172.

38. **Тимухин, И.Н.** Изменения списка видов сем. Primulaceae Кавказского заповедника // Бюллетень Самарская Лука – 2004. – №15. – С. 211–213.

39. **Тимухин, И.Н.** Флора стационара «Хакудж» Сочинского национального парка // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. – Сочи, 2005. – С. 134–162.

40. **Тимухин, И.Н.** Флора сосудистых растений Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэкологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Монография. – Москва, 2006а. – С. 41–84.

41. **Тимухин, И.Н.** Редкие виды растений Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэкологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Монография. – Москва, 2006б. – С. 147–160.

42. **Тимухин, И.Н.** Материалы к флоре Фишт–Оштенского массива и Лагонакского нагорья. Аннотированный список флоры Фишт–Оштенского массива и плато Лагонаки // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Материалы ежегод. науч.–практ. конф. СНИЦ РАН. – Сочи, 2006в. – С. 214–286.

43. Акатов, ВВ. Уровень видовой полноты и потенциал инвазibility растительных сообществ: введение в проблему / В.В. Акатов, Т.В. Акатова, **И.Н. Тимухин**, Б.С. Туниев, С.Г. Чефранов. // Проблемы устойчивости экономических и экологических проблем: Региональный аспект. – Майкоп, 2007. – С. 84–100.

44. **Тимухин, И.Н.** Современное состояние ценопопуляций некоторых редких видов сосудистых растений Северо–Западного Кавказа // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. – Сочи, 2007. – С. 271–274.

45. **Тимухин, И.Н.** Дополнения к флоре сосудистых растений Кавказского

государственного природного биосферного заповедника // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Майкоп, 2008б. – Вып. – № 18. – С. 87–98.

46. **Тимухин, И.Н.** О биогеографическом статусе горы Бозтепе Лазаревского района города Сочи // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. – Сочи, 2008г. – С. 205–208.

47. **Тимухин, И.Н.** Дополнения к флоре и новые находки редких видов сосудистых растений в Краснодарском крае // Почвы и растительный мир горных территорий. Международная конференция 24–29 августа 2009 г. Институт экологии горных территорий Кабардино–Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик). Т–во научных изданий КМК. – Нальчик, 2009а. – С. 274–276.

48. **Тимухин, И.Н.** Природоохранная ценность Сочинского национального парка в сохранении редких видов сосудистых растений // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009б. – Т.11. – № 1 (3). – С. 459–461.

49. **Тимухин, И.Н.** Флора и микобиота заповедника. Сосудистые растения / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике. Труды Кавказского государственного биосферного заповедника. – Майкоп, 2009. – Вып. 19. – С. 30–31.

50. **Тимухин, И.Н.** Виды животных, растений и грибов Кавказского заповедника, включенные или рекомендуемые для включения в Красные книги. Сосудистые растения / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев, Т.В. Акатова // Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике. Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Майкоп, 2009. – Вып. 19. – С. 118–161.

51. Туниев, Б.С. Состояние изученности флоры Российской Колхиды / Б.С. Туниев, **И.Н. Тимухин** // Изучение флоры Кавказа. – Пятигорск, 2010. – С.107–108.

52. Бузунова, И.О. Род *Rosa* (*Rosaceae*) во флоре Российского Причерноморья / И.О. Бузунова, **И.Н. Тимухин** // Проблемы охраны флоры и растительности на Кавказе (Материалы юбилейной международной научной конференции, посвященной 170–летию Сухумского ботанического сада, 115–летию Сухумского субтропического дендропарка, 80–летию профессора Г.Г. Айба и 105–летию профессора А.А. Колаковского). – Сухум, 2011. – С. 113–115.

53. **Тимухин, И.Н.** Флора редких видов сосудистых растений Сочинского Национального парка // Проблемы охраны флоры и растительности на Кавказе (Материалы Международной научной конференции, посвященной 170–летию Сухумского ботанического сада, 115–летию Сухумского субтропического дендропарка, 80–летию профессора Г.Г. Айба и 105–летию профессора А.А. Колаковского. Сухум, 5–9 октября 2011). – Сухум, 2011. – С. 395–399.

54. **Тимухин, И.Н.** Горные флористические эндемы Абхазии в приграничных районах Краснодарского края // Материалы IV Международной конференции, посвященной 80–летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл. корр. РАН А. К. Темботова и 80–летию Абхазского государственного университета. – Нальчик, 2012. – С. 233.

55. Туниев, Б.С. Западный Кавказ (Сочинский национальный парк и его окрестности) / Б.С. Туниев, С.Б. Туниев, П.А. Тильба, **И.Н. Тимухин** // Изумрудная книга Российской Федерации. Территории особого природоохранного значения Европейской России. Предложения по выявлению. Ч. 1. – М.: Институт географии РАН

– 2011–2013. – С. 212–214.

56. Туниев, Б.С. Об эксклавах средиземноморской флоры в горной Северо-Западной Колхиде / Б.С. Туниев, **И.Н. Тимухин**, М.Ю. Джангиров // Сравнительная флористика: Анализ видового разнообразия растений. Проблемы. Перспективы. «Толмачевские чтения»: материалы X Международной школы–семинара под ред. С.А. Литвинской и О.Г. Барановой. – Краснодар: Кубанский гос. ун–т. – 2014. – С. 158–161.

57. **Тимухин, И.Н.** Предлагаемые дополнения к Красной книге Российской Федерации // Сборник материалов II Всероссийской научно–практической конференции с международным участием/ Ведение региональных Красных книг: достижения, проблемы и перспективы», Волгоград, 21–24 апреля 2015 г. / «Волгоградский региональный ботанический сад». – Волгоград, 2015. – С. 49–53.

58. **Тимухин, И.Н.** История создания и современное состояние гербария сосудистых растений Сочинского национального парка / И.Н. Тимухин, Р.С. Касумян // Ботанические коллекции–национальное достояние России: сб. науч. ст. Всерос. (с. междунар. участием) научн. конф., посвящ. 120–летию Гербария имени И.И. Спрыгина и 100–летию Русского ботанического общества (г. Пенза, 17–19 февраля 2015 г.). – Пенза, 2015. – С. 94–96.

59. **Тимухин, И.Н.** Биоразнообразие Сочинского национального парка и перспективных для создания (расширения) ООПТ территорий Западного Кавказа. Раздел: Биоразнообразие редких и исчезающих видов сосудистых растений Сочинского национального парка // Научные исследования редких видов растений и животных в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 2005–2014 гг. (отв. ред. Д.М. Очагов). – М.: ВНИИ Экология. – 2015б. – Вып. 4. – С. 517 – 525.

60. **Тимухин, И.Н.** Новые места находок сосудистых растений в Северо-Западном Закавказье / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Ботанический вестник Северного Кавказа, ФГБУН Горный ботанический сад ДНЦ РАН. – Махачкала, 2015. Вып. № 1. – С. 68–80.

61. **Тимухин, И.Н.** Новые находки и новые места произрастания растений на Западном Кавказе и в Западном Закавказье / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Ботанический вестник Северного Кавказа. – Махачкала, 2016б. № 3. – С. 61–74.

62. **Тимухин, И.Н.** Корректировка списка редких горных видов сосудистых растений в 3 издание Красной книги Краснодарского края // Горные экосистемы и их компоненты. Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году экологии в России и 100–летию заповедного дела в России (Нальчик, 11–16 сентября 2017 г.) / под ред. член–корр. РАН Ф.А. Темботовой. – Махачкала, 2017. – С. 70–71.

63. **Тимухин, И.Н.** Эксклавы ареалов сосудистых растений на Северном Кавказе / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Ботанический вестник Северного Кавказа. ФГБУН Горный ботанический сад ДНЦ РАН. Махачкала, 2018а. – Вып. №2. – С. 44–51.

64. **Тимухин, И.Н.** Дополнения к флоре сосудистых растений Сочинского национального парка и сопредельных территорий Сочинского Причерноморья // Сочинскому национальному парку – 35 лет. Труды Сочинского национального парка. – Сочи, 2018а. – Вып. 12. – С. 105–137.

65. **Тимухин, И.Н.** Атлас редких видов растений Сочинского национального парка и Сочинского Причерноморья / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Научные труды Сочинского национального парка. – Сочи, 2018б. – Вып. 11. – 524 с.

66. **Тимухин, И.Н.** Плейстоценовые рефугиумы высокогорной флоры в предгорьях Северной Колхиды (Краснодарский край, Сочи) / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире». – Махачкала: АЛЕФ, 2018в. – С. 201–203.

67. **Тимухин, И.Н.** Высокогорная флора Фишт–Оштенского массива и Лагонакского нагорья и ее анализ // Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности: материалы международной конференции, посвященной 130–летию Перкальского дендрологического парка (Перкальского арборетума). – Пятигорск: ПГУ, 2019а. – С. 102–105.

68. **Тимухин, И.Н.** Реликтовость высокогорной флоры изолированных вершин Фишт–Оштенского массива и Черноморской цепи / И.Н. Тимухин, Б.С. Туниев // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. – 2019. – № 2 (151). – С. 21–29.