

УДК 581.55:582.37/.39(479.224)

## Эколого-ценотический анализ видов птеридофлоры Абхазского флористического района Кавказа

Литвинская С. А., Махлин Д. А.

Кубанский государственный университет  
Краснодар, Россия  
[litvinsky@yandex.ru](mailto:litvinsky@yandex.ru), [d2222m@mail.ru](mailto:d2222m@mail.ru)

Проведен географический, экологический и ценотический анализ видов птеридофлоры, зарегистрированных на территории Абхазского флористического района Кавказа. Конспект Polypodiopsida на территории региона представлен 4 монофилетическими порядками, 8 семействами, 25 родами и 55 видами. По геоэлементам выделено 14 типов. В пределах региона произрастает 5 эндемичных видов, к локальным эндемикам относятся *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanii-christii* Fomin и *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. В экологическом отношении для птеридофлоры лимитирующим фактором является режим влажности. Мезоморфная структура характерна для 44 видов, из которых к мезофитам относится 31 вид, гигромезофитам – 13. По феноритмотипу 12 видов папоротников являются вечнозелеными, 27 видов – летнезелеными, 9 – зимнезелеными. В лесных ценокомплексах зарегистрировано произрастание 43 вида. На втором месте стоят скальные экотопы, на опушках, лугах и в криволесьях высокогорий произрастает по 21 виду. Самое большое количество птеридофлоры отмечено в смешанных (по 24), дубово-грабовых (23), буковых (22 вида), высокогорных (19) и темнохвойных (14) лесах. Скальные субстраты встречаются во всех типах растительности и горных поясах, где можно выделить несколько их типов: Могаепетрофитон, Schistopetrophyton, Petrophyton, Prato-petrophyton и Sylva-petrophyton. Рассмотрена ценотическая вариабильность и приуроченность к высотным поясам видов птеридофлоры.

**Ключевые слова:** Кавказ, Абхазский флористический район, птеридофлора, экология, география, фитоценология, классификация.

### ВВЕДЕНИЕ

Абхазский флористический район Кавказа – рефугиум древней третичной флоры, формирование которой относится к верхнему плиоцену. Растительный покров отличается мозаичностью, что зависит от многообразия орографических элементов: сложные Гагрский, Бзыбский, Кодорский, Абхазский хребты, высота отдельных вершин которых достигают до 4000 м над ур. м, обилие глубоких ущелий (Пацхирское, Юпшарское, Бзыбское и др.), долины рек Бебесыр, Анышцара, Бзыбь, Инкит сочетаются с террасным ландшафтом предгорий, заболоченными ландшафтами Колхидской приморской равнины и уникальными псаммофильными прибрежными ландшафтами урочища Мюссера. На формирование растительности влияют влажный субтропический климат (более 3000 мм осадков), высотная поясность, обилие кристаллических субстратов, мозаичность почвенного покрова. Все это привело к разнообразию экологических условий, обилию экологических ниш, формированию оригинальных, сложных по структуре и насыщенных видами, цено- и флорокомплексов. Здесь представлена древняя литоральная растительность, леса из *Pinus brutia* subsp. *pityusa* (Ten.) Holmboe, заросли ксерофитных кустарников, сложный комплекс низинных и предгорных лесов, где наиболее ярко проявляются колхидские черты. Уникальны самшитовые леса ущелий, лапиновые и ольховые леса, леса из *Quercus robur* subsp. *imeretina* (Stev. ex Woron.) Menitsky, *Q. hartwissiana* Steven, *Q. dschorochensis*, каштановые леса с *Rhododendron ponticum* L., *Hypericum xylosteifolium* (Spach) N. Robson. По северным экспозициям произрастает *Fagus orientalis* Lipsky с *Dryopteris borrieri*, *Polystichum woronowii* Fomin (Колаковский, 1961). Основными убежищами реликтов являются ущелья, где представлены «распыленные» флорокомплексы колхидского типа (Долуханов, 1938). В условиях гор доминирование переходит к лесным ценокомплексам: буковым, буково-пихтовым, еловым, насыщенными вечнозелеными и летнезелеными реликтовыми видами. В

высокогорьях представлены субальпийские криволесья и редколесья, родореты, стланики, высокотравье, субальпийские и альпийские луга и ковры. Для Абхазии характерны уникальные кальцефильные флорокомплексы, насыщенные локальными эндемиками (Адзинба, 2000) Все это способствовало концентрации в экосистемах Абхазского флористического района высокого разнообразия видов птеридофлоры.

Цель работы – выявить фитоценотическую приуроченность, экологическую и географическую структуру 55 видов растений класса Polypodiopsida на основе эколого-ценотического анализа птеридофлоры Абхазского флористического района Кавказа (Западное Закавказье).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили гербарные коллекции трех фондов: Сухумского ботанического сада (Абхазия, SUCH) гербария Ботанического института РАН (LE), данные цифрового гербария МГУ (MW) (<https://plant.depo.msu.ru/>), конспекты флор по Кавказу (Гроссгейм, 1939; Кудряшова, 2003) и Абхазии (Колаковский, 1980). Всего проанализировано 1670 гербарных образцов папоротников, произрастание которых зарегистрировано на территории Абхазии. Анализ гербарных коллекций позволил установить географическое распространение, фитоценотическую приуроченность видов в Абхазском флористическом районе. Конспект Polypodiopsida уточнен согласно современной классификации европейских птеридологов (Smith et al., 2008) с дополнением исследований отечественных ученых (Шмаков, 1999, 2009; Аскеров, 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно анализу таксономических обработок, основанных на современных филогенетических данных, конспект Polypodiopsida на территории Абхазского флористического района представлен 4 монофилетическими порядками, 8 семействами, 25 родами и 55 видами (табл. 1), что свидетельствует о высоком флористическом разнообразии – для России указывается 161 вид папоротников (Шмаков, 2000), для Кавказа – 71 (Кудряшова, 2003).

Все известные публикации по папоротникам Абхазии в основном касаются конспектов флор (Рейнгард, 1869; Альбов, 1891; Фомин, 1913; Колаковский, 1980; Кудряшова, 2003 и др.).

Сведения по экологии, географии и ценотической приуроченности папоротников в регионе весьма ограничены и разрозненны. Общей сводки по эколого-ценотическому анализу птеридофлоры исследуемого региона нет. По геоэлементам нами выделено 14 типов (рис. 1 на стр. 9).

Практически половина видов имеет широкий голарктический ареал – 23 вида, в частности: *Botrychium matricariifolium* A. Braun ex W. D. J. Koch, *Salvinia natans* (L.) All., *Adiantum capillus-veneris* L., *Cystopteris montana* (Lam.) Desv., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *Asplenium viride* Huds., *Asplenium scolopendrium* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Polypodium vulgare* L. и др. Они произрастают в Северном полушарии в Европе, Азии и Северной Америке. Среди птеридофлоры к космополитам относится 4 вида: *Botrychium lunaria* (L.) Swartz, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Asplenium trichomanes* L. На втором месте стоит разорванный европейско-кавказско-малоазийский геоэлемент – 9 видов: *Cystopteris alpina* (Lam.) Desv., *Woodsia alpina* (Bolton) S. F. Gray, *Dryopteris remota* (A. Br. ex Döll) Druce, *Dryopteris oreades* Fomin, *Dryopteris borrieri* (Newm.) Newm. ex Oberh., *Polystichum setiferum* (Forsk.) T. Moore ex Woynar, *Polypodium cambricum* L., *Polypodium interjectum* Shivas и *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br., который имеет незначительную сахалино-курильскую дизъюнкцию. Палеарктический (евразийский) ареал имеют 4 вида: *Ophioglossum vulgatum* L., *Pteris cretica* L., *Asplenium*

*ceterach* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Интересны 2 вида, распространенные в Европе и Азии, но имеющие дизъюнкции в Африке: *Asplenium adiantum-nigrum* L. и европейско-переднеазиатский с иррадиацией в Центральную Африку *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. Средиземноморский геоэлемент характерен для *Paraceterach marantae* (L.) R.M. Tryon и *Pteris vittata* L., но последний вид для Западного Закавказья является адвентиком. Интересен

Таблица 1

Таксономия Polypodiopsida (Subclass Ophioglossidae) Абхазского флористического района

Подкласс, порядок	Семейство, подсемейство	Род	Вид
1	2	3	4
Ordo Ophioglossales	<b>Ophioglossaceae</b>		
	Subfamily Ophioglossoidae	<i>Ophioglossum</i>	<i>Ophioglossum vulgatum</i> <i>Ophioglossum lusitanicum</i>
	Subfamily Botrychioideae	<i>Botrychium</i>	<i>Botrychium lunaria</i> <i>Botrychium matricariifolium</i>
Subclass: POLYPODIIDAE			
Ordo Osmundales	<b>Osmundaceae</b>		
		<i>Osmunda</i>	<i>Osmunda regalis</i>
Ordo Salviniiales	<b>Salviniaceae</b>		
		<i>Salvinia</i>	<i>Salvinia natans</i>
Ordo Polypodiales	<b>Dennstaedtiaceae</b>		
		<i>Pteridium</i>	<i>Pteridium aquilinum</i> <i>Pteridium tauricum</i>
	<b>Pteridaceae</b>		
	Subfamily Cryptogrammoideae	<i>Cryptogramma</i>	<i>Cryptogramma crispa</i>
	Subfamily Pteridoideae	<i>Pteris</i>	<i>Pteris cretica</i> <i>Pteris vittata</i>
	Subfamily Cheilanθοideae	<i>Paraceterach</i>	<i>Paraceterach marantae</i>
	Subfamily Vittariodeae	<i>Adiantum</i>	<i>Adiantum capillus-veneris</i>
	<b>Cystopteridaceae</b>		
	Subfamily Cystopterideae	<i>Cystopteris</i>	<i>Cystopteris alba</i> <i>Cystopteris fragilis</i> <i>Cystopteris montana</i>
		<i>Gymnocarpium</i>	<i>Gymnocarpium robertianum</i> <i>Gymnocarpium dryopteris</i>
	<b>Aspleniaceae</b>		
	Subfamily Asplenioidae	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium viride</i> <i>Asplenium trichomanes</i> <i>Asplenium septentrionale</i> <i>Asplenium ruta-muraria</i> <i>Asplenium adiantum-nigrum</i> <i>Asplenium woronowii</i> <i>Asplenium pseudolanceolatum</i> <i>Asplenium hermanii-christii</i> <i>Asplenium ceterach</i> <i>Asplenium scolopendrium</i>

Таблица 1 (Продолжение)

1	2	3	4	
Ordo Polypodiales	Subfamily Thelypteridoideae	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris palustris</i>	
			<i>Thelypteris limbosperma</i>	
		<i>Phegopteris</i>	<i>Phegopteris connectilis</i>	
	Subfamily Woodsioideae	<i>Hymenocystis</i>	<i>Hymenocystis fragilis</i>	
		<i>Woodsia</i>	<i>Woodsia alpina</i>	
	Subfamily Blechnoideae	<i>Matteuccia</i>	<i>Matteuccia struthiopteris</i>	
		<i>Struthiopteris</i>	<i>Struthiopteris spicant</i>	
	Subfamily Athyrioideae	<i>Athyrium</i>	<i>Athyrium filix-femina</i> <i>Athyrium distentifolium</i>	
	<b>Polypodiaceae</b>			
		Subfamily Dryopteridoideae	<i>Dryopteris</i>	<i>Dryopteris campyloptera</i> <i>Dryopteris alexeenkoana</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Dryopteris remota</i> <i>Dryopteris villarii</i> <i>Dryopteris filix-mas</i> <i>Dryopteris caucasica</i> <i>Dryopteris pseudorigida</i> <i>Dryopteris borneri</i> <i>Dryopteris oreades</i>
	<i>Polystichum lonchitis</i> <i>Polystichum woronowii</i> <i>Polystichum setiferum</i> <i>Polystichum aculeatum</i> <i>Polystichum braunii</i>			
	Subfamily Polypodioideae	<i>Polypodium</i>	<i>Polypodium vulgare</i> <i>Polypodium interjectum</i> <i>Polypodium cambricum</i>	

эндемичный компонент среди птеридофлоры. В пределах региона произрастают эндемичные виды: *Asplenium pseudolanceolatum* Fomin, *Hymenocystis fragilis* (Trev.) A. Askerov, *Dryopteris pseudorigida* (Christ.) A. Askerov, *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanii-christii* Fomin и *Dryopteris alexeenkoana* Fomin.

В экологическом отношении для птеридофлоры лимитирующим фактором является режим влажности, т.к. развитие гаметофита и гидрогамия происходят при наличии воды. Тем не менее, по гидроморфе во флоре птеридофитов рассматриваемого региона не наблюдается резких колебаний (рис. 2). Виды птеридофлоры предпочитают достаточно увлажненные экотопы. Мезоморфная структура характерна для 44 видов (87 % от всей флоры), из которых к мезофитам относится 31 вид, гигромезофитам – 13. Ксероморфная структура (сильное опушение с нижней стороны вайи, сворачиваемость и твердость вайи, развитие кутикулы) характерна для *Paraceterach marantae* (ксерофит) и *Asplenium ceterach*; *Asplenium septentrionale*, *Dryopteris villarii* (Bellardi) Wouнар ex Schinz et Thell. (ксеромезофиты) имеют адаптации, позволяющие произрастать в условиях разного режима влажности.

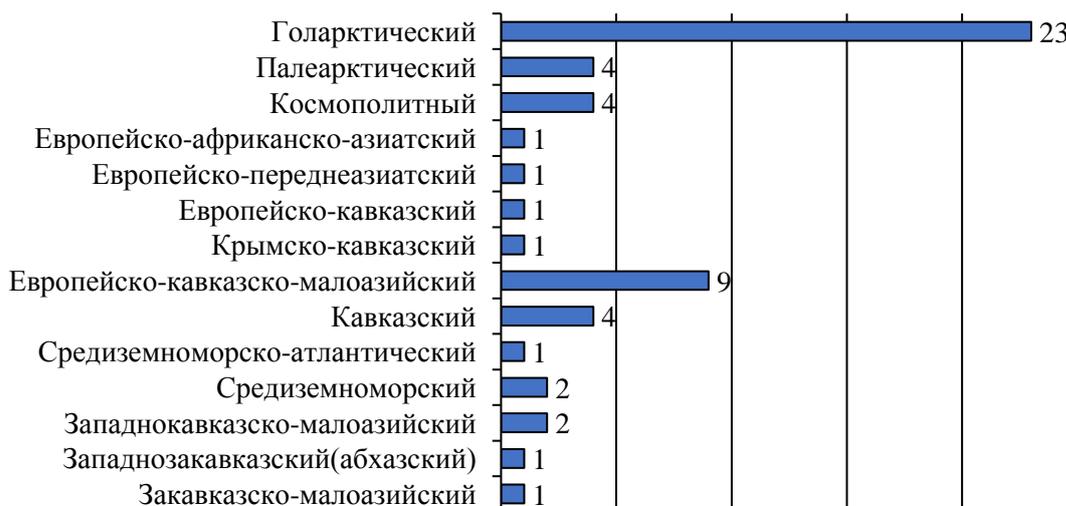


Рис. 1. Распределение птеридофлоры по геоэлементам

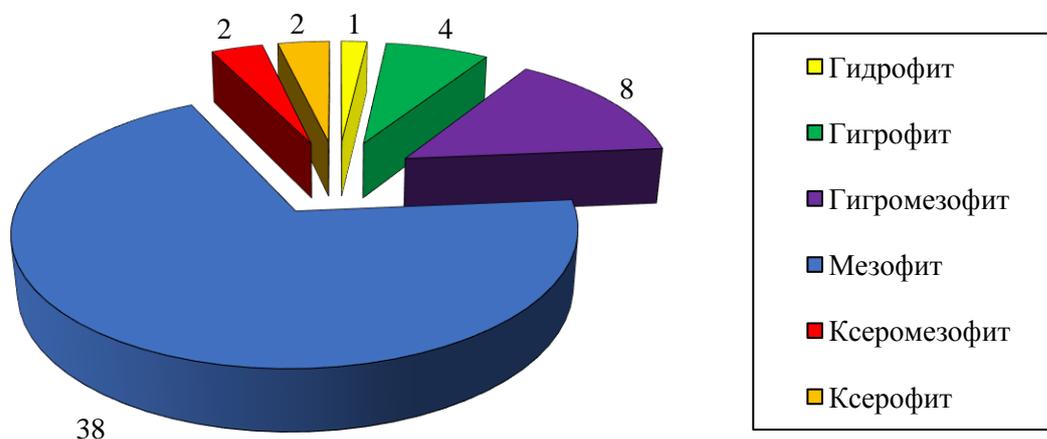


Рис. 2. Распределение птеридофлоры по гидроморфе

К гидрофитам относится водный папоротник *Salvinia natans*, к гигрофитам *Thelypteris palustris*, *Adiantum capillus-veneris* и *Osmunda regalis* L. Они произрастают на торфяных болотах, влажных лесах, болотистых лугах, кустарниковых болотах, в лиманах, в зарослях тростника и меч-травы, в ольшанниках.

Нет значительной дифференциации у птеридофлоры и по отношению к гелиоморфе (рис. 3). В целом доминируют сциофиты (26 видов): *Polypodium cambricum*, *Polypodium vulgare*, *Polystichum woronowii*, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée, *Polystichum setiferum*, *Polystichum aculeatum*, *Dryopteris borrieri*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Fuchs, *Struthiopteris spicant* (L.) F. W. Weiss, *Phegopteris connectilis* и гелиосциофиты (15 видов). Светолюбивая группа (гелиофиты и сциогелиофиты) составляют 25 % от всей птеридофлоры. Это виды, произрастающие на открытых скальных обнажениях, вырубках, опушках и выработавшие ксероморфные признаки (волоски, чешуи, восковой налёт и др.). К последним относятся *Woodsia alpina*, *Dryopteris villarii*, *Asplenium ceterach*.

Требовательность папоротников к температуре более разнообразна (рис. 4). К теплолюбивым относятся *Osmunda regalis*, *Pteris cretica*, *Adiantum capillus-veneris*, *Dryopteris remota*, *Polystichum woronowii*, *Polypodium cambricum*, к микротермам – *Cryptogramma crispa*,

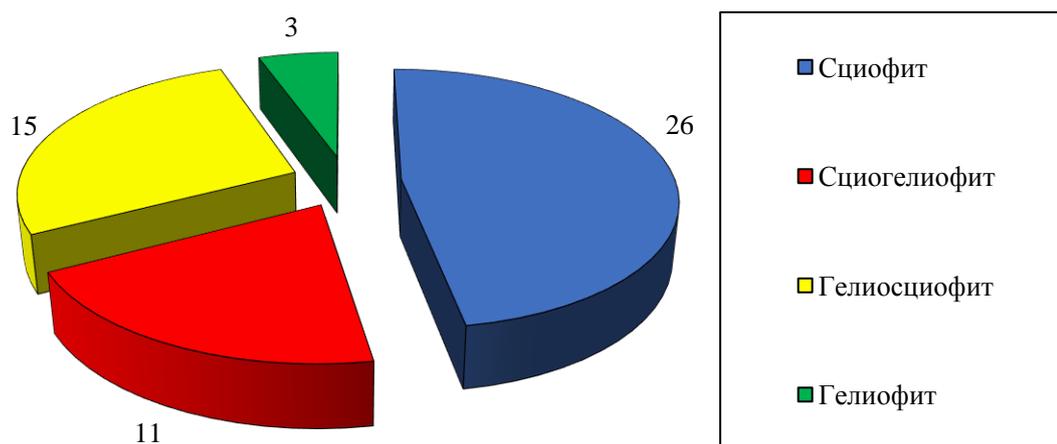


Рис. 3. Распределение птеридофлоры по гелиоморфе

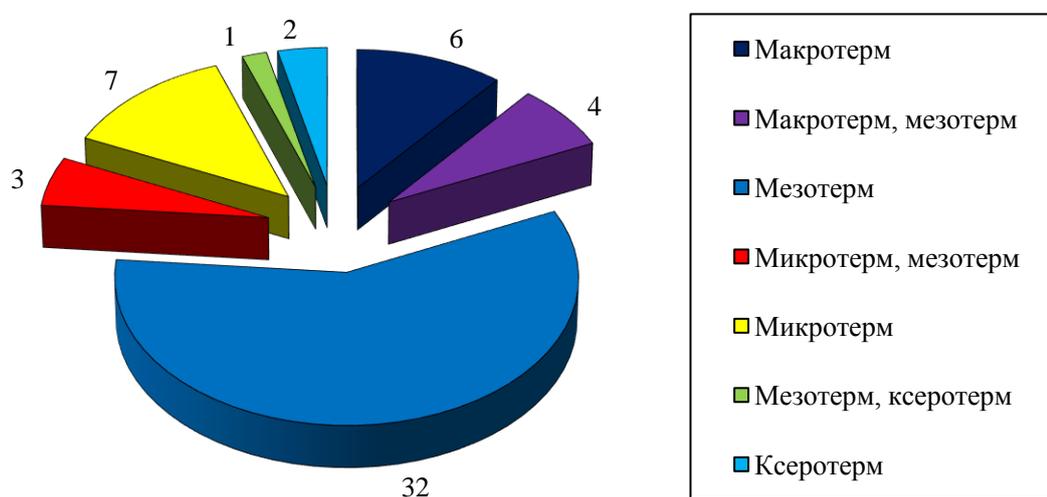


Рис. 4. Распределение птеридофлоры по термоморфе

*Cystopteris alpina*, *Cystopteris montana*, *Asplenium viride*, *Dryopteris borrieri*, *Dryopteris villarii*. Остальные виды произрастают в широком диапазоне температурного режима.

По феноритмотипу 12 видов папоротников являются вечнозелёными: *Osmunda regalis*, *Pteris cretica*, *Adiantum capillus-veneris*, *Asplenium viride*, *Polystichum lonchitis*, 27 видов – летнезелёными: *Salvinia natans*, *Cryptogramma crista*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Gymnocarpium robertianum*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium distentifolium*, *Matteuccia struthiopteris* и др., 9 – зимнезелёными: *Asplenium scolopendrium*, *Struthiopteris spicant*, *Polystichum aculeatum*, *Dryopteris campyloptera* и др., 7 – летнезимнезелёными: *Ophioglossum lusitanicum*, *Cystopteris montana*, *Cystopteris fragilis*, *Asplenium septentrionale*, *Dryopteris carthusiana* и другие (рис. 5).

По типу подземных побегов выделяются длиннокорневищные – *Osmunda regalis*, *Pteridium aquilinum*, *Pteris cretica*, *Cystopteris fragilis*, *Gymnocarpium robertianum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris palustris*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*, *Polypodium vulgare*, короткокорневищные – *Ophioglossum vulgatum*, *Botrychium lunaria*, *Botrychium matricariifolium*, *Adiantum capillus-veneris*, *Cystopteris alpina*, *Asplenium viride*,

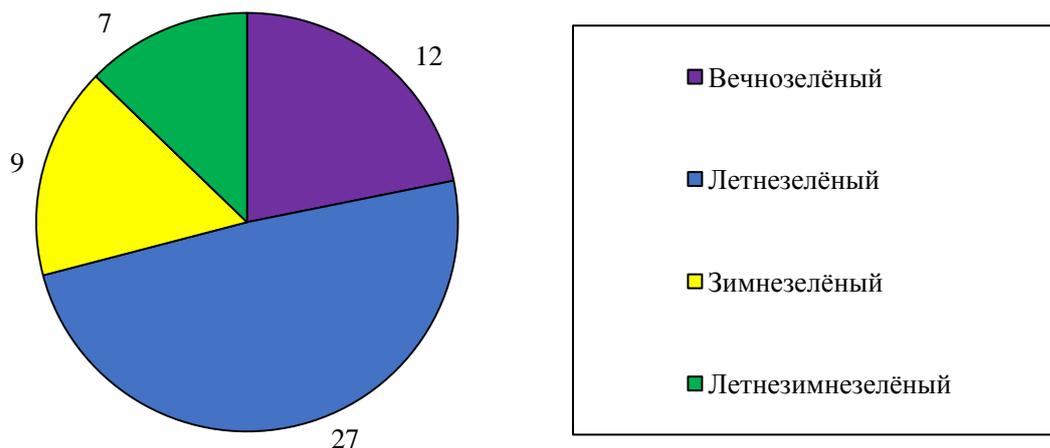


Рис. 5. Распределение птеридофлоры по феноритмотипу

*Asplenium woronowii*, *Thelypteris limbosperma* и др., а также дерновинные – *Cryptogramma crista*, *Asplenium septentrionale*, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium pseudolanceolatum*, *Asplenium ruta-muraria*, *Asplenium hermannii-christii*, *Asplenium ceterach officinarum*, *Woodsia alpina*, *Hymenocystis fragilis* (рис. 6).

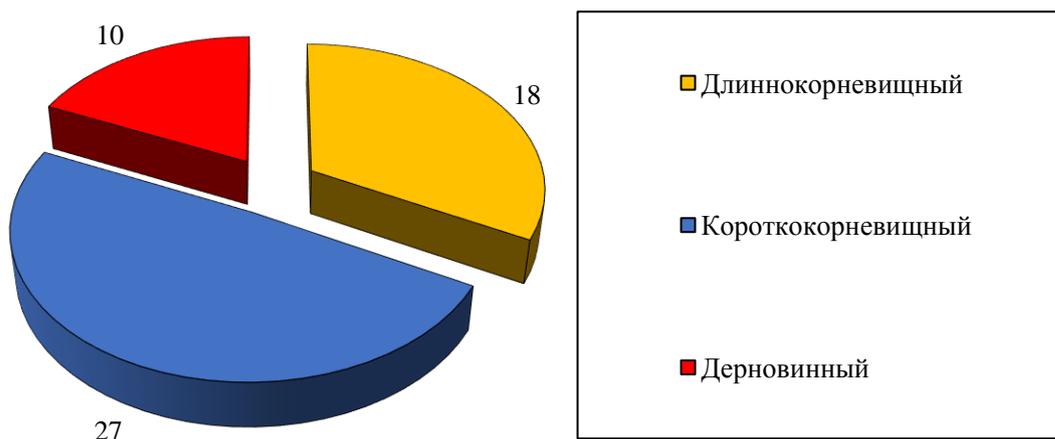


Рис. 6. Распределение птеридофлоры по типу подземных органов

Папоротники играют значительную роль в сложении растительного покрова, могут доминировать в травянистом ярусе и формировать своеобразные лесные сообщества со старушопёром, щитовником, петрофитные ценозы на высокогорных лугах, ледниковых моренах, карстовых формах рельефа. По ценоморфе папоротники относятся к петрофантам (21 вид), пратантам, маргантам, аквантам (по 1 виду), сивлантам (32), синантропофантам (1) и палюдантам (2) (рис. 7).

Анализ показал, что в лесных ценокомплексах зарегистрировано произрастание 43 вида (рис. 8). На втором месте стоят скальные экотопы, на опушках, лугах и в криволесьях высокогорий произрастает по 21 виду.

Непосредственно лесные виды (сивланты – 32 вида) не имеют четкой приуроченности к определенному типу леса и обычно произрастают в двух, трех и более лесных ценокомплексах. Самое большое количество птеридофлоры отмечено в смешанных (по 24), дубово-грабовых (23), буковых (22 вида), высокогорных (19) и темнохвойных (14) лесах (рис. 9).

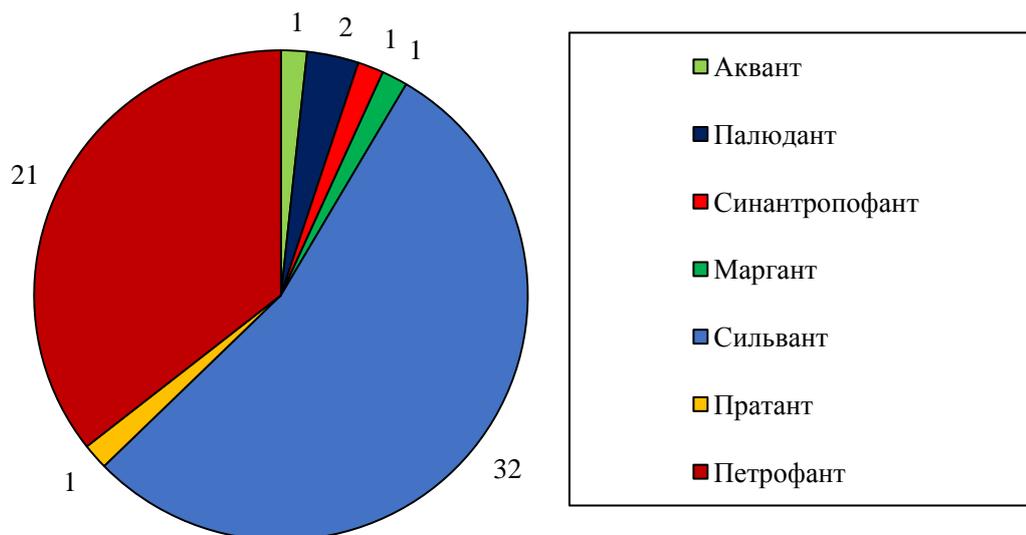


Рис. 7. Распределение птеридофлоры по ценоморфе

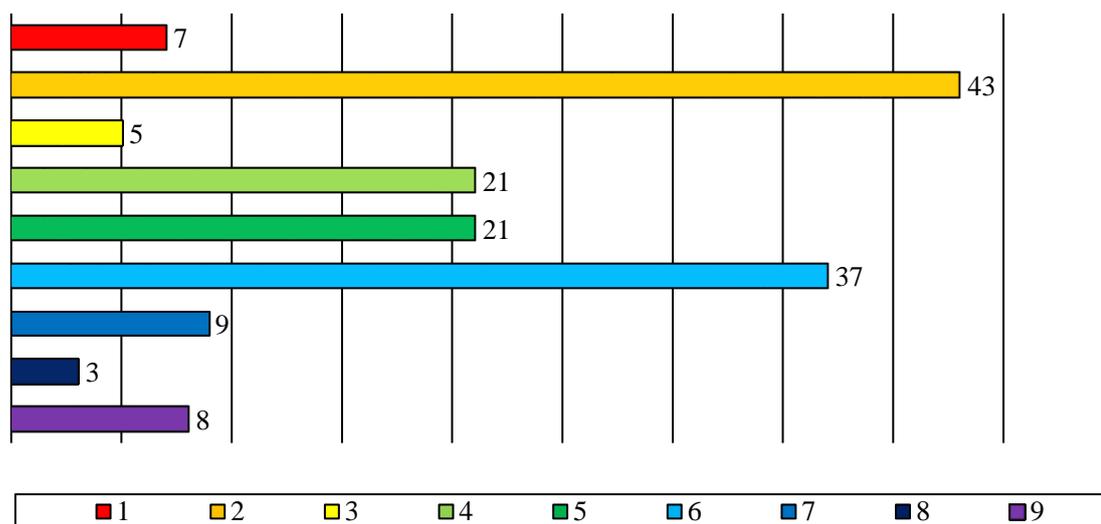


Рис. 8. Распределение птеридофлоры по местам произрастания

1 – переувлажнённые места; 2 – леса; 3 – эпифиты; 4 – опушки и кустарниковые заросли; 5 – луга и криволесье (высокогорье); 6 – скальные субстраты; 7 – каменные ограды и стены; 8 – гроты и пещеры; 9 – урбосистемы.

В самшитниках отмечены *Polypodium interjectum*, кроме этого, он зарегистрирован в смешанных и буковых лесах. В самшитниках, черноольховых, грабовых и лесах из *Quercus iberica*, черноольховых и грабовых лесах произрастает *Polypodium cambricum*. В буковых, буково-грабовых, дубово-грабовых и другие тенистые лесах, в тенистых лесах с ольхой – *Polystichum woronowii*. *Polystichum setiferum* можно встретить в сосновых, дубовых, буковых, грабовых, дубово-грабовых, каштановых, буково-липовых, самшитовых лесах, *Polystichum aculeatum* – в тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, но предпочитает грабовые, буковые сообщества, тенистые леса из лапины, субальпийские букняки. Широкий ценоотический диапазон имеет *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.,

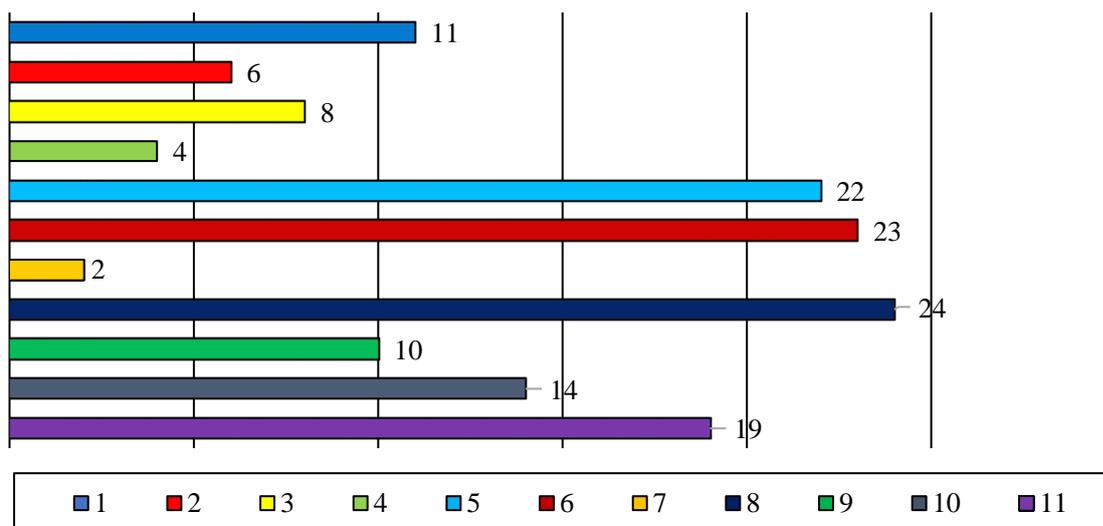


Рис. 9. Распределение птеридофлоры по типам леса

1 – ольховые, долинные; 2 – берёзовые; 3 – самшитовые; 4 – каштановые; 5 – буковые; 6 – дубовые, грабовые; 7 – колхидские; 8 – смешанные; 9 – сосновые; 10 – тёмнохвойные; 11 – высокогорные леса, криволесья.

произрастающий в тенистых широколиственных (дубовые, грабово-дубовые, буково-дубовые, буково-грабовые, березовые, каштановые), смешанных (буково-пихтовые), хвойных (пихтовые) лесах, в парковых высокогорных лесах из клена Траутветтера. *Dryopteris borrieri* приурочивается только к тенистым буковым и хвойным лесам, *Osmunda regalis*, *Thelypteris palustris* – к болотам и переувлажненным экотопам.

Значительное количество папоротников (37 видов) в качестве места произрастания выбирают скальные экотопы. Но скальная птеридофлора также весьма неоднородна. Скальные субстраты встречаются во всех типах растительности и горных поясах, где можно выделить несколько мест произрастания: каменистые морены (моренофиты – Moraenapetrophyton: *Cystopteris montana*, *Cystopteris fragilis*, *Athyrium distentifolium*, *Dryopteris oreades*), осыпи (схистофиты – Schistopetrophyton: *Cryptogramma crispa*, *Cystopteris fragilis*, *Cystopteris montana*, *Cystopteris alpina*, *Asplenium viride*, *Woodsia alpina*), скалы (эпилиты – Petrophyton: *Paraceterach marantae*, *Adiantum capillus-veneris*, *Asplenium septentrionale*, *Asplenium woronowii*, *Hymenocystis fragilis*, *Athyrium distentifolium*, *Polystichum lonchitis*), каменистые высокогорные луга (Pratopetrophyton: *Thelypteris limbosperma*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris pseudorigida*, *Dryopteris oreades*, *Botrychium lunaria*) и скальные обнажения в лесах (Sylvapetrophyton: *Polystichum setiferum*, *Polystichum brauni*, *Polypodium cambricum*, *Polypodium interjectum*, *Dryopteris pseudorigida*, *Struthiopteris spicant*, *Phegopteris connectilis*, *Asplenium scolopendrium*, *Asplenium adiantum-nigrum*, *Asplenium ruta-muraria*, *Cystopteris fragilis*, *Pteris cretica*) (рис. 10).

Отдельно выделены каменные ограды, стены заброшенных строений, которые приближаются по экологии к скальным экотопам. На разрушенных каменистых стенах зарегистрировано 10 видов. *Pteris vittata* зарегистрирован на стенке бордюра в оранжерее Сухумского ботанического сада [20.XII.1990, С. Читанова, SUCH], *Adiantum capillus-veneris* – в Пицунде, на стене старого замка [3.II.2007, М. Кожин, С. Дудов, MW], *Asplenium adiantum-nigrum*, *Asplenium ruta-muraria* L., *Asplenium ceterach*, *Asplenium hermanii-christii* (рис. 11) – на стенах Бзыбской крепости, *Polypodium interjectum* – трещины Ново-Афонского монастыря, *Asplenium scolopendrium* – в Новоафонской пещере, 1 зал у прожектора [II.2005, З. Адзинба, SUCH] и в зале грузинских спелеологов [VI.1987, З. Тинтилозов, SUCH], *Polypodium cambricum* – в Бзыбской школе на стене у дороги [26.VI.1978, З. Адзинба, SUCH].

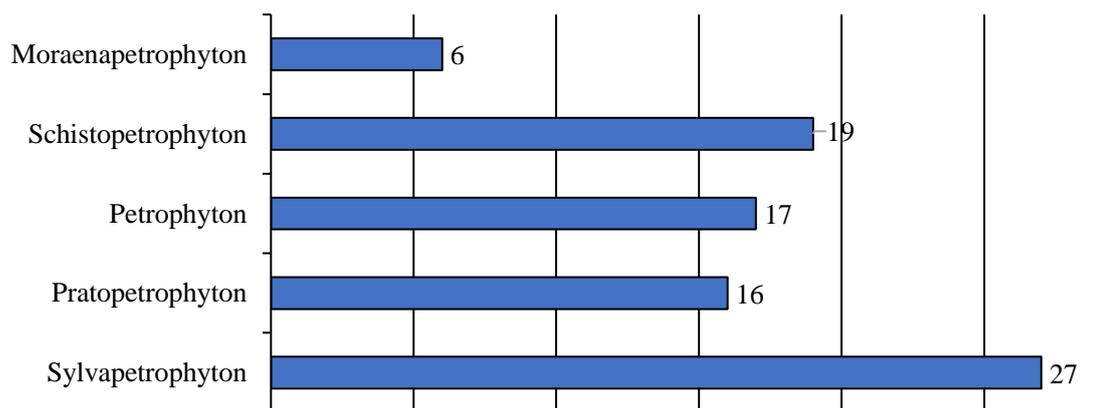


Рис. 10. Распределение папоротников по скальным экотопам

Рис. 11. *Asplenium hermannii-christii* Fomin (фото С. А. Литвинской)

Излюбленные места произрастания папоротников – ущелья, являющиеся местом концентрации третичной колхидской флоры. Можно выделить ущельную птеридофлору в особую ценолитическую группу. *Cryptogramma crista* произрастает в ущ. р. Дуаб [9.VIII.1934, А. Колаковский, SUCH], *Pteris cretica* – в Венецианском ущ. [1905, В. Маркович, MW], Маджарском ущ. [1.II.1907, Казнаков, Шелковников, LE], *Adiantum capillus-veneris* – в ущельях р. Гумиста [20.VI.1900, Б. Игнатъева, MW], р. Гагрипш [28.VII.1926, С. Петяев, SUCH], р. Беслетка [19.IV.1926, В. Малеев, SUCH], Юпшарском ущ. [16.VIII.1936, А. Колаковский, SUCH], Бзыбском ущ. [9.VI.1976, Е. Шенгелия, SUCH], ущ. р. Кодори [24.VI.1989, В. Дорофеев, SUCH], *Gymnocarpium dryopteris* – Бзыбском ущ. [25.IV.1947, В. Яброва, SUCH], ущ. р. Юпшара [26.V.1975, А. Колаковский, SUCH], *Asplenium adiantum-nigrum* – Венецианском ущ. [3.XI.1934, А. Колаковский, SUCH], ущ. р. Жуэква [16.VIII.1924, С. Григорьев, MW], ущ. р. Чхалта [VIII.1925, Захаров, SUCH], Бзыбском ущ. [18.VII.1973, А. Колаковский, SUCH], *Asplenium scolopendrium* – ущ. Холодной речки [24.VI.1989, Д. Гельтман, SUCH], ущ. р. Жуэква [1932, В. Арсеньев, MW], ущ. левого берега р. Келасури [18.V.1959, С. Липшиц, LE], ущ. Окуми [28.IX.1972, А. и В. Колаковские, SUCH], Бзыбском ущ. [27.VII.1976, Э. Габриэлян, В. Агабабян, LE], *Thelypteris limbosperma* – ущельях рек Анахомста [25.VII.1927, С. Петяев, SUCH], Чхалта [18.VIII.1933, А. Колаковский, SUCH],

Юпшара [15.VI.1976, Е. Шенгелия, SUCH], *Hymenocystis fragilis* – ущельях рек Жуэжвара [3.VII.1917, Захарова, LE], Гега [26.VII.1930, С. Петяев, SUCH], Бзыбь [21.VI.1980, А. Аскеров, SUCH], Юпшара [17.VII.1980, А. Колаковский, SUCH]) и так далее.

Только в Пацхирском ущелье произрастают *Pteris cretica* [13/26.VIII.1902, Ю. Воронов, MW, LE], *Adiantum capillus-veneris* [18.VIII.1937, Е. Победимова, LE], *Asplenium trichomanes* [18.28.VIII.1902, Ю. Воронов, LE], *Asplenium adiantum-nigrum* [15(28).VII.1911, Ю. Воронов, MW], *Asplenium scolopendrium* [12/25.VIII.1902, Ю. Воронов, LE], *Athyrium filix-femina* [12.25.VIII.1902, Ю. Воронов, LE], *Dryopteris remota* (A. Br. ex Döll) Druce [30.IX.1910, LE], *Dryopteris borrieri* [25.VII.1902, Ю. Воронов, MW], *Dryopteris villarii* [25.IX.1910, Ю. Воронов, LE], *Polystichum aculeatum* [20.VI.1902, Ю. Воронов, MW], *Polystichum woronowii* [25.IX.1910, Ю. Воронов, LE].

Некоторые папоротники отличаются высокой ценотической вариабильностью, произрастая на лугах, скальных экотопах, в лесах, ущельях. Так, *Thelipteris limbosperma* произрастает в хвойных и лиственных (каштановые, буковые, буково-грабовые, буково-пихтовые) тенистых лесах с колхидским подлеском, на опушках, в высокотравье, по окраинам болот, на субальпийских лугах, щебнистых и влажных склонах, в сообществах с *Pteris cretica* и другими папоротниками. *Cystopteris fragilis* отмечен на обнажениях осадочных и кристаллических горных пород, в трещинах сланцевых, известняковых и гранитных скал, кустарниках, лесах (грабовые, грабово-дубовые, буковые, дубовые из *Quercus petraea* и *Q. iberica*, берёзовые, сосновые, кленовые, кленово-буковые, еловые, пихтовые, пихтово-грабовые, буково-пихтовые, елово-пихтовые), в берёзовом криволесье, зарослях рододендрона кавказского, на каменистых крутых склонах, карстовых воронках, во влажных глубоких лесистых оврагах, валунах, осыпях, каменистых россыпях, ледниковых моренах, около водопадов, у родников, ключей, на стволах старых деревьев.

Птеридофлора Абхазского флористического округа Кавказа произрастает от низменности до альпийского пояса, приурочиваясь или к одному-двум горным поясам: низменность (4), нижнегорный (5), альпийский (2), альпийский-субальпийский (3 вида) или произрастают в нескольких горных поясах. Есть виды, которые встречаются в широком высотном диапазоне: от нижнего до верхнего горного пояса (12 видов), от нижнегорного до альпийского – 6 видов (рис. 12).

Проведенный поясный анализ показал, что максимальное количество папоротников связано с экосистемами высокогорий: от верхнегорного до альпийского пояса произрастает 44 вида, что подтверждает мнение о связи происхождения и видообразования современной птеридофлоры с горными регионами (Шмаков, 2000).

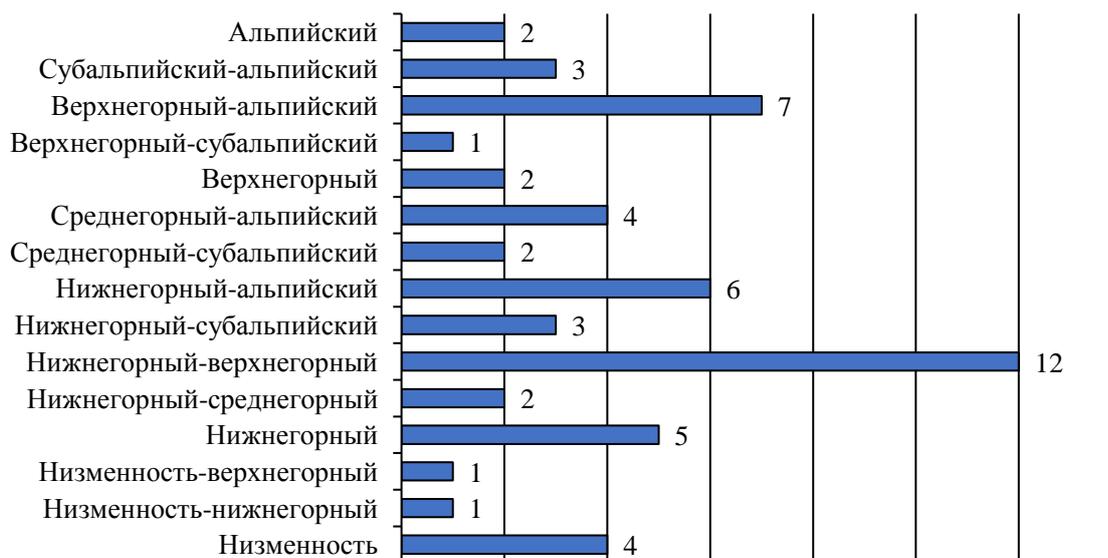


Рис. 12. Распределение видов птеридофлоры по вертикальным поясам

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Конспект Polyodiopsida Абхазского флористического округа представлен 4 монофилетическими порядками, 8 семействами, 25 родами и 55 видами, что свидетельствует о высоком разнообразии этой древней группы растений и обусловлено наличием экосистем разного возраста, сложным генезисом флоры, многообразием орографических элементов и экологических факторов. В регионе произрастает 4 локальных эндемика: *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanniichristii* Fomin и *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. По геоэлементам выделено 14 типов. В экологическом отношении для птеридофлоры лимитирующим фактором является режим влажности. По феноритмотипу 12 видов папоротников являются вечнозелёными, 27 видов – летнезелёными, 9 – зимнезелёными. В лесных ценокомплексах зарегистрировано произрастание 43 видов. В скальных экотопах выделены Moraenapetrophyton, Schistopetrophyton, Petrophyton, Prato-petrophyton и Sylvapetrophyton. Максимальное количество птеридофлоры связано с экосистемами высокогорий (44 вида).

**Благодарности.** Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам Сухумского ботанического института, канд. геогр. наук, неумолимому исследователю флоры Абхазии Зурабу Иосифовичу Адзинбе, сотрудникам Кавказского отдела гербария БИН РАН Л. В. Аверьянову, И. В. Татанову, В. В. Швановой за возможность работать с уникальными коллекциями растений.

## Список литературы

- Адзинба З. И. Известняковый эндемизм колхидской флоры // Материалы научной сессии, посвященной 90-летию А. А. Колаковского. – Сухум, 2000. – С. 28–38.
- Альбов Н. М. Абхазские папоротники // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. – 1891. – Т. 16, вып. 1. – С. 97–107.
- Аскеров А. Папоротники Кавказа. – Баку: Элм, 2001. – 244 с.
- Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 1. – Баку, 1939. – 402 с.
- Долуханов А. Г. Геоботанический очерк лесов ущелья р. Чхалты // Труды Тбилисского Ботанического института. – Т. V. – 1938. – С. 1–103.
- Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. – Москва, 1961. – 459 с.
- Колаковский А. А. Флора Абхазии. Т. 1. – Тбилиси: Мецниереба, 1980. – 211 с.
- Кудряшова Г. Л. Polyodiophyta. Конспект флоры Кавказа / [Отв. ред. А. Л. Тахтаджян, ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова]. – СПб, 2003. – С. 152–173.
- Рейнгард Л. Заметка о папоротниках Абхазии // Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете. – 1869. – Т. 1. – С. 1–5.
- Фомин А. В. Pteridophyta флоры Кавказа. – Юрьев, 1913. – 248 с.
- Шмаков А. И. Определитель папоротников России. – Барнаул: Издательство Алтайского гос. ун-та, 1999. – 108 с.
- Шмаков А. И. Папоротники России (систематика, экология, география, охрана и народнохозяйственное значение): автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 2000. – 33 с.
- Шмаков А. И. Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia, 2009. – 12 (3–4). – С. 88–148.
- Smith, A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., & Wolf P. G. Fern classification in: Ranker, T.A., & Haufler, C.H. (eds.). Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. – Cambridge, Cambridge University Press, 2008. – P. 417–467.

**Litvinskaya S. A., Makhlin D. A. Ecological and cenotic analysis of pteridoflora species registered on the territory of the Abkhazian floristic region of the Caucasus // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 5–17.**

The geographical, ecological and cenotic analysis of pteridoflora species registered on the territory of the Abkhazian floristic region of the Caucasus is carried out. In this region Polypodiopsida is represented by 4 monophyletic orders, 8 families, 25 genera and 55 species. Fourteen types of geoelements are identified there. Five endemic species grow within the region, local endemics include *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermannii-christii* Fomin and *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. In environmental terms, humidity regime is the limiting factor for pteridoflora. Mesomorphic structure is typical for 44 species, of which 31 species belong to mesophytes, 13 – to hygromesophytes. According to the phenorhythmotype, 12 species of ferns are evergreen, 27 species are summer-green, 9 are winter-green. Forty-three species were recorded in the forest. The second place is taken by rocky ecotopes: 21 species grow in forest edges, meadows, highlands. The largest number of pteridoflora was observed in mixed (24 species), oak-hornbeam (23 species), beech (22 species), alpine zone (19 species) and dark coniferous (14 species) forests. Rock substrates are found in all types of vegetation and mountain belts, where several types can be distinguished: Moraenapetrophyton, Schistopetrophyton, Petrophyton, Pratopetrophyton and Sylvapetrophyton. Coenotic variability and distribution in altitudinal belts of the types of pteridoflora is considered.

*Key words:* the Caucasus, the Abkhazian floristic region, pteridoflora, ecology, geography, phytocenology, classification.

*Поступила в редакцию 18.10.19*