ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

NATURAL SCIENCE

УДК 581.9 (479)
ББК 28.585 (531)
С 40

Сиротюк Э.А.
Доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и защиты окружающей среды экологического факультета Майкопского государственного технологического университета, тел. (8772) 55-71-71, e-mail: emiliya09@yandex.ru

Высотное распространение и эколого-фитоценотические особенности горечавковых Западного Кавказа

(Рецензирована)

Аннотация
Приводятся результаты изучения вертикального распространения горечавковых Западного Кавказа и их толерантности по отношению к основным прямодействующим экологическим факторам. Полученные данные расширяют представления об адаптивных возможностях видов и могут стать научной основой для их охраны и рационального использования.
Ключевые слова: *горечавковые, высотный пояс, высотное распространение, типы местообитаний, эколого-фитоценотическая приуроченность, экотоп.*

Sirotyuk E.A.
Doctor of Biology, Professor of Department of Ecology and Protection of Environment, Ecological Faculty, Maikop State University of Technology, ph. (8772) 55-71-71, e-mail: emiliya09@yandex.ru

High-altitude distribution and ecological-phitocenotic features of gentians in the Western Caucasus

Abstract
The paper discusses the results of studying the vertical distribution of gentians in the Western Caucasus and their tolerance in relation to the major direct-action environmental factors. The obtained data expand knowledge of adaptive potentialities of species and can become a scientific basis for their protection and rational use.
Keywords: *gentians, high-altitude belt, high-altitude distribution, types of habitats, ecological-phitocenotic timing relationships, ecotope.*

Введение

Семейство горечавковых (*Gentianaceae* Juss.) является одной из наиболее интересных в теоретическом и практическом отношениях, но мало изученных групп растений Западного Кавказа. В современную геологическую эпоху семейство имеет огромный дизъюнктивный ареал, который мог сформироваться только на протяжении длительного времени. В нем насчитывается около 80 родов и более 1000 видов, приуроченных, преимущественно, к горным областям северного полушария. В южном полушарии встречаются представители родов *Centaurium* Hill [1], *Gentianella* Moench [2], *Gentiana* L. [3].

Горечавковые являются доминантами и эдификаторами в высокогорных сообществах Центральной Азии (Растения Центральной Азии, 2002), однако в горных системах других регионов мира они не играют значительной роли в сложении фитоценозов, их популяции обычно малочисленны, встречаемость и обилие видов невелики.

Многие горечавковые отличаются широкой амплитудой в отношении высотного распространения. Так, *Gentiana verna* L. встречается в Европе от равнины до нивального пояса [4]. *Gentiana karelinii* Griseb., *G. tenella* Rottb. (= *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyokuni) и *Gentiana falcata* Turcz. (= *Comastoma falcatum* (Turcz.) Toyokuni) произрастают в Западном Тянь-Шане от предгорий до альпийских высот [5]. В то же время некоторые виды семейства строго приурочены к тому или иному высотному поясу. Например, *Gentiana lagodechiana* (Kusn.) Grossh. встречается в Дагестане только в среднем горнолесном поясе [6], а представители родов *Blackstonia* Huds. и *Centaurium* приурочены к предгорьям и низкогорьям. На Памире представители семейства отмечены исключительно в высокогорьях [7].

Цель работы: изучение особенностей современного высотного распространения и эколого-ценотической приуроченности западно-кавказских видов семейства горечавковых.

Состояние вопроса

Территория Западного Кавказа, характеризующаяся исключительным разнообразием природных ландшафтов, является достаточно обособленной от остальных частей Кавказа. Географическое положение, высокая степень расчлененности, сложное геологическое строение и значительное распространение известняковых пород, создают на Западном Кавказе условия, способствующие местному формообразованию, развитию эндемизма, сохранению реликтовых видов в рефугиумах и формированию географических и экологических викариантов.

В регионе выделяются два типа поясности: Кубанский и Колхидский. Кубанский тип поясности характерен для северных склонов западной части Главного Кавказского хребта (ГКХ). Эта территория по общей структуре вертикальной поясности растительности, более чем другие, сходна с Карпатами, Альпами и иными горными странами океанического типа; при этом она, благодаря более высоким абсолютным отметкам, имеет лучшее развитие альпийского пояса.

Структура Кубанского типа поясности рассмотрена нами на примере долины реки Теберда [8]:

1. Лесостепной пояс – до 500 (600) м над ур.м.
2. Пояс дубовых и дубово-грабовых лесов – 500 (600)-900 (1000) м над ур.м.
3. Пояс буковых лесов – 900 (1000)-1400 м над ур.м., выражен слабо.
4. Пояс темнохвойных лесов (*Picea*+*Abies*+*Fagus*) – 1200 (1400)-2220 м над ур.м. Здесь же встречаются большие «острова» сосновых лесов.
5. Субальпийский пояс из комплекса криволесий, редколесий, зарослей рододендрона и высокотравных лугов. На северных склонах полоса субальпийских лугов часто выпадает, и криволесья переходят в альпийские формации – 1800-2300 (2500) м над ур.м.
6. Альпийский пояс из комплекса кустарничков, низкотравных лугов, ковров и скальных сообществ – 2500 (2600)-2800 (3200) м над ур.м.
7. Нивальный пояс «вечных» снегов и ледников.

Колхидский тип поясности выражен в юго-восточной части южного макросклона, где ГКХ имеет в регионе максимальные высоты. Он рассмотрен нами на примере бассейна р. Бзыбь [9]:

1. Пояс с приморской растительностью до 100 (300) м над ур.м.
2. Пояс субтропических лесов – 300-600 м над ур.м.
3. Пояс буковых лесов – 600-1200 м над ур.м.
4. Пояс буково-темнохвойных лесов от 1600-1700 до 1800-1900 м над ур.м., бе-

резняков и высокотравья шириной 100-150 м.

5. Пояс субальпийских или гемиксерофильных среднетравных лугов и кустарников – от 1900-2000 до 2300 м над ур.м.

6. Пояс альпийских (эукриофильных) низкотравных лугов – до 2600-2700 м над ур.м.

7. Субнивальный и нивальный пояса – выше 3500 м над ур.м.

Как видно, последовательность смены высотных поясов на южном макросклоне ГКХ такая же, как и на северном, но границы поясов существенно ниже, поскольку здесь теплее и влажнее. Отмеченные закономерности высотного распределения растительности на Западном Кавказе носят самый общий характер. Поясность часто нарушается, что обусловлено не только естественными причинами (сложной орографией, микроклиматическими и почвенными условиями, влиянием экспозиции и крутизны склонов), но и деятельностью человека.

Наиболее полные сведения по экологии горечавковых, произрастающих в западной части Кавказа, содержатся во флорах и определителях [1, 10-13]. Другие литературные сведения о высотном распространении и эколого-ценотических особенностях горечавковых являются разрозненными и не всегда точными.

Материалы и методы исследования

Анализ высотного распространения видов горечавковых на Западном Кавказе проведен нами на основе изучения литературных источников, гербарных коллекций Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Главного ботанического сада РАН (MHA), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Московского педагогического государственного университета (MOSP), ВНИИ лекарственных растений (MOSM), Кубанского государственного аграрного университета (KBAI), Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова (CSR), Адыгейского государственного университета (MAY), Майкопского государственного технологического университета, Национального музея Республики Адыгея, Института ботаники АН Абхазии и собственных исследований.

Описание свойств экотопов выполнено по методике С.А. Дыренкова [14] (1984). Для каждого местообитания изучены топологические условия: высота над ур.м., положение местообитания в рельефе, экспозиция склона, каменистость и доля обнаженной почвы, характер материнской горной породы, гранулометрический и химический состав почвы. Химический анализ почв проведен согласно методическим указаниям Е.В. Аринушкиной [15] (1970), гранулометрический состав – по Н.А. Качинскому [16] (Практикум …, 1980).

Результаты исследования и их обсуждение

Флора горечавковых Западного Кавказа включает 30 видов (65,2% от числа кавказских видов), относящихся к восьми родам (100% от числа кавказских родов): *Blackstonia*, *Centaurium*, *Comastoma* (Wettst.) Touokuni, *Gentiana*, *Gentianella*, *Gentianopsis* Ma, *Lomatogonium*, *Swertia* [17].

Представители семейства встречаются в регионе во всех высотных поясах [18]. В предгорьях нами выявлено 12 видов семейства (40% от общего числа видов) из четырех родов: *Blackstonia*, *Centaurium*, *Gentiana* и *Gentianopsis* (табл. 1). *Blackstonia perfoliata* и виды *Centaurium* – обитатели приморской полосы южного макросклона, проникающие по долинам рек в зону дубовых и дубово-грабовых лесов. На влажных песках в приморской полосе встречается и *Gentiana pneumonanthe.*

Таблица 1

Высотное распространение видов горечавковых на Западном Кавказе

Высотный пояс	Верхние границы, м	Названия видов	Число видов	
			абс.	%
I. Предгорный (лесостепной и приморская полоса)	600-800 (1500)	*Blackstonia perfoliata, Centaurium anatolicum, C. erythraea, C. meyeri, C. pulchellum, C. tenuiflorum, C. uliginosum, Gentiana bzybica*, G. cruciata, G. paradoxa*, G. pneumonanthe, Gentianopsis blepharophora*	12	40,0
II. Горный лесной			12	40,0
1. Нижний (буковых лесов)	1200-1400 (1500)	*Gentiana bzybica*, G. cruciata, G. kolakovskyi*, G. paradoxa*, Gentianopsis blepharophora*	5	6,7
2. Верхний (хвойных лесов)	1800-2000 (2300)	*Gentiana bzybica*, G. cruciata, G. pyrenaica, G. kolakovskyi*, G. paradoxa*, G. septemfida, G. schistocalyx, Gentianella amarella, G. promethea*, Gentianopsis blepharophora, Lomatogonium carinthiacum, Swertia iberica**	12	40,0
III. Высокогорный			21	70,0
1. Субальпийский	2200-2300 (2500)	*Gentiana aquatica, G. angulosa*, G. cruciata, G. pyrenaica, G. kolakovskyi*, G. nivalis, G. oschtenica*, G. paradoxa*, G. rhodocalyx*, G. schistocalyx, G. septemfida, G. vittae*, Gentianella amarella, G. biebersteinii*, G. promethea*, G. umbellata*, Gentianopsis blepharophora, Lomatogonium carinthiacum, Swertia iberica**	19	63,3
2. Альпийский (включая субнивальную полосу)	2700-2900 (3200)	*Comastoma dechyanum*, Gentiana aquatica, G. angulosa*, G. pyrenaica, G. nivalis, G. oschtenica*, G. septemfida, G. vittae*, Gentianella direnkovii *, G. biebersteinii*, G. promethea*, G. umbellata*, Lomatogonium carintihiacum, Swertia iberica**	14	46,7

Примечание: значком «*» отмечены кавказские эндемичные виды.

В предгорном поясе также представлены *Gentiana bzybica*, *G. cruciata* и *G. paradoxa*, довольно пластичные в отношении высотного распространения. Так, *Gentiana bzybica*, приуроченная к трещинам известняковых скал ущелий р. Бзыбь и ее притоков, от предгорных лесов доходит до верхнего горнолесного пояса. *Gentiana*

paradoxa в широколиственных лесах на скальных экотопах поднимается почти от уровня моря до субальпийского пояса. *Gentiana cruciata* встречается, кроме предгорий, в лесных поясах и в субальпике. В светлых предгорных лесах встречается и *Gentianopsis blepharophora*, который является экологически пластичным видом во многих отношениях.

В горнолесных поясах встречаются 12 видов семейства (40% от общего числа видов), в том числе в нижнем горнолесном поясе – пять видов (41,7% от числа лесных видов) и в верхнем – 12 видов (100% от числа лесных видов). Почти все они типично лесные виды. Исключение составляют высокогорные *Gentiana pyrenaica* и *G. septemfida*, которые иногда произрастают на лесных полянах, а также *Lomatogonium carinthyacum*, предпочитающий условия субальпики, но на холодных и бесконкурентных местообитаниях единично опускающийся ниже. Из-за снижения верхней лесной границы в субальпийском поясе в высокотравье можно встретить *Gentiana schistocalyx*.

В высокогорьях произрастает 21 вид горечавковых (70% от общего числа видов), в том числе в субальпийском поясе – 19 видов (95% от числа высокогорных видов), в альпийском – 14 видов (66,7% от числа высокогорных видов). Здесь отсутствуют представители родов *Blackstonia* и *Centaurium*. *Comastoma dechyanum* отмечен только в альпике. Наибольшее число видов в субальпийском поясе вполне объяснимо. Субальпийский пояс, который находится между лесным и альпийским поясами, включает пограничные виды обоих поясов растительности («эффект опушки»). Здесь встречаются по шесть типичных лесных и альпийских видов и семь видов, отдающих предпочтение субальпийскому поясу (*Gentiana rhodocalyx, G. vittae, Gentianella amarella, G. bieberstteinii, G. promethea, G. umbellata, Lomatogonium carinthiacum*). В субальпийском поясе доля эндемичных видов самая высокая – 10 видов из 13 (76,9%).

Альпийские растения опускаются на прохладных или слабоконкурентных местообитаниях в субальпийский пояс, а лесные виды на теплых склонах идут выше. Так, на г. Ятыргварта на более влажных северных склонах на высоте 2700 м над ур.м. сверция грузинская произрастает в составе альпийских пустошных ивовых кобрезников. В них сплошной гипново-лишайниковый покров и обильное участие *Salix karbekensis* A. Skvorts. Очень активна в освоении новых высотных поясов и нетипичных для нее местообитаний *Gentiana septemfida*. Представляет также интерес высотное поведение *Gentianella amarella*. В горах Европы вид встречается от равнины до субальпийского пояса [19], а на Западном Кавказе ниже верхнего горнолесного пояса не отмечен.

Горечавковые встречаются в регионе в 36 элементарных местообитаниях, которые объединены нами в четыре типа: 1 тип – лесные местообитания; 2 тип – сухие открытые местообитания; 3 тип – влажные открытые местообитания; 4 тип – сорные местообитания [18]. Некоторые типы местообитаний разделены на подтипы. Кроме того, для характеристики типа местообитания выделены виды, которые могут быть использованы в качестве диагностических (более 50% постоянства в данном типе и отсутствие или низкое постоянство в других). Например, диагностическими видами лесных местообитаний являются *Gentiana bzybica*, *G. cruciata*, *G. kolakovskyi*, *G. paradoxa*, *Gentianopsis blepharophora* и др.

В типе лесных местообитаний выделено четыре подтипа:

1) лесные (дубовые и дубово-грабовые, буковые, пихтовые, сосновые леса);

2) полулесные или кустарниковые (поляны, опушки, вырубки, кустарниковые заросли, родореты, криволесье);

3) влажные лесные (ключи, берега ручьев, каменистые наносы, галечник);

4) скально-осыпные лесные (отвесные скалы, осыпи, каменистые места).

В первом подтипе отмечено 12 видов из 19 видов типа (63,2%). Они представляют все роды, кроме *Comastoma* и *Lomatogonium*. Второй подтип объединяет все виды типа.

Третий и четвертый подтипы значительно обеднены. Их представляют, соответственно, три-пять видов данного типа (15,8% и 26,3%). Как видим, полулесные местообитания наиболее богаты видами семейства. Всего в лесных местообитаниях представлено 19 видов (63,3%) из всех родов, кроме рода *Comastoma*.

Диагностическими видами сухих открытых местообитаний являются *Comastoma dechyanum*, *Gentiana angulosa*, *G. oschtenica*, *Gentianella direnkovii* и др. В данном типе местообитаний выделено три подтипа:

1) луговые (низкогорные разнотравные луга, низкогорные остепненные луга, субальпийские луга, альпийские луга, пустоши, травянистые склоны);

2) каменистые (щебнисто-осыпные места, задерненные скалы и осыпи, морены);

3) ковровые.

Наиболее широко освоены местообитания в подтипе луговых (21 вид из 24 видов типа – 87,5%). На каменистых местообитаниях встречаются десять видов (33,3%), на альпийских коврах – пять (20,8%). Таким образом, самыми богатыми по числу осваивающих их видов являются луговые местообитания.

В типе влажных открытых местообитаний представлены затапливаемые луга, песчано-галечные наносы, влажные овраги, засоленные и загипсованные места, болота и болотистые места, ключи и берега ручьев. На влажных открытых местообитаниях отмечено 16 видов семейства (53,3%), кроме представителей родов *Comastoma, Gentianella* и *Gentianopsis*. Диагностическими видами данного типа местообитаний являются *Blackstonia perfoliata, Centaurium meyeri*, *C. tenuiflorum*, *C. uliginosum*, *Gentiana nivalis*, *G. pneumonanthe* и др. Больше всего видов отмечено на влажных лугах, по берегам ручьев и возле ключей.

Некоторые представители рода *Centaurium* произрастают на почвах, содержащих соль или гипс (*C. meyeri*, *C. pulchellum*, *C. uliginosum*). Эта способность, видимо, свойственна многим видам рода. Например, эндемичный испанский вид *Centaurium triphyllum* (W.L.E. Schmidt) Melderis растет только на гипсоносных почвах [20].

Сорные местообитания (обочины дорог, свалки, поля, межи, пустыри) освоены только тремя видами из рода *Centaurium* (*C. erythraea, C. pulchellum, C. tenuiflorum*) и *Blackstonia perfoliata* (16,7%). Из горечавковых региона наиболее пластичными в отношении освоения различных местообитаний являются *Centaurium erythraea* и *C. pulchellum* (встречаются во всех типах местообитаний), *Gentiana aquatica*, *G. pyrenaica*, *G. schistocalyx*, *G. septemfida* и *Swertia iberica* (отсутствуют только в типе сорных местообитаний). Это свидетельствует о широкой толерантности этих видов к целому комплексу факторов среды. Однако при этом они могут иметь некоторые предпочтения. Так, *Centaurium erythraea* наиболее обилен в травостое влажных заливных лугов. Следует отметить, что среди западно-кавказских горечавковых не отмечены виды, вступающие в форические взаимоотношения с другими растениями, как, например, *Comastoma falcatum*, который на Центральном Тянь-Шане поселяется на криофильных подушечниках [21].

Виды семейства встречаются в составе самых разнообразных растительных сообществ. По фитоценотической приуроченности они группируются следующим образом: 1) лесные; 2) луговые; 3) литофильные; 4) болотные (рис. 1).

Абсолютное большинство горечавковых (60%) являются луговыми видами. Они представляют все роды, кроме *Gentianopsis*. Многие из них произрастают в составе альпийских ковров и на щебнисто-осыпных местах, особенно в стадии их закрепления (*Gentiana angulosa*, *G. pyrenaica*, *Gentianella biebersteinii* и др.). *Gentiana oschtenica* иногда является доминантом луговых и ковровых сообществ [22], а *Gentiana septemfida* и *G. pyrenaica* относятся к числу основных дерновообразователей в низкотравных альпийских осочниках [23].

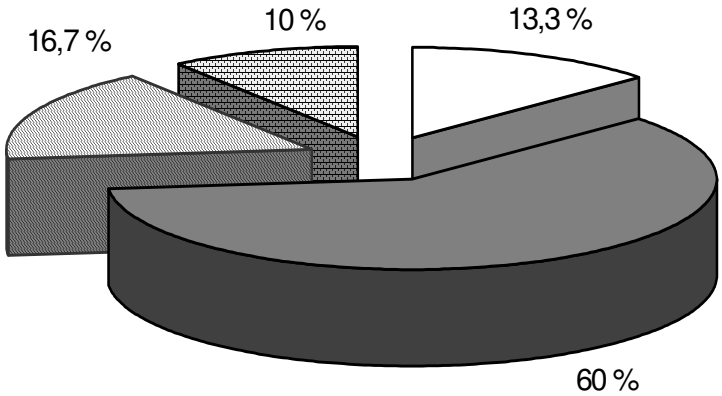

Рис. 1. Фитоценотическая приуроченность горечавковых Западного Кавказа

– лесные;
– луговые;
– литофильные;
– болотные.

Лесные виды горечавковых произрастают в регионе и на лугах. Например, *Sweria iberica*, которая характеризуется строгой привязанностью к влажным местам, практически не знает высотных ограничений в своем распространении и произрастает в составе высокогорных сообществ – в пустошных ивовых кобрезниках, на осоковых лугах, осоко-пушициевых малокочковатых мелких болотцах и др. *Gentiana schistocalyx* часто встречается на исследуемой территории в субальпийском высокотравье на юго-восточных или юго-западных склонах, формируя нормальные жизнеспособные популяции. Такие луговые местообитания являются остаточными для вида, появившимися в результате снижения верхней границы леса.

На скальных известняковых экотопах произрастают лесные (*Gentiana bzybica*, *G. kolakovskyi*, *G. paradoxa*) и высокогорные горечавки (*G. rhodocalyx* и *G. vittae*). *Gentiana bzybica* поселяется только на отвесных скалах (теневых и освещенных, сочащихся и несочащихся), *G. kolakovskyi* и *G. paradoxa* – в трещинах скал и на каменистых местах в лесном поясе, а *Gentiana rhodocalyx* и *G. vittae* также обитают на каменистых местах, но в уже сомкнутых луговых ценозах высокогорий [24].

К типичным лесным сообществам приурочены четыре вида, в том числе два вида рода *Gentiana* (*G. cruciata* и *G. schistocalyx*), *Gentianopsis blepharophora* и *Swertia iberica*. При этом *Gentiana cruciata* и *Gentianopsis blepharophora* преимущественно распространены в полулесных сообществах, а *Gentiana schistocalyx* и *Swertia iberica* – типичные обитатели лесов, выходящие иногда за их пределы в высокогорья.

В болотных сообществах встречаются три вида горечавковых (10%), два из них (*Centaurium uliginosum* и *Gentiana pneumonanthe*) – по окраинам низкогорных болот, один (*Gentiana nivalis*) – на верховых ключевых осоко-гипновых болотцах.

На основе анализа литературных источников по составу и свойствам почв региона и результатов собственных исследований, с использованием шкал Е. Ландольта [25] нами выявлены экологические предпочтения видов семейства в отношении свойств экотопов. Полученные результаты свидетельствуют о большом диапазоне толерантно-

сти видов семейства к факторам среды (рис. 2). Среди горечавковых Западного Кавказа по отношению к интенсивности солнечной радиации мы выделили четыре группы: 1) светолюбивые (гелиофиты); 2) светолюбивые, но теневыносливые (сциогелиофиты); 3) тенелюбивые, но световыносливые (гелиосциофиты); 4) тенелюбивые (сциофиты).

Большинство видов горечавковых региона (76,7%) – светолюбивые растения (рис. 2L). Чуть больше половины из них хорошо переносят тень (52,2%). Эти виды лучше растут и развиваются при полной освещенности (или близкой к ней), но из-за конкуренции и других факторов среды адаптируются и к слабому освещению. К тенелюбивым растениям относятся *Gentiana bzybica*, *G. kolakovskyi* и *G. paradoxa*, которые на свету произрастают в условиях значительно более слабой конкуренции. *Gentiana cruciata*, *G. schistocalyx*, *Swertia iberica* и *Gentianopsis blepharophora* чаще произрастают в полутени и реже – на освещенных местах. *Gentiana septemfida* более светолюбива, чем *G. cruciata*, *G. pneumonanthe* и *G. schistocalyx*.

Следует также отметить, что *Swertia iberica* – чрезвычайно пластична в отношении освещенности. В регионе она часто встречается в составе фрагментарных группировок из альпийских растений, поднимаясь на высоту около 2800 м над ур.м. (например, на Трю-Ятыргвартинском массиве). При этом изменяются не только высота и общий габитус растения, но и некоторые особенности размножения и возобновления ценопопуляций.

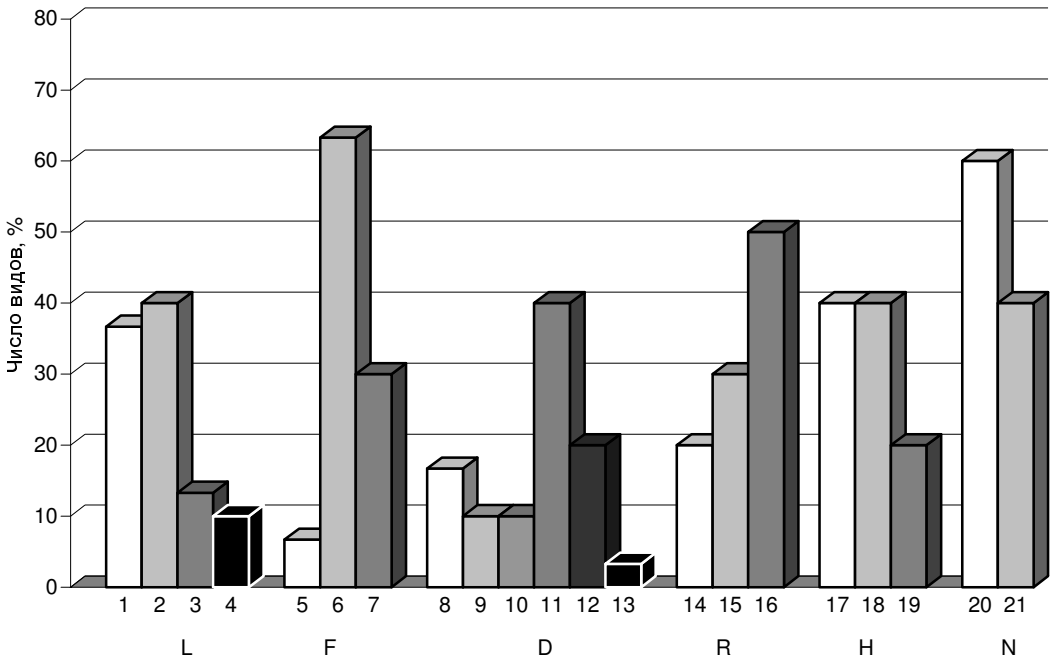

Рис. 2. Распределение горечавковых по отношению к условиям местообитаний:
L – освещенность: 1 – гелиофиты, 2 – сциогелиофиты, 3 – гелиосциофиты, 4 – сциофиты;
F – влажность почвы: 5 – сухие, 6 – от умеренно сухих до умеренно влажных, 7 – влажные;
D – дисперсность почвы: 8 – скалы, 9 – осыпи, насыпи, галечник, песок, 10 – супесчаные, 11 – суглинистые, 12 – глинистые или торфянистые, 13 – любой субстрат;
R – реакция почвы: 14 – кислые, 15 – слабокислые, 16 – основные;
H – содержание гумуса: 17 – многогумусные, 18 – среднегумусные, 19 – малогумусные;
N – богатство почвы: 20 – бедные, 21 – от умеренно-бедных до умеренно-богатых

Горечавковые Западного Кавказа отличаются отношением к влажности почвы. Они встречаются в трех типах местообитаний: сухих, от умеренно сухих до умеренно влажных, влажных (рис. 2F). Большинство видов (63,3%) встречается на почвах, имеющих различные значения влажности: от умеренной сухости до умеренной влажности (мезофиты). При этом *Comastoma dechyanum*, *Gentiana angulosa*, *G. aquatica*, *G. pyrenaica* и *G. oschtenica* являются психрофитами. В холодный период времени высоко в горах они испытывают недостаток влаги из-за физиологической недоступности почвенной воды при низких температурах.

Настоящие ксерофиты среди горечавковых региона не выявлены. *Gentiana cruciata* и *Gentianella amarella* предпочитают сухие почвы, но это несколько ксерофитизированные мезофиты (ксеромезофиты). Представители родов *Blackstonia*, *Centaurium*, *Lomatogonium* и *Swertia*, *Gentiana nivalis* и *G. pneumonanthe* приспособлены к жизни в избыточно увлажненных местообитаниях (гигрофиты). *Blackstonia perfoliata, Centaurium erythraea*, *C. pulchellum*, *Gentiana pneumonanthe*, *Gentianopsis blepharophora* и *Lomatogonium carinthyacum* встречаются на почвах с переменной влажностью: после выпадения дождей они становятся влажными, после сухого периода – сухими.

Приуроченность видов горечавковых региона к почвам того или иного гранулометрического состава показана на рисунке 2D. Виды встречаются на скалах, осыпях, насыпях, галечнике, приморском песке, на супесчаных, суглинистых, глинистых и торфянистых почвах. Большинство видов (33,3%) предпочитает разности суглинистых почв. Наиболее пластичным в отношении дисперсности субстрата является *Gentianopsis blepharophora*, а наименее – *Gentiana bzybica*, которая обитает только в трещинах отвесных известняковых скал. Узколокальные эндемики – *G. kolakovskyi*, *G. paradoxa*, *G. rhodocalyx* и *G. vittae*, кроме скал, произрастают на маломощных супесчаных почвах. Осыпно-галечно-насыпными видами, обитающими также на приморских песках и солонцеватых почвах, являются *Centaurium meyeri* и *C. tenuiflorum*.

Виды рода *Gentianella* предпочитают суглинистые почвы, но иногда встречаются на структурных, почти мелко-песчано-пылеватых, достаточно хорошо проветриваемых легких глинах (*Gentianella amarella* и *G. biebersteinii*). *Centaurium anatolicum* и *C. erythraea* отдают предпочтение суглинкам, *C. pulchellum* – глинам, а *C. uliginosum* – торфянистым почвам. *Gentiana pneumonanthe*, *G. schistocalyx* и *Swertia iberica* распространены преимущественно на глинистых почвах тяжелого механического состава.

Comastoma dechyanum и некоторые альпийские горечавки – *Gentiana angulosa, G. nivalis*, а также *Lomatogonium carinthiacum* встречаются, в основном, на горно-луговых маломощных альпийских почвах с преобладанием пылевато-песчаных фракций. Другие высокогорные горечавки, более пластичные в широтном и высотном отношениях – *Gentiana aquatica*, *G. pyrenaica* и *G. septemfida*, предпочитают структурные суглинистые горно-луговые почвы.

При выявлении предпочтения горечавковых региона к реакции среды нами использована классификация растений E. Landolt (1977): с преимущественным распространением на очень кислых (*pH*=3-4,5), кислых (*pH*=3,5-5,5), слабокислых (*pH*=4,5-7,5) и основных (*pH*=5,5-8) почвах. Распределение видов семейства по отношению к реакции почвенного раствора показано на рисунке 2R. Как видно, половина видов предпочитает основные почвы. Часть из них (*Gentiana bzybica*, *G. kolakovskyi*, *G. paradoxa*, *G. rhodocalyx* и *G. vittae*) встречается только на основных почвах с *pH*>6,5 и всегда указывает на известняковые породы. Другие иногда переходят на слабокислые почвы. Кислые почвы предпочитает 20% видов, в том числе *Comastoma dechyanum*, *Centaurium meyeri*, *C. tenuiflorum*, *Gentiana angulosa* и *Gentianella amarella*. На слабокислых почвах отмечено 30% от числа всех видов, в том числе *Centaurium erytrhaea*, *Gentiana aquatica* и *G. schistocalyx*. Виды, произрастающие на слабокислых почвах, иногда

встречаются на нейтральных и слабоосновных. Среди горечавковых региона отсутствуют растения, предпочитающие очень кислые почвы.

По отношению к количеству гумуса в почве виды семейства ведут себя поразному (рис. 2H). Большинство из них (80,0%) предпочитает много- и среднегумусные почвы. Причем *Centaurium uliginosum*, *Gentiana pneumonanthe* и *Swertia iberica* произрастают на влажных тяжелоглинистых или торфянистых почвах, а *Gentiana kolakovskyi*, *G. paradoxa* и др. – на щебнистых. Все виды рода *Gentianella*, *Blackstonia perfoliata*, *Comastoma dechyanum*, некоторые горечавки и золототысячники отмечены, преимущественно, на щебнистых почвах со средним содержанием гумуса. На почвах с незначительным содержанием гумуса встречаются лишь некоторые виды из рода *Centaurium*, *Gentianopsis blepharophora* и *Lomatogonium carinthiacum*. Известно, что в Польше *Gentianopsis ciliata* произрастает также на бедных почвах [26], но наиболее крупные растения вида отмечены авторами в местообитаниях с высоким содержанием N, K и высоким соотношением Ca и Mg.

В составе горечавковых региона отсутствуют виды, распространенные на очень бедных и очень богатых минеральными веществами почвах (рис. 2N). Виды в отношении данного экологического фактора можно разделить на две группы: 1) встречаются на бедных питательными веществами почвах; 2) встречаются на почвах от умеренно-бедных до умеренно-богатых питательными веществами. Большинство видов горечавковых региона (60%) распространено, преимущественно, на бедных минеральными веществами почвах. Это представители родов *Blackstonia*, *Centaurium*, *Gentiana*, *Gentianella*, *Gentianopsis*, *Lomatogonium* и *Swertia*. *Comastoma dechyanum*, как и остальные виды из родов *Centaurium*, *Gentiana* и *Gentianella*, встречаются на почвах с различным содержанием питательных веществ: от умеренно-бедных до умеренно-богатых.

Выводы

1. На Западном Кавказе горечавковые встречаются во всех высотных поясах, но преобладают они в высокогорьях, что согласуется с горным происхождением большинства видов семейства. По предпочтениям к тому или иному высотному поясу выделяются три группы видов: предгорные (представители родов *Blackstonia*, *Centaurium* и один вид *Gentiana*), горнолесные (представители родов *Gentiana*, *Gentianopsis* и *Swertia*) и высокогорные (представители родов *Comastoma*, *Gentiana*, *Gentianella* и *Lomatogonium*).

2. Виды семейства в регионе распространены в широком диапазоне эколого-ценотических условий. Они освоили лесные, сухие и влажные открытые местообитания, а также сорные местообитания. Большинство видов имеют широкую амплитуду толерантности к свету, влажности, гранулометрическому и химическому составу почвы. Лишь некоторые виды узко приспособлены к тому или иному экологическому фактору.

Примечания:

1. Гроссгейм А.А. Горечавковые – *Gentianaceae* Dumort. / Флора СССР / А.А. Гроссгейм. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 525-640.
2. Письяукова В.В. Виды сверций СССР и их значение в истории его горной флоры / В.В. Письяукова // Уч. зап. ЛГПИ им. А.И.

References:

1. Grossgeym A.A. The gentians – *Gentianaceae* Dumort. / Flora of the USSR / A.A. Grossgeym. M.: L.: Publishing house of the USSR AS, 1952. Vol. 18. P. 525-640.
2. Pisyaukova V.V. Types of swertsias of the USSR and their value in the history of its mountain flora / V.V. Pisyaukova // Proceed-

Герцена. Л.: Изд-во ЛГПИ, 1966. Т. 310. С. 5-166.

3. Adams L.G. *Gentiana* sect. *Chondrophyllae* (*Gentianaceae*) in Australia / L.G. Adams, J.B. Williams // Telopea. 1988. Vol. 3. No. 2. P. 167-176.
4. Zoller H. *Gentianaceae* / H. Zoller, J. Braun-Blanquet, P. Muller-Schneider / Flora des schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Basel, 1964. Bd. IX. F. 51. S. 269-276.
5. Павлов В.Н. Особенности флоры Западного Тянь-Шаня / В.Н. Павлов / Растительный мир высокогорий и его освоение // Пробл. ботаники. 1974. Вып. XII. С. 63-70.
6. Раджи А.Д. Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране / А.Д. Раджи. Махачкала: Даг. книжн. изд-во, 1981. 84 с.
7. Новожилова Н.Н. Антэкология горечавковых Восточного Памира / Н.Н. Новожилова / Экология опыления. Пермь: ПГУ, 1975. Вып. 1. С. 99-108.
8. Станюкович К.В. Основные принципы выделения типов поясности растительного покрова в горах СССР / К.В. Станюкович, М.Б. Станюкович // Изв. В.Г.О. 1972. Т. 104. Вып. 3. С. 174-182.
9. Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды / А.А. Колаковский. М.: Изд-во МГУ, 1961. 460 с.
10. Гроссгейм А.А. Семейство *Gentianaceae* – горечавковые / Флора Кавказа / А.А. Гроссгейм. Л.: Наука, 1967. Т. 7. С. 202-216.
11. Косенко И.С. Семейство горечавковые – *Gentianaceae* / И.С. Косенко / Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. С. 287-290.
12. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель, т. 2 / А.И. Галушко. Ростов-н/Д: Изд-во РГУ, 1980. 352 с.
13. Колаковский А.А. Флора Абхазии (Второе перераб. и доп. изд-е). Т. 2 / А.А. Колаковский. Тбилиси: Мецниереба, 1982. 328 с.
14. Дыренков С.А. Описание биогеоценоза (полевой дневник) / С.А. Дыренков. Л.: Изд-во ЛГПИ, 1984. 28 с.
15. Аринушкина Е.В. Руководство по хими-

ings of the LGPI of A.I. Herzen. L.: LGPI publishing house, 1966. Vol. 310. P. 5-166.

3. Adams L.G. *Gentiana* sect. *Chondrophyllae* (*Gentianaceae*) in Australia / L.G. Adams, J.B. Williams // Telopea. 1988. Vol. 3. No. 2. P. 167-176.
4. Zoller H. *Gentianaceae* / H. Zoller, J. Braun-Blanquet, P. Muller-Schneider / Flora des schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Basel, 1964. Bd. IX. F. 51. S. 269-276.
5. Pavlov V.N. Features of the Western Tien Shan flora / V.N. Pavlov / Flora of the highlands and its development // Probl. of botany. 1974. Iss. XII. P. 63-70.
6. Radzhi A.D.Wild-growing types of flora of Dagestan that need protection / A.D. Radzhi. Makhachala: Dag. book. publishing house, 1981. 84 pp.
7. Novozhilova N.N. Anthechology of gentians of the Eastern Pamirs / N.N. Novozhilova / Ecology of pollination. Perm: PGU, 1975. Iss. 1. P. 99-108.
8. Stanyukovich K.V. The basic principles of defining the zonation types of a vegetation cover in the USSR mountains / K.V. Stanyukovich, M.B. Stanyukovich // V.G.O. news. 1972. Vol. 104. Iss. 3. P. 174-182.
9. Kolakovskiy A.A. The flora of Colchis / A.A. Kolakovskiy. M.: MSU publishing house, 1961. 460 pp.
10. Grossgeym A.A. The *Gentianaceae* family – gentians / Flora of the Caucasus / A.A. Grossgeym. L.: Nauka, 1967. Vol. 7. P. 202-216.
11. Kosenko I.S. The gentian family – *Gentianaceae* / I.S. Kosenko / The identification guide of the higher plants of the North-west Caucasus and Ciscaucasia. M.: Kolos, 1970. P. 287-290.
12. Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. The identification guide, Vol. 2 / A.I. Galushko. Rostov-on-Don: RGU publishing house, 1980. 352 pp.
13. Kolakovskiy A.A. Flora of Abkhazia (2nd ed., revised and enlarged). Vol. 2 / A.A. Kolakovskiy. Tbilisi: Metsniereba, 1982. 328 pp.
14. Dyrenkov S.A. The description of biogeocenosis (a field diary) / S.A. Dyrenkov. L.: LGPI publishing house, 1984. 28 pp.
15. Arinushkina E.V. Guide to the chemical

ческому анализу почв / Е.В. Аринушкина. М.: Изд-во МГУ, 1970. 397 с.

16. Практикум по почвоведению / Под ред. И.С. Кауричева. 3-е изд-е, перераб. и доп. М.: Колос, 1980. 277 с.
17. Сиротюк Э.А. Таксономический состав горечавковых Западного Кавказа и особенности распространения в регионе / Э.А. Сиротюк / Энтузиасты аграрной науки. Краснодар. 2003. Вып. 2. С. 320-325.
18. Сиротюк Э.А. Жизненные формы горечавковых Западного Кавказа: систематический и эколого-ценотический анализ // Вестник Адыгейского государственного университета. Сер. Естественно-математические и технические науки. 2012. Вып. 2 (101). С. 37-45. URL: http://vestnik.adygnet.ru
19. Hegi G. Alpenflora. Die wichtigeren Alpenpflanzen Bayerns, Osterreichs und der Schweiz / G. Hegi. Berlin und Hamburg: P. Parey, 1977. 196 s.
20. Белоусова Л.С. Редкие растения мира / Л.С. Белоусова, Л.В. Денисова. М.: Лесная промышленность, 1983. 344 с.
21. Попова Л.И. Криофильные подушечники сыртов Центрального Тянь-Шаня / Л.И. Попова / Растительный мир высокогорий и его освоение // Пробл. ботаники. 1974. Вып. XII. С. 172-178.
22. Литвинская С.А. Атлас растений северо-западной части Большого Кавказа: Учеб. пособие / С.А. Литвинская. Краснодар: Экоинвест, 2001. 334 с.
23. Еленевский Р.А. Горно-луговые этюды Кавказского заповедника / Р.А. Еленевский // Тр. Кавк. зап-ка. 1939. Вып. 2. С. 127-161.
24. Сиротюк Э.А. О происхождении и родстве некоторых горечавок Западного Кавказа / Э.А. Сиротюк // Фундаментальные исследования. 2005. № 10. С. 89-90.
25. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt / Veroffentlichungen des Geobot. Jnst. der ETN. Zurich: Stiftung Rubel, 1977. Heft 64. 213 s.
26. Maśluk A. Ecologia populacji *Gentiana ciliata* L. z Dolnego Slaska / A. Maśluk, J. Sarosiek // Acta Univ. wratisl. Pr. bot. 1986. № 33. P. 109-137.

analysis of soils / E.V. Arinushkina. M.: MSU publishing house, 1970. 397 pp.

16. Practical work on soil science / Ed. by I.S. Kauricheva. 3d ed., revised and enlarged. M.: Kolos, 1980. 277 pp.
17. Sirotyuk E.A. Taxonomic structure of the gentians of the Western Caucasus and the features of spreading in the region / E.A. Sirotyuk / Enthusiasts of the agrarian science. Krasnodar. 2003. Iss. 2. P. 320-325.
18. Sirotyuk E.A. Vital forms of *Gentianaceae* in the Western Caucasus: systematic and ecologic-evaluation analysis // The Bulletin of the Adyghe State University. Series Natural-Mathematical and Technical Sciences. 2012. Iss. 2 (101). P. 37-45. URL: http://vestnik.adygnet.ru
19. Hegi G. Alpenflora. Die wichtigeren Alpenpflanzen Bayerns, Osterreichs und der Schweiz / G. Hegi. Berlin und Hamburg: P. Parey, 1977. 196 s.
20. Belousova L.S. Rare plants of the world / L.S. Belousova, L.V. Denisova. M.: Wood industry, 1983. 344 pp.
21. Popova L.I. Cryophile cushion plants of the highland pastures of the Central Tien Shan / L.I. Popova / Flora of the highlands and its development // Probl. of botany. 1974. Iss. XII. P. 172-178.
22. Litvinskaya S.A. Atlas of plants of the northwest part of the Greater Caucasus: a manual / S.A. Litvinskaya. Krasnodar: Ekoinvest, 2001. 334 pp.
23. Elenevskiy R.A. Mountain and meadow sketches of the Caucasian reserve / R.A. Elenevskiy // Proceedings of the Caucasian reserve. 1939. Iss. 2. P. 127-161.
24. Sirotyuk E.A. On the origin and affinity of some gentians of the Western Caucasus / E.A. Sirotyuk // Fundamental research. 2005. No. 10. P. 89-90.
25. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt / Veroffentlichungen des Geobot. Jnst. der ETN. Zurich: Stiftung Rubel, 1977. Heft 64. 213 s.
26. Maśluk A. Ecologia populacji *Gentiana ciliata* L. z Dolnego Slaska / A. Maśluk, J. Sarosiek // Acta Univ. wratisl. Pr. bot. 1986. № 33. P. 109-137.