

УДК 574.42+581.553+592

ВИДОВОЕ И СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ БАССЕЙНА РЕКИ ПШЕХИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ¹

© 2023 г. Н. Е. Шевченко^а, *, А. П. Гераськина^а

^аЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: angersgma@gmail.com

Поступила в редакцию 01.05.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

В статье представлено видовое и структурное разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи — крупнейшего притока р. Кубани. Выделено и описано 7 основных типов леса: пихто-буковый папоротниково-разнотравный, пихто-грабовый ожино-разнотравный, осино-грабовый жимолостно-мелкотравный, грабово-черноольховый нитрофильно-высокотравный, грабово-дубовый рододендро-ожиновый, грабово-буковый ожино-разнотравный и грабовый жимолостно-ожиновый. Состав флоры лесов р. Пшехи насчитывает 270 видов, из них — 221 вид сосудистых растений и 49 видов мхов. Флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи находится в обратной зависимости от сомкнутости крон древостоя и доли бука восточного (*Fagus orientalis*). Наибольшая видовая насыщенность отмечена в грабово-черноольховом нитрофильно-высокотравном типе леса, наименьшая — в пихто-буковом папоротниково-разнотравном типе. Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных типов леса р. Пшехи зависит от высоты над ур. м., определяющего показатели среднегодового количества осадков и среднегодовой температуры — с понижением высоты над ур. м. доля бореальных видов в составе флоры уменьшается, а доля неморальных и лугово-опушечных видов увеличивается. В хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи выявлено 11 видов дождевых червей, принадлежащих к четырем морфо-экологическим группам: подстилочным, почвенно-подстилочным, собственно почвенным и норным. В лесах с высоким качеством опада (с преобладанием граба) наибольший вклад в биомассу вносят группы подстилочных (до 41%) и почвенно-подстилочных (до 45%) дождевых червей. В лесах с низким качеством опада (пихты и бука) высока доля собственно почвенных дождевых червей (до 66%). Норные черви в большей степени приурочены к лесам на увлажненных почвах. Во всех типах леса большой вклад в биомассу и численность вносят крымско-кавказские эндемики: полиморфный вид *D. schmidtii*, норный *D. mariupolienis*, а также средиземноморские виды: подстилочный *D. attemsi* (часто населяет валеж дуба и граба) и собственно почвенный *A. jassyensis*. Космополитные виды (*D. r. tenuis*, *D. octaedra*) многочисленны среди группы подстилочных червей и часто населяют валеж хвойных видов деревьев.

Ключевые слова: типы леса, эколого-ценотическая структура, видовое богатство, дождевые черви, люмбрициды, валеж.

DOI: 10.31857/S0024114823060086, **EDN:** EKCZVM

Горные хвойно-широколиственные леса Северо-Западного Кавказа представляют большой интерес для изучения структурно-функциональной организации лесных экосистем, характеризующихся высоким биологическим разнообразием и эндемизмом флоры и фауны (Рапопорт, Цепкова, 2015; Шевченко и др., 2019; Shevchenko, Geraskina, 2019; Гераськина, Шевченко, 2021; Шевчен-

ко, Браславская, 2021). Для современных оценок понимания роли лесов в формировании многочисленных экосистемных функций необходимы комплексные оценки биоты разных трофических уровней как провайдера этих функций (The Economics ..., 2010; Лукина и др., 2020; Provost et al., 2023). Информативным предиктором устойчивости лесных экосистем служит не только таксономическое, но в большей степени функциональное разнообразие (Лукина и др., 2021). Функционально значимый в трансформации опада компонент почвенной фауны — почвенные сапрофаги — во многом зависит от типа леса, рельефа местности,

¹ Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН “Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем”, регистрационный номер НИОКТР 121121600118-8.

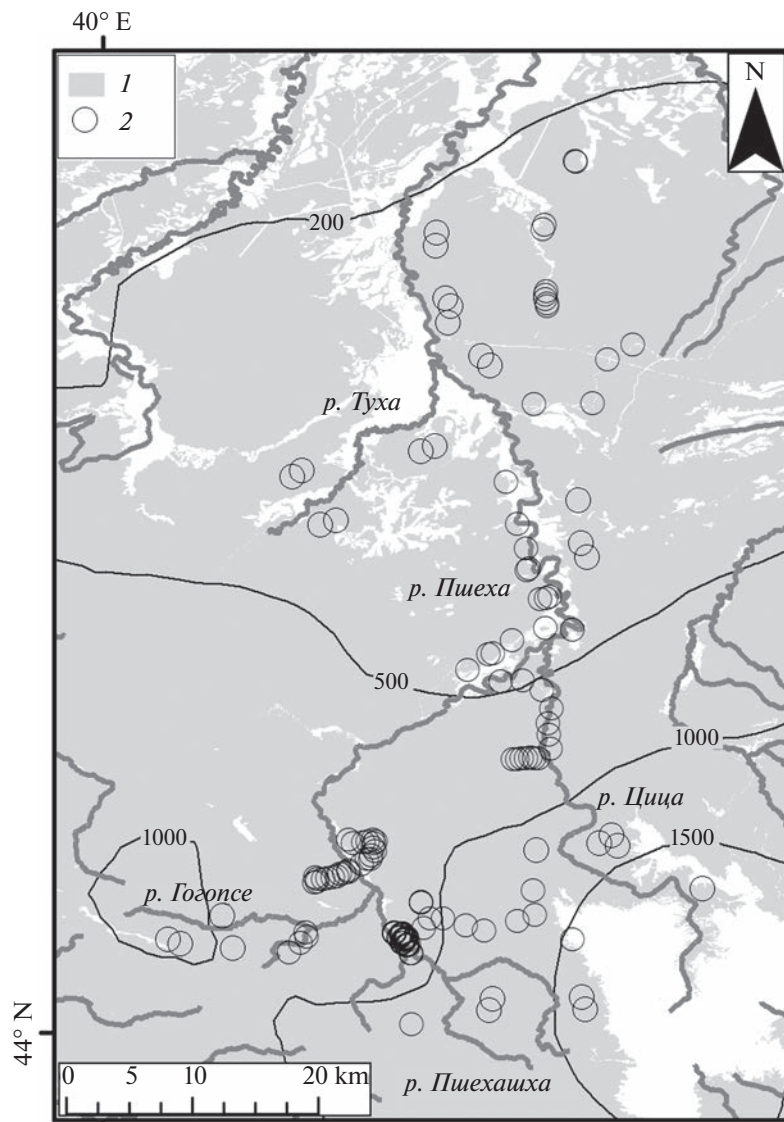


Рис. 1. Картограмма геоботанических описаний и почвенно-зоологических исследований в хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи. Примечание. 1 – лесопокрываемая территория; 2 – места заложения геоботанических и почвенно-зоологических площадок.

наличия лесных микросайтов, поддерживающих их разнообразие, а также предшествующей истории природопользования (Гераскина, Шевченко, 2018; Geraskina, Kuprin, 2021). Наибольшим разнообразием как растительности, так и почвенной фауны характеризуются хвойно-широколиственные леса. Формируемый смешанный опад в этих лесах более оптимален как в трофическом, так и топическом отношении для почвенных животных (Sariyildiz, 2008; Sariyildiz, Küçük, 2008; Kuznetsova et al., 2021). Как правило, значительно преобладают по биомассе среди других групп макропрофагов дождевые черви (Shevchenko et al., 2021; Shevchenko, Geraskina, 2023).

Цель работы – оценка видового и структурного разнообразия хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи (Северо-Западный Кавказ).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследования включает горные и предгорные районы р. Пшехи на юге Краснодарского края и Республики Адыгеи (западнее горы Эльбрус) (рис. 1). В системе физико-географического районирования эти территории относятся к Большому Кавказу, к Западной высокогорной провинции (Гвоздецкий, 1963). В системе ботанико-географического районирования – к Северокавказской подпровинции Эвксинской провинции

(Растительность ..., 1980). Высота над ур. м. — 650–700 м. Среднегодовая температура составляет 9,3°C, годовое количество осадков — 1200 мм (Агроклиматический ..., 1961). В геолого-геоморфологическом отношении район исследования входит в область северной сланцевой депрессии, характеризующейся широким распространением глинистых сланцев юрского возраста, алевритов и песчаников (Геология ..., 1968). В почвенном покрове преобладают бурые и серые лесные почвы (Гвоздецкий, 1963).

Пшеха представляет собой крупнейший приток р. Кубани, общая протяженность реки более 150 км, а площадь бассейна — 2090 км². Наиболее крупные притоки — Цица, Гогопсе, Пхехашха и Туха. Истоки реки находятся между вершинами гор Фишт и Пшехо-Су (Гвоздецкий, 1963).

В растительном покрове р. Пшехи в зависимости от высоты над ур. м. можно выделить 4 высотных пояса (по исследованиям И.С. Сафарова, В.А. Олисаева, 1991). В предгорном (до 200 м) и низкоротном (200–600 м) лесных поясах произрастают дубово-грабовые леса из граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и дуба скального (*Quercus petraea*) с примесью ясеня высокого (*Fraxinus excelsior* L.), липы бегониелистной (*Tilia begoniifolia*) и др.; в среднегорном (600–1400 м) — буковые (бук восточный) и буково-грабовые леса с примесью пихты Нордманна (*Abies nordmanniana*), ясеня высокого, клена остролистного (*Acer platanoides* L.), липы бегониелистной, вяза малого (*Ulmus minor*), дуба скального, осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и др.; в высокогорном (1400–2000 м) — пихтовые леса из пихты Нордманна с примесью клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus* L.), бука восточного, березы пушистой (*Betula pubescens*), рябины (*Sorbus* spp.), тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) и др.

Полевые исследования проведены с июня по август 2016–2019 гг.

Геоботанические методы. Сбор и обработка геоботанических материалов, полученных в ходе исследований, выполнены по общепринятым методикам (Методические подходы ..., 2010). На всех площадках составлен полный флористический список с учетом ярусной структуры леса. Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995), мхов — в соответствии со списком (Ignatov et al., 2006).

Для оценки видового и структурного разнообразия хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи было заложено 174 геоботанических описания (рис. 1) в 7 типах леса: 1 — пихто-буковых папоротниково-разнотравных (13 описаний); 2 — пихто-грабовых ожно-разнотравных (41); 3 — осино-грабовых жимолостно-мелкотравных (22); 4 — грабово-

черноольховых нитрофильно-высокотравных (10); 5 — грабово-дубовых рододендро-ожиновых (25); 6 — грабово-буковых ожно-разнотравных (13); 7 — грабовых жимолостно-ожиновых (50).

Видовое разнообразие сообществ оценивали с помощью показателей видового богатства и видовой насыщенности (Оценка ..., 2000; Смирнова и др., 2002; Методические ..., 2010). Видовое богатство, или число видов в сообществе, определяли как суммарное число видов на всех площадках анализируемого типа леса. При анализе видовой насыщенности в широколиственных лесах каждый вид учитывали один раз (в том числе виды деревьев и кустарников, несмотря на их присутствие в нескольких ярусах).

Для оценки структурного разнообразия хвойно-широколиственных типов леса р. Пшехи проведен анализ их эколого-ценотической структуры. Выделено шесть эколого-ценотических групп: Bg — бореальные виды, Md — лугово-опушечные, Nm — неморальные, Nt — нитрофильные, Wt — околородные, ост. — остальные виды.

Для уточнения экологической интерпретации типов леса проведена ординация описаний по сходству/различию:

1) флористического состава и характеристик местообитаний при помощи алгоритма DCA (Detrended Correspondence Analysis); для расчета флористического сходства баллы обилия видов преобразовали в значения процентов ($\pm 1\%$, 1 — 3%, 2 — 13%, 3 — 38%, 4 — 63%, 5 — 88%), из которых извлекли квадратные корни (Peet, Roberts, 2013), чтобы выравнять веса видов с низким и высоким обилием;

2) оценок в экологических шкалах Э. Ландольта (Landolt et al., 2010), наиболее подходящих для анализа растительности горных территорий в Южной Европе; оценки описаний рассчитали как средние из оценок видов, взвешенных на их обилие, выраженное в процентах (см. выше).

Ординация проведена в программе PC-ORD (McCune, Mefford, 2006), графический модуль которой отображает на ординационной диаграмме тренды тех характеристик местообитаний, у которых хотя бы с одной ординационной осью корреляция (коэффициент Пирсона) превышает 0.4 по абсолютному значению. В матрицу характеристик местообитаний были включены оценки описаний по шкалам Э. Ландольта (L — освещенность; R — кислотность/щелочность; N — богатство азотом; T — теплообеспеченность; K — континентальность; H — гумусированность почвы; F — увлажнение почвы) (Landolt et al., 2010).

Сообщества типизированы на основе работы «Определитель типов леса Европейской России» (www.cepl.rssi.ru/bio/forest/).

Почвенно-зоологические методы. Во всех типах леса проведены количественные учеты дождевых

червей путем ручной раскопки почвенных проб (Гиляров, 1975) и разбора валежа (Гераськина, Шевченко, 2021). В каждом типе леса взято от 36 до 92 почвенных проб размером 25×25 см, глубиной 25–30 см и разобрано от 8 до 16 фрагментов валежа 2–3-й стадий разложения (Спирин, Широков, 2002) длиной 80–100 см, периметром 20–60 см. Поскольку дождевые черви в валеже 2–3-й стадий разложения не проникали внутрь гниющих стволов, а обитали преимущественно под корой или во мхах на стволах, результаты учетов пересчитывали на 1 м^2 как в почве, так и в валеже; для расчетов численности червей в валеже использовали формулу расчета площади боковой поверхности цилиндра (Гераськина, Шевченко, 2021). Дождевые черви зафиксированы в 96% этаноле. Биомасса определена путем взвешивания зафиксированных особей с наполненным кишечником на электронных весах. Видовой состав установлен по Кадастру и определителю дождевых червей фауны России (Всеволодова-Перель, 1997). Всего разобрано 468 проб почвы и 45 фрагментов валежа, собрано и определено более 1100 особей дождевых червей. При сравнении выборок для выявления значимых различий использовался непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (Унгурану, Гржибовский, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типы хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. *Пихто-буковые напоротниково-разнотравные леса* представлены малонарушенными лесами в верховьях р. Пшехи и ее притоков – рек Гогопсе, Пшехашхи и Цица (Краснодарский край и Республика Адыгея) в диапазоне высот от (487) 500 до 1000 (965) м, на покатых и крутых склонах разных экспозиций. Почвы мощные и маломощные бурые лесные без следов плоскостной эрозии. Во всех обследованных сообществах отмечены следы выборочной рубки, следы пожара не выявлены. В ярусе древостоя доминирует бук восточный (медиана обилия – 3 балла), содоминирует пихта Нордманна (медиана обилия – 2 балла) с примесью граба обыкновенного и дуба Гартвиса (*Quercus hartwissiana*). Сомкнутость крон древесного яруса – 85–95%. Ярус подлеска выражен хорошо, сомкнутость яруса – 30–70%. В ярусе масово развивается подрост пихты Нордманна и бука восточного. В примеси часто встречаются падуб колхидский (*Ilex colchica*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), волчеягодник кавказский (*Daphne caucasica*), подрост граба обыкновенного и липы бегониелистой.

Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует от 25 до 85%, высокую константность имеют кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.), вороний

глаз неполный (*Paris incompleta*), купена восточная (*Polygonatum orientale*), пахифрагма крупнолистная (*Pachyphragma macrophyllum*), ежевика сизая (*Rubus caesius* L.), ежевика кавказская (*Rubus caucasicus*), тамус обыкновенный (*Tamus communis* L.) и фиалка душистая (*Viola odorata* L.), а также подрост пихты Нордманна, бука восточного и липы бегониелистой. Ярус напочвенных мхов почти не выражен, его покрытие не превышает 3–5%, обычно развита синузия эпиксильных мхов (ОПП от 5 до 25%) на пристволовых повышениях деревьев и упавших стволах; наиболее константны брахитециум кочерга (*Brachythecium rutabulum*), гомалотециум Филиппе (*Homalothecium philippeanum*), изотециум лисохвостовидный (*Isothecium alopecuroides*), гипнум кипарисовидный (*Hypnum cupressiforme*), леукодон погруженный (*Leucodon immersus*) и неккера сплюснутая (*Neckera complanata*).

Население дождевых червей представлено 6-ю видами (один из которых *Dendrobaena schmidtii* (Michaelsen, 1907) – полиморфный), принадлежащих к сем. Lumbricidae. Общая численность дождевых червей в почве составляет 34.2 ± 5.5 ос./ м^2 , биомасса – 10.7 ± 3.2 г/ м^2 . Комплекс дождевых червей включает подстилочную, почвенно-подстилочную, собственно почвенную и норную группы. Подстилочная группа представлена тремя видами и одной формой: космополитами *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) (встречаемость в пробах почвы (B_n) – 86%) и *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874) (B_n – 14%), средиземноморским видом *D. attemsi* (Michaelsen, 1902) (B_n – 36%), подстилочной формой крымско-кавказского эндемика *D. schmidtii* (B_n – 14%). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей (табл. 1) в этом типе леса составляет 29%, биомасса – 9% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная группа представлена почвенно-подстилочной формой *D. schmidtii*, которая встречена в 14% почвенных проб, при этом доля этого вида от общей численности люмбрицид составляет 17%, биомасса – 18%. Группу собственно почвенных видов составляют: собственно почвенная форма *D. schmidtii* (B_n – 36%) и *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) (средиземноморский ареал, B_n – 90%). Доля собственно почвенных видов составляет 43% от общей численности и 59% от общей биомассы. Норная группа представлена одним видом – *Dendrobaena mariupolienis* (Wyssotzky, 1898) (крымско-кавказский эндемик), который встречен в 64% почвенных проб и составляет 11% от общей численности и 14% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже пихты 2 и 3-й стадий разложения, преобладающем в этом типе леса, численность дождевых червей составляет 14.4 ± 5.5 ос./ м^2 , биомасса – 0.9 ± 0.2 г/ м^2 . Валеж населяют преимущественно подстилочные виды: *D. r. tenuis* (встречаемость в пробах валежа (B_v) – 70%), *D. oc-*

Таблица 1. Характеристики населения дождевых червей хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи

Группы дождевых червей и показатели разнообразия	Тип леса						
	1	2	3	4	5	6	7
Подстилочные	9.9 ± 2.5	11.4 ± 3.5	$18.1 \pm 4.2^*$	$18.7 \pm 3.6^*$	$25.7 \pm 3.6^*$	9.5 ± 2.7	$17.7 \pm 5.3^*$
	1.0 ± 0.2	0.98 ± 0.1	$2.4 \pm 0.3^*$	1.9 ± 0.1	$5.2 \pm 0.2^*$	0.8 ± 0.1	$2.4 \pm 0.4^*$
Почвенно-подстилочные	5.7 ± 3.5	4.3 ± 1.3	2.9 ± 1.6	$14.1 \pm 2.9^*$	9.4 ± 1.9	$14.6 \pm 4.1^*$	$12.9 \pm 5.1^*$
	1.9 ± 1.5	1.6 ± 0.9	1.0 ± 0.9	$6.0 \pm 0.6^*$	4.4 ± 0.8	$6.2 \pm 0.5^*$	4.7 ± 0.9
Собственно почвенные	$14.6 \pm 2.2^*$	$15.6 \pm 4.2^*$	$17.6 \pm 3.5^*$	8.7 ± 3.7	7.7 ± 3.2	8.5 ± 2.5	12.1 ± 3.8
	$6.3 \pm 0.7^*$	$7.4 \pm 0.8^*$	$8.4 \pm 0.6^*$	4.0 ± 0.8	3.0 ± 0.9	$7.0 \pm 0.5^*$	5.2 ± 1.0
Норные	$4.0 \pm 1.0^*$	2.4 ± 1.5	1.7 ± 1.7	4.0 ± 2.5	2.4 ± 1.5	3.7 ± 1.1	2.5 ± 1.5
	$1.5 \pm 1.1^*$	1.2 ± 1.0	0.5 ± 1.0	1.3 ± 0.6	0.2 ± 0.2	1.1 ± 0.8	1.0 ± 1.0
Число видов	7	7	8	8	8	7	9
Индекс доминирования Симпсона	0.17	0.15	0.25	0.19	0.12	0.16	0.10
Индекс разнообразия Шенона	2.0	2.2	1.9	2.0	2.2	2.1	2.3

Примечание. Числитель — численность (особи/м², $X \pm SE$), знаменатель — биомасса (г/м², $X \pm SE$), * — показатели значимо различаются в сравнении с другими типами леса (Kruskal–Wallis test, $p < 0.05$). 1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые.

taedra ($B_v - 25\%$), *D. attemsi* ($B_v - 20\%$). Также в валее обитает почвенно-подстилочный вид *Eisenia fetida* (Savigny, 1826) (космополит, $B_v - 20\%$), который не удалось обнаружить при разборе почвенных проб.

Пихто-грабовые ожино-разнотравные леса распространены в верховьях р. Пшехи и ее притоков — рек Цица и Пшехашхи (Краснодарский край и Республика Адыгея) в диапазоне высот от (595) 600 до 1000 (971), в автоморфных и транзитных ландшафтах разных экспозиций склонов. Почвы мощные и маломощные бурые лесные без валунов и камней. Данный тип леса представляет собой послерубочный вариант пихто-буковых папоротниково-разнотравных лесов, пройденных выборочными и сплошными рубками, без следов пожара. Сомкнутость крон древесного яруса — 70–90%. В древостое доминирует граб обыкновенный (медиана обилия — 3 балла), содоминирует пихта Нордманна (медиана обилия — 2 балла), в примеси встречаются дуб Гартвиса, груша кавказская (*Pyrus caucasica*), рябина глоговина (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz.) и осина обыкновенная. Сомкнутость яруса подлеска и подроста сильно варьирует от 20 до 70%. В ярусе доминирует подрост пихты Нордманна и бука восточного, наиболее константны лещина обыкновенная, волчегородник кавказский, рододендрон желтый (*Rhododendron luteum*), подрост граба обыкновенного и дуба Гартвиса.

ОПП травяно-кустарничкового яруса — 30–60%, редко 80–90%. Нередко доминируют ежевика сизая, жимолость козья (*Lonicera caprifolium* L.) и овсяница лесная (*Festuca drymeja*). Наиболее константны земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), осока лесная (*Carex sylvatica*), кочедыжник женский, ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), вороний глаз неполный, любка зеленоцветковая (*Platanthera chlorantha*), тамус обыкновенный, фиалка душистая и подрост пихты Нордманна, клена остролистного, ясеня высокого и дуба Гартвиса. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 10–15%, редко — 20–25%; константны виды — аномодон утонченный (*Anomodon attenuates*), брахитеций кочерга (*Brachythecium rutabulum*), гипнум кипарисовидный, гомотеций Филиппе и леукодон погруженный.

В этом типе леса обитает 7 видов дождевых червей, так же, как и в предыдущем, обнаружены три формы *D. schmidtii*. Общая численность дождевых червей в почве составляет 33.7 ± 6.7 ос./м², биомасса — 11.2 ± 4.5 г/м². Подстилочная группа люмбрицид представлена четырьмя видами и одной формой: *D. octaedra* ($B_n - 48\%$), *D. attemsi* ($B_n - 27\%$), *D. r. tenuis* ($B_n - 10\%$), *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) (космополит, $B_n - 5\%$) и подстилочной формой *D. schmidtii* ($B_n - 5\%$). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей (табл. 1) в этом типе леса составляет

34%, при этом биомасса — только 8% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная группа представлена почвенно-подстилочной формой *D. schmidtii*, которая встречена в 19% почвенных проб, доля этого вида от общей численности составляет 13%, биомасса — 14%. Группа собственно почвенных видов представлена собственно почвенной формой *D. schmidtii* (B_n — 62%) и *A. jassyensis* (B_n — 81%). Доля собственно почвенных видов составляет 46% от общей численности и 66% от общей биомассы. Норная группа представлена видом *D. mariupolienis*, который встречен в 30% почвенных проб и составляет 7% от общей численности и 12% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 28.0 ± 6.5 ос./м², биомасса — 3.9 ± 1.6 г/м². В валеже пихты 3-й стадий разложения 8.2 ± 1.3 ос./м², биомасса — 0.7 ± 1.2 г/м² соответственно. Валеж граба населяют как подстилочные виды: *D. r. tenuis* (B_b — 70%), *D. octaedra* (B_b — 25%), *D. attemsi* (B_b — 20%), так и собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b — 10%) и *A. jassyensis* (B_b — 8%). В валеже пихты преимущественно встречены подстилочные виды: *D. octaedra* (B_b — 75%), *D. r. tenuis* (B_b — 70%), *D. attemsi* (B_b — 60%), собственно-почвенные виды единичны.

Грабово-буковые ожино-разнотравные леса распространены в среднем течении р. Пшехи (Краснодарский край) на высотах от 200 (214) до 700 (704) м, преимущественно на северных и северо-восточных склонах, на склонах разной крутизны. Почвы маломощные бурые лесные со следами плоскостной эрозии. Почты во всех описанных сообществах имеются следы выборочной рубки, следов пожара не отмечено. Сомкнутость крон древесного яруса — 85–90%. В древостое доминирует бук восточный (медиана обилия — 3 балла), содоминирует граб обыкновенный (медиана обилия — 2 балла), нередко содоминирует дуб Гартвиса. В примеси часто встречается вишня птичья (*Cerasus avium* (L.) Moench), редко — осина обыкновенная и ясень высокий. Сомкнутость яруса подроста и подлеска — 20–30%, редко — 50%. Доминирует подрост бука восточного, высокую константность имеют пихта Нордманна, лещина обыкновенная, рододендрон желтый и свидина южная (*Swida australis*).

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 70%. В ярусе доминирует ежевика сизая, содоминирует жимолость козья, высокую константность имеют осока лесная, плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), шалфей клейкий (*Salvia glutinosa* L.), окопник шершавый (*Symphytum asperum*), тамус обыкновенный и калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), подрост пихты Нордманна, клена остролистного и бука восточного. Ярус напочвен-

ных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–15%, редко — 20%. Наиболее константны аномодон утонченный, аномодон усатый (*Anomodon viticulosus*), гипнум кипарисовидный и изотетиум лисохвостовидный.

Население дождевых червей включает 7 видов, один из которых (*D. schmidtii*) представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве составляет 36.3 ± 5.9 ос./м², биомасса — 15.1 ± 4.2 г/м². Подстилочная группа представлена двумя видами и одной формой: *D. octaedra* (B_n — 42%), *D. attemsi* (B_n — 5%) и подстилочной формой *D. schmidtii* (B_n — 8%). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей (табл. 1) в этом типе леса составляет 26%, биомасса — 5% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная группа представлена почвенно-подстилочной формой *D. schmidtii*, которая встречена в 25% почвенных проб, и *E. fetida* (B_n — 12%). Доля почвенно-подстилочных видов от общей численности люмбрицид составляет 40%, биомасса — 41%. Группа собственно почвенных видов включает: собственно почвенную форму *D. schmidtii* (B_n — 42%) и *Aporrectodea jassyensis* (B_n — 83%). Доля собственно почвенных видов составляет 23% от общей численности и 46% от общей биомассы. Норная группа представлена одним видом *D. mariupolienis*, который встречен в 42% почвенных проб и составляет 11% от общей численности и 8% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже бука 2-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 11.0 ± 3.2 ос./м², биомасса — 1.1 ± 1.6 г/м². Валеж населяют как подстилочные виды: *D. r. tenuis* (B_b — 25%), *D. octaedra* (B_b — 25%), *D. attemsi* (B_b — 10%), так и собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b — 5%) и *A. jassyensis* (B_b — 5%).

Осино-грабовые жимолостно-мелкотравные леса встречаются на старых вырубках в верхнем и среднем течении р. Пшехи (Краснодарский край) в диапазоне высот от 500 (513) до 650 м, преимущественно в автоморфных ландшафтах на разных экспозициях склонов. Почвы мощные бурые лесные без следов плоскостной эрозии. Почты во всех обследованных сообществах имеются следы выборочной рубки, следов пожара не отмечено. Сомкнутость яруса древостоя — 80–90%. В древостое доминирует граб обыкновенный (медиана обилия — 4 балла), содоминирует осина обыкновенная (медиана обилия — 2 балла), в примеси — бук восточный, дуб Гартвиса, береза пушистая и вишня птичья. Ярус подлеска и подроста выражен слабо, сомкнутость — 10–20%. В ярусе доминируют пихта Нордманна и бук восточный. Высокую константность имеют лещина обыкновенная, рододендрон желтый, подрост боярышника

мелколиственного (*Crataegus microphylla*), ясеня высокого и граба обыкновенного.

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 30 до 70%. В ярусе доминирует жимолость козья, высокую константность имеют кочедыжник женский, осока лесная, земляника зеленая (*Fragaria viridis*), плющ обыкновенный, ожика волосистая, вороний глаз неполный, ежевика сизая, золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), тамус обыкновенный, подрост пихты Нордманна, клена остролистного и ясеня высокого. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%, очень редко – 20%; константные виды – аномодон утонченный, брахитециаструм бархатистый (*Brachytheciastrum velutinum*), гипнум кипарисовидный, леукодон погруженный и оксиринхиум зияющий (*Oxyrrhynchium hians*).

Население дождевых червей составляет 8 видов, один из которых (*D. schmidtii*) представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 40.3 ± 5.5 ос./м², биомасса – 12.3 ± 4.3 г/м². Подстилочная группа представлена тремя видами и одной формой: *D. octaedra* (В_п – 86%), *D. attemsi* (В_п – 41%), *D. r. tenuis* (В_п – 9%) и подстилочной формой *D. schmidtii* (В_п – 27%). Доля подстилочных видов составляет 45% от общей численности и 20% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* (В_п – 18%) и *E. fetida* (В_п – 3%). Доля почвенно-подстилочных видов составляет только 7% от общей численности и 8% от общей биомассы. Группу собственно почвенных видов составляют: собственно почвенная форма *D. schmidtii* (В_п – 55%), *A. jassyensis* (В_п – 95%) и *D. tellermanica* (Perel, 1966) (восточно-азиатский вид, В_п – 23%). Доля собственно почвенных видов составляет 44% от общей численности и 66% от общей биомассы. Норная группа представлена видом *D. mariupolienis*, который встречен в 30% почвенных проб и составляет 4% от общей численности и 6% от общей биомассы дождевых червей.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 16.6 ± 8.3 ос./м², биомасса – 6.2 ± 2.2 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (В_в – 45%), *D. r. tenuis* (В_в – 20%) и почвенно-подстилочные: *E. fetida* (В_в – 25%).

Грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные леса распространены в среднем течении р. Пшехи и ее притоке – реке Цица (Краснодарский край, Республика Адыгея) в поясе от 200 (202) до (968) 1000 м, на покатых и ровных склонах, преимущественно северных и северо-западных экспозициях склонов. Почвы мощные бурые лесные с мощным горизонтом подстилки. Дан-

ный тип леса формируется на старых сплошных вырубках, во всех описанных сообществах имеются следы выборочной рубки, следов пожара не обнаружено. Сомкнутость яруса древостоя – 70–90%. В древостое доминирует ольха черная (медиана обилия – 4 балла), содоминирует граб обыкновенный (медиана обилия – 2 балла), в примеси очень редко встречаются дуб скальный, клен полевой (*Acer campestre* L.) и груша кавказская. Сомкнутость яруса подлеска и подроста 10–30%, нередко доминирует лещина обыкновенная, бузина черная (*Sambucus nigra* L.), высокую константность имеет подрост пихты Нордманна, клена полевого, граба обыкновенного и бука восточного.

ОПП травяно-кустарничкового яруса – 70–80%, нередко доминирует ежевика сизая, высокую константность и обилие имеют крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), звездчатка средняя (*Stellaria media* (L.) Vill.), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), осока раздвинутая (*Carex remota* L.), осока лесная, двулестник парижский (*Circaea lutetiana* L.) и кочедыжник женский. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%, редко – 20%; константных видов не отмечено.

В этих лесах выявлено 8 видов дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidtii* представлен двумя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 45.5 ± 6.5 ос./м², биомасса – 13.2 ± 3.5 г/м². Среди подстилочных видов в почвенных пробах обнаружены: *D. octaedra* (В_п – 20%) и *D. hortensis* (Michaelson, 1889) (средиземноморский ареал, В_п – 5%). Доля подстилочных видов составляет 41% от общей численности и 14% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* (В_п – 30%) и *E. fetida* (В_п – 20%). Доля почвенно-подстилочных видов составляет 31% от общей численности и 45% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов включает: собственно почвенную форму *D. schmidtii* (В_п – 70%) и *A. jassyensis* (В_п – 50%). Доля собственно почвенных видов составляет 19% от общей численности и 8% от общей биомассы. Норный вид *D. mariupolienis* встречен в 12% почвенных проб и составляет 9% от общей численности и 10% от общей биомассы.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей – 18.2 ± 6.4 ос./м², биомасса – 7.1 ± 1.8 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (В_в – 45%), *D. r. tenuis* (В_в – 20%) и *D. attemsi* (В_в – 20%) (два последних не были обнаружены в почвенных пробах). Также встречены почвенно-подстилочные: *E. fetida* (В_в –

10%), собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b – 8%) и *A. jassyensis* (B_b – 5%).

Грабово-дубовые рододендро-ожиновые леса распространены в нижнем, редко в среднем течении р. Пшехи и ее притоке – р. Цица (Краснодарский край) в поясе от 100 (112) до 600 (601) м, преимущественно на южных, юго-западных и юго-восточных экспозициях склонов. Почвы мощные и маломощные бурые и серые лесные с развитым органо-генным профилем. Во всех описанных сообществах имеются следы выборочной рубки, редко – следы низового пожара. Сомкнутость яруса древостоя – 75–80%. В ярусе доминируют дуб Гартвиса или дуб скальный и дуб черешчатый (медиана обилия – 3 балла), содоминирует граб обыкновенный (медиана обилия – 2 балла), в примеси нередко встречаются груша кавказская, рябина глоговина, редко – бук восточный и клен остролистный. Сомкнутость яруса подлеска – 15–40%. Часто доминирует рододендрон желтый (медиана обилия – 3 балла), высокую константность имеют лещина обыкновенная, свидина южная, подрост граба обыкновенного, боярышника мелколистного (*Crataegus microphylla*) и бука восточного.

ОПП травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует от 20 до 70%. Доминирует ежевика сизая, нередко содоминирует жимолость козья. Высокую константность имеют осока лесная, земляника зеленая, чина луговая, купена восточная, первоцвет весенний (*Primula veris* L.), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), тамус обыкновенный, ластовень выющийся (*Vincetoxicum scandens*) и фиалка душистая. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%. Наиболее константны аномодон усатый, атрихум волнистый (*Atrichum undulatum*), брахитециум кочерга, гипнум кипарисовидный и леукодон погруженный.

В этих лесах выявлено 8 видов дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidtii* представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 45.2 ± 3.5 ос./м², биомасса – 12.8 ± 2.8 г/м². Среди подстилочных видов в почве обнаружены: *D. octaedra* (B_n – 40%), *D. attemsi* (B_n – 5%), *D. r. tenuis* (B_n – 5%) и подстилочная форма *D. schmidtii* (B_n – 20%). Доля подстилочных видов составляет 57% от общей численности и 41% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* (B_n – 12%) и *E. fetida* (B_n – 10%). Доля почвенно-подстилочных видов составляет 21% от общей численности и 34% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов представлена собственно почвенной формой *D. schmidtii* (B_n – 20%) и *A. jassyensis* (B_n – 40%). Доля собственно почвенных видов составляет 17% от об-

щей численности и 23% от общей биомассы. Норный вид *D. mariupolienis* встречается в 28% почвенных проб и составляет 5% от общей численности и 2% от общей биомассы.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей – 16.2 ± 2.4 ос./м², биомасса – 5.1 ± 1.5 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (B_b – 25%), *D. r. tenuis* (B_b – 15%) и *D. attemsi* (B_b – 10%). Также встречаются почвенно-подстилочные: *E. fetida* (B_b – 20%), собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b – 5%) и *A. jassyensis* (B_b – 5%). В валеже дуба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 30.2 ± 8.4 ос./м², биомасса – 7.1 ± 1.9 г/м². Валеж дуба населяют преимущественно подстилочные виды: *D. attemsi* (B_b – 90%), *D. octaedra* (B_b – 45%), *D. r. tenuis* (B_b – 15%). Также единично встречается почвенно-подстилочный *D. veneta* (Rosa, 1886) (средиземноморский ареал, B_b – 10%).

Грабовые жимолостно-ожиновые леса широко распространены в верхнем, среднем и нижнем течении р. Пшехи и ее притоке – р. Цица (Краснодарский край и Республика Адыгея) в диапазоне высот от 150 (156) до 700 (711) м, на склонах разной экспозиции и крутизны. Почвы мощные, средне- и маломощные серые и бурые лесные со следами и без следов плоскостной эрозии. Почти во всех описанных сообществах имеются следы рубок, нередко следы выпаса и очень редко низового пожара. Сомкнутость древостоя – 70–80%. В ярусе доминирует граб обыкновенный (медиана обилия – 4 балла), в примеси встречаются и иногда содоминируют дуб Гартвиса, бук восточный и ясень высокий. Сомкнутость яруса подроста и подлеска – 30–40%, редко – 50–60%. Высокую константность имеют лещина обыкновенная, свидина южная, подрост боярышника мелколистного, бук восточного, клена полевого, редко встречается пихта Нордманна.

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 90%. В ярусе доминирует ежевика сизая, содоминирует жимолость козья. Высокую константность имеют кочедыжник женский, осока лесная, двулепестник парижский, плющ обыкновенный, подлесник европейский (*Sanicula europaea* L.), тамус обыкновенный, ластовень выющийся и фиалка душистая. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%. Наиболее константны аномодон утонченный, брахитециум кочерга, гипнум кипарисовидный и леукодон погруженный.

В этих лесах выявлено 9 видов дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidtii* представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 45.2 ± 4.5 ос./м², биомасса – 13.3 ± 3.4 г/м². Среди подстилочных видов в почве

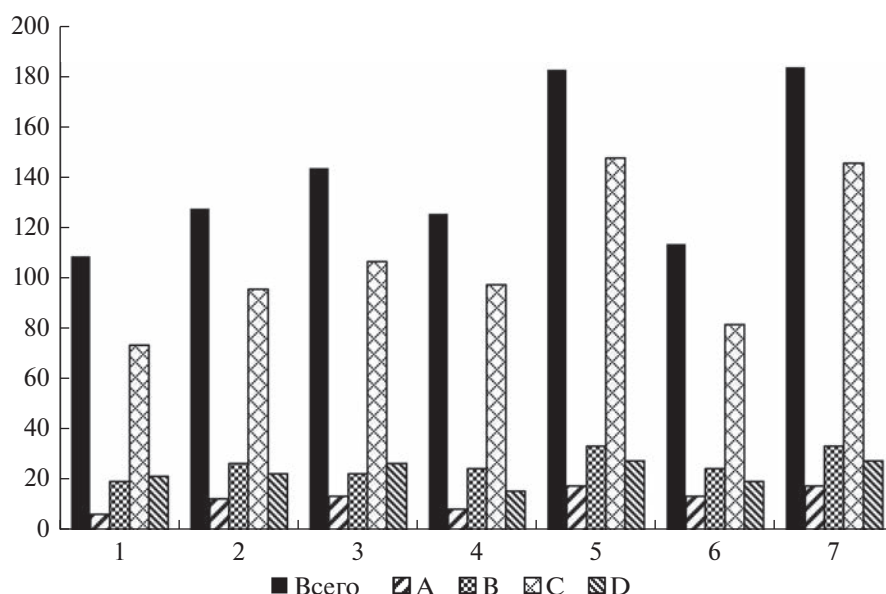


Рис. 2. Видовое богатство растительности хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. Примечание. По оси абсцисс — типы леса (1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые); по оси ординат — число видов; Всего — общее число видов в типе леса; А — число видов в ярусе древостоя, В — подлеска и подраста, С — травяно-кустарничковом, D — мохово-лишайниковом.

обнаружены: *D. octaedra* ($B_{\text{п}} - 42\%$), *D. attemsi* ($B_{\text{п}} - 14\%$), *D. r. tenuis* ($B_{\text{п}} - 4\%$), *E. tetraedra* ($B_{\text{п}} - 4\%$) и подстилочная форма *D. schmidtii* ($B_{\text{п}} - 8\%$). Доля подстилочных видов составляет 38% от общей численности и 18% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* ($B_{\text{п}} - 13\%$), *D. veneta* ($B_{\text{п}} - 10\%$) и *E. fetida* ($B_{\text{п}} - 8\%$). Доля почвенно-подстилочных видов составляет 29% от общей численности и 35% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов представлена собственно почвенной формой *D. schmidtii* ($B_{\text{п}} - 48\%$) и *A. jassyensis* ($B_{\text{п}} - 77\%$). Доля собственно почвенных видов составляет 27% от общей численности и 39% от общей биомассы. Норный вид *D. mariupolienis* встречен в 42% почвенных проб и составляет 6% от общей численности и 8% от общей биомассы.

В валеже граба 3-й стадии разложения, преобладающем в этих лесах, численность дождевых червей — 12.1 ± 3.8 ос./м², биомасса — 4.1 ± 1.3 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* ($B_{\text{в}} - 40\%$), *D. r. tenuis* ($B_{\text{в}} - 28\%$) и *D. attemsi* ($B_{\text{в}} - 8\%$), почвенно-подстилочные: *D. veneta* ($B_{\text{в}} - 16\%$), *E. fetida* ($B_{\text{в}} - 14\%$), собственно почвенные: *D. schmidtii* ($B_{\text{в}} - 6\%$) и *A. jassyensis* ($B_{\text{в}} - 4\%$). Единично встречен и норник — *D. mariupolienis*.

Видовое богатство и видовая насыщенность хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. Наибольшее флористическое разнообразие (сосуди-

стые растения и мхи) (рис. 2) было отмечено в грабовом жимолостно-ожинном (184 вида) и грабово-дубовом рододендро-ожинном (183) типах леса, что связано с низкой сомкнутостью крон яруса древостоя (70–80%). В условиях повышенной освещенности напочвенного покрова создаются наиболее благоприятные условия для произрастания не только собственно лесных неморально-бореальных, но и лугово-опушечных видов растений. В этих двух типах леса выявлены и наибольшие показатели разнообразия дождевых червей: в грабовом жимолостно-ожинном типе леса отмечено наибольшее число видов люмбрицид среди всех обследованных лесов р. Пшехи, наименьшее значение индекса доминирования Симпсона и наибольшее — индекса разнообразия Шенона. Несколько ниже показатели разнообразия люмбрикофауны в грабово-дубовом рододендро-ожинном типе леса, однако значимо выше в сравнении с другими типами леса (табл. 1). Благоприятным трофическим фактором для дождевых червей в этих типах леса служит прежде всего легкоразлагаемый опад граба (Korboulevsky et al., 2016; Kuznetsova et al., 2021).

Наименьшее флористическое разнообразие (рис. 2) отмечено в пихто-буковом папоротниково-разнотравном (109 видов) и грабово-буковом (114) ожиново-разнотравном типах леса. В этих типах леса негативное воздействие на флористическое разнообразие оказывает не только сильно сомкнутый полог древостоя (85–95%), но и высо-

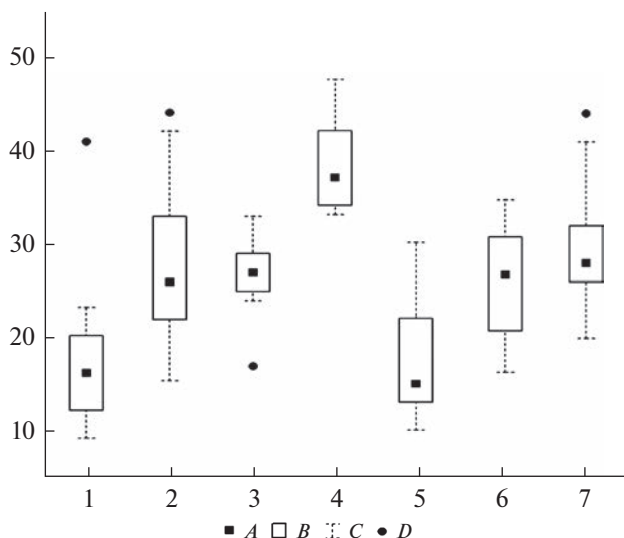


Рис. 3. Видовая насыщенность растительности хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. Примечание. По оси абсцисс — типы леса (1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые оино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые оино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые); по оси ординат — число видов: *A* — медианы, *B* — диапазоны между квантилями, *C* — диапазоны между минимумом и максимумом, *D* — выбросы.

кая доля бука восточного в ярусе древостоя и подраста, низкое качество опада бука (танины, фенолы) подавляет развитие многих видов растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также почвенную фауну (Jacob et al., 2010). В этих лесах ниже показатели разнообразия любрицид в сравнении с указанными выше типами леса (табл. 1), однако присутствие в напочвенном покрове ряда видов разнотравья компенсирует трофические неблагоприятные качества опада бука (Гераськина, Шевченко, 2021).

В остальных типах леса (пихто-грабовый оино-разнотравный, осино-грабовый жимолостно-мелкотравный и грабово-черноольховый нитрофильно-высокотравный) показатели флористического разнообразия не отличаются. Показатели разнообразия дождевых червей среди этих типов леса выше в пихто-грабовых оино-разнотравных лесах (табл. 1) благодаря формированию смешанного опада, состоящего из легко- и трудно-разлагаемых фракций граба и пихты соответственно, благоприятного для разных групп дождевых червей (Sariyildiz, 2008; Sariyildiz, Küçük, 2008; Kuznetsova et al., 2021).

Самые высокие значения видовой насыщенности среди (рис. 3) хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи отмечены для грабово-черноольхового нитрофильно-высокотравного типа леса,

представляющего собой раннюю послерубочную стадию восстановительной сукцессии, эти леса отличаются высокой гетерогенностью местообитаний, сформированных рубками леса. Хорошее качество опада в этих лесах способствует высокой численности подстилочных и почвенно-подстилочных дождевых червей, которые трофически тесно связаны с подстилкой (табл. 1).

Наименьшие значения видовой насыщенности отмечены в пихто-буковом папоротниково-разнотравном и грабово-дубовом рододендро-ожиновом типах леса. Пихто-буковые папоротниково-разнотравные леса распространены на наиболее увлажненных почвах верховьев р. Пшехи, высокая степень сомкнутости крон древостоя и аллелопатическое действие бука восточного приводит к формированию олигодоминантных сообществ (Packham et al., 2012). Грабово-дубовые рододендрово-ожиновые леса распространены на наиболее сухих и бедных почвах южных экспозиций склонов нижнего течения р. Пшехи, отличающихся обедненной влаголюбивой группой растений (бореальные, нитрофильные и околородные виды). Остальные (пихто-грабовые оино-разнотравные, осино-грабовые жимолостно-мелкотравные, грабово-буковые оино-разнотравные и грабовые жимолостно-ожиновые) типы леса занимают промежуточное положение среди широколиственных и хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по показателям видовой насыщенности растений и почти не отличаются друг от друга.

Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных типов лесов р. Пшехи. Анализ эколого-ценотической структуры (рис. 4) показал, что основное ядро флоры хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи формируют неморальные, бореальные и лугово-опушечные виды растений (80–90%). Наибольшая доля бореальных видов, по сравнению с остальными типами леса, представлена в пихто-буковых папоротниково-разнотравных, пихто-грабовых и грабово-буковых оино-разнотравных типах, распространенных в низкогорных районах верховьев р. Пшехи, что объясняется более низкими среднегодовыми температурами и высокими значениями показателей среднегодового количества осадков в районах распространения этих типов леса по сравнению с районами распространения остальных типов леса — среднегодовая температура в низкогорных районах верховьев р. Пшехи составляет 8.5–9.0°C, что более чем на 1–1.5°C ниже, чем в нижнем течении реки, а среднегодовое количество осадков варьирует от 1050 до 1200 мм/год, что на более 200 мм/год выше, чем в нижнем течении.

Наибольшая доля лугово-опушечных видов (рис. 4) отмечена для грабово-дубовых рододендрово-ожиновых и грабовых жимолостно-мелкотравных типов леса, широко распространенных в

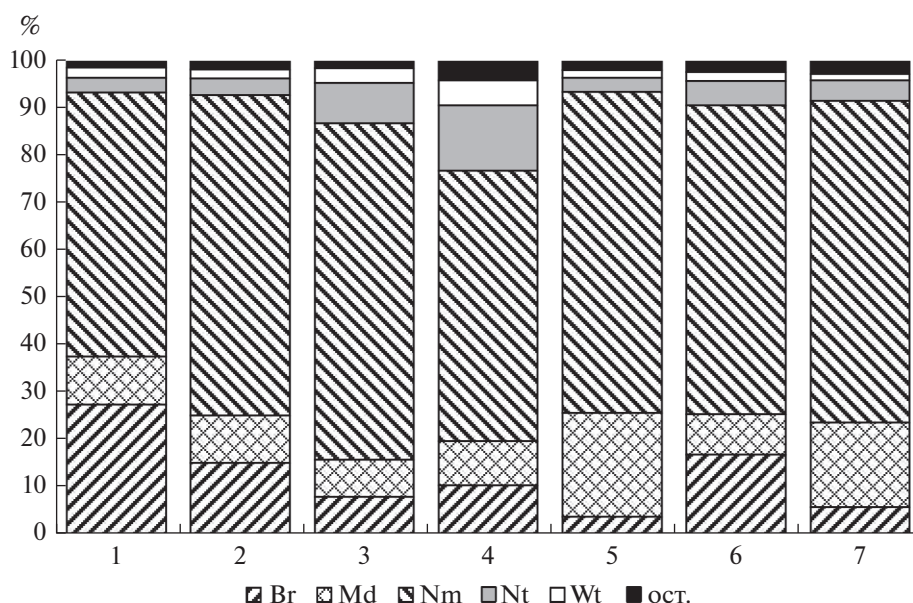


Рис. 4. Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи.

Примечание. По оси абсцисс — типы леса (1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые); по оси ординат — доля видов в %: Br — бореальные виды, Md — лугово-опушечные, Nm — неморальные, Nt — нитрофильные, Wt — околотовные, ост. — остальные виды.

предгорных районах нижнего течения р. Пшехи, здесь в условиях более высоких значений показателей среднегодовой температуры и низких значений показателей среднегодового количества осадков формируются наиболее благоприятные условия для термофильной и ксерофильной лугово-опушечной растительности.

Для грабово-черноольхового типа леса отмечена наибольшая доля нитрофильных видов (рис. 4), формирующихся на сплошных вырубках пихто-буковых, буковых и пихто-грабовых лесов. В этих лесах в условиях повышенной освещенности и увлажнения почвы создаются наиболее благоприятные условия для развития влаголюбивого нитрофильного высокотравья, в старых колеях лесовозов обильно распространены околотовные виды растений.

ДСА-ординация хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по сходству флористического состава и экологическим шкалам Э. Ландольта. Диаграмма ДСА-ординации хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по флористическому сходству (рис. 5) достаточно хорошо подтверждает выделение типов леса, а ее совмещение с трендами оценок по экологическим шкалам Э. Ландольта (Landolt et al., 2010) позволяет обсудить экологические предпосылки дифференциации выделенных типов леса. На диаграмме приведены векторы экологических факторов, длина и направление которых отражают степень корреляции факторов с осями, но не

являются регрессионными прямыми в строгом смысле. Наибольший коэффициент корреляции Пирсона с первой осью ДСА ($p < 0.005$) имеет только показатель богатства почвы азотом ($r = 0.799$), со второй осью значимой корреляции не выявлено, с третьей наибольшая значимая корреляция отмечена для показателей гумусированности почвы (-0.776), освещенности (0.773), теплообеспеченности (0.708), континентальности (0.678), увлажнения почвы (-0.556) и кислотности/щелочности почвы (0.451).

Результаты многомерной ординации по шкале Э. Ландольта показали (рис. 5), что пихто-буковые папоротниково-разнотравные, в меньшей степени пихто-грабовые ожино-разнотравные леса, по сравнению с другими типами леса, приурочены к наиболее увлажненным гумусированным кислым почвам, во флоре сообществ преобладают теневыносливые холодоустойчивые виды растений. Приуроченность к хорошо увлажненным почвам и высокая доля холодоустойчивых видов растений объясняется высотным распространением данных типов леса, занимающих наиболее высокие участки рельефа в долине р. Пшехи, где выпадает наибольшее количество осадков. Высокий показатель кислотности почвы пихто-буковых и пихто-грабовых лесов объясняется низким качеством опада пихты Нордманна и бука восточного. При этом высокая гумусированность почвы может быть связана с высокой био-

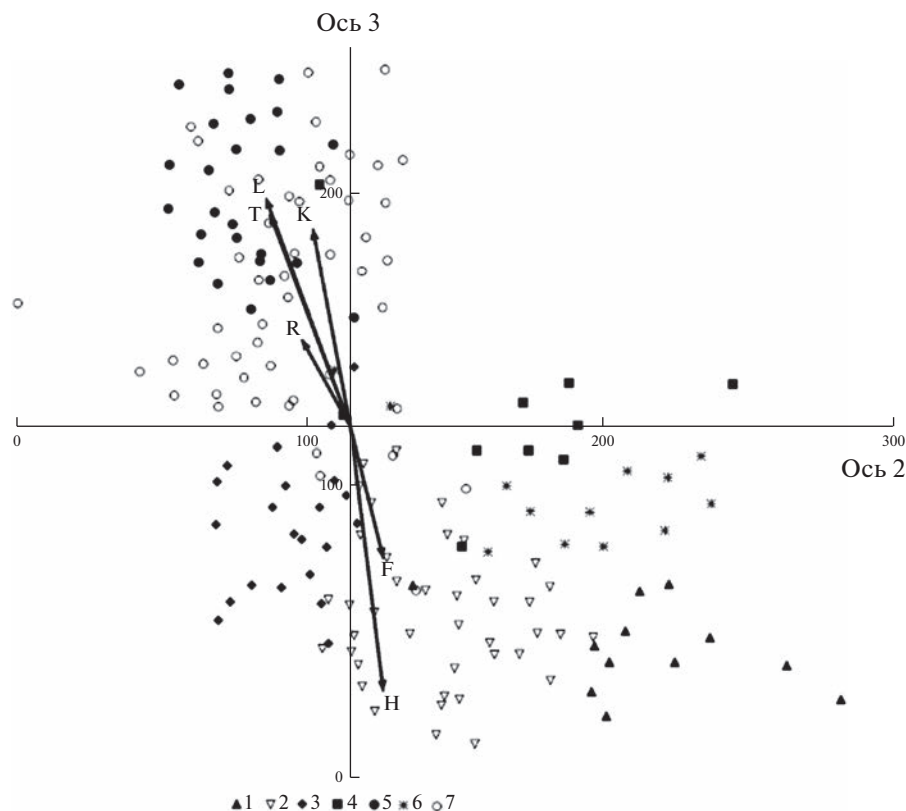


Рис. 5. DCA-ординация хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по сходству флористического состава и экологическим шкалам Э. Ландольта. Примечание. 1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые.

массой собственно почвенных дождевых червей (табл. 1), активная жизнедеятельность которых проходит в гумусовом и минеральных горизонтах. По причине низкого качества опада в этих лесах невысокая биомасса важнейших гумусообразователей почвенно-подстилочных и норных червей, однако известно, что гумусообразованию способствуют и собственно почвенные черви, в копролитах которых выявлено усложнение формы гумусовых соединений без снижения содержания углерода в них (Кутовая, 2012), кроме того черви этой группы способны ассимилировать углерод тонких корней (Шиленкова, Тиунов, 2014).

Грабово-дубовые рододендро-ожиновые и грабовые жимолостно-ожиновые типы леса, по сравнению с другими типами леса, приурочены к наиболее сухим почвам, имеющим низкую кислотность и низкий показатель гумусированности, в их флоре выше доля светолюбивых термофильных видов растений. Грабово-дубовые и грабовые леса занимают нижний равнинный и предгорный пояс распространения лесов р. Пшехи, где выпадает значительно меньше осадков по сравнению с низкогорьями верховьев реки. Богатство почв

азотом и низкая кислотность почвы объясняется высоким качеством опада яруса древостоя данных типов леса, представленных широколиственными видами деревьев — грабом обыкновенным, ясенем высоким, видами дуба и др.

Осино-грабовые жимолостно-мелкотравные, грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные и грабово-буковые ожино-разнотравные типы леса распространены в среднем течении р. Пшехи, занимают промежуточное положение по условиям местообитания и составу флор.

Биотопическая приуроченность морфо-экологических групп дождевых червей к типам леса. Всего в хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи выявлено 11 видов дождевых червей, что составляет 50% разнообразия люмбрикофауны Северо-Западного Кавказа (Рапопорт, Цепкова, 2015; Гераськина, 2016). Во всех выделенных типах леса комплекс дождевых червей можно охарактеризовать как полноценный, т.к. в них обитают все четыре морфо-экологические группы червей: подстилочные, почвенно-подстилочные, собственно почвенные и норные, которые населяют разные почвенные горизонты и осуществляют разные

этапы деструкции опада и трансформации органического вещества. В каждом типе леса выявлено не менее 7 видов люмбрицид. Различается соотношение групп дождевых червей как по численности, так и биомассе в разных типах леса.

Группа *подстилочных дождевых червей* приурочена к лесам с преобладанием граба (осино-грабовые жимолостно-мелкотравные, грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные, грабово-дубовые рододендро-ожиновые, грабовые жимолостно-ожиновые), в этих типах леса численность и биомасса подстилочных видов значительно выше в сравнении с другими типами (табл. 1). Основным фактором, способствующим поддержанию высокой численности червей данной группы, можно считать легкоразлагаемый опад граба, поскольку подстилочные черви тесно связаны с горизонтом подстилки, от трофических условий которого зависит их численность и биомасса. В указанных типах леса разнообразие, численность и биомасса подстилочных червей в почве выше, чем в валеже, за исключением вида *D. attemsi*, который в данном исследовании часто приурочен к валежу дуба, что было выявлено в грабово-дубовых лесах, в которых его встречаемость в валеже дуба составила 90%. В пихто-буковых и пихто-грабовых лесах численность и биомасса подстилочных червей в два раза ниже, чем в грабовых, что объясняется низким качеством опада бука и пихты. При этом в этих лесах роль валежа для поддержания разнообразия и численности подстилочных червей возрастает. Встречаемость *D. r. tenuis*, *D. octaedra* часто выше в валеже пихты, чем в горизонте подстилки. Приуроченность данных видов червей к валежу хвойных видов деревьев была отмечена и в других лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа (Geraskina, Shevchenko, 2019).

Среди подстилочных видов во всех типах леса многочисленны космополиты (*D. r. tenuis*, *D. octaedra*) и средиземноморский вид *D. attemsi* (чаще населяет валеж, чем подстилку), реже встречен крымско-кавказский эндемик *D. schmidtii* (подстилочная форма).

Почвенно-подстилочные виды так же, как и подстилочные, приурочены к высокому качеству опада и вносят большой вклад в численность и биомассу люмбрицид в грабово-буковых ожино-разнотравных лесах, грабово-черноольховых нитрофильно-высокотравных и грабовых жимолостно-ожиновых лесах. Наибольший вклад в биомассу вносит почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii*. Реже встречены *D. veneta* и *E. fetida*, которые наряду с почвенными пробами часто обнаруживаются в валеже граба.

В группе почвенно-подстилочных видов во всех исследуемых типах леса наибольший вклад в биомассу вносит крымско-кавказский эндемик *D. schmidtii*. Реже встречены космополит *E. fetida* и

средиземноморский вид *D. veneta*, которые в большой степени приурочены к валежу лиственных видов.

Группа собственно почвенных видов приурочена к буково-пихтовым папоротниково-разнотравным, пихто-грабовым ожино-разнотравным и осино-грабовым жимолостно-мелкотравным лесам. Данные типы леса характеризуются увлажненными почвами (рис. 5), что способствует распространению этой группы дождевых червей в лесах Северо-Западного Кавказа, поскольку в этих лесах преобладают эндемичные виды, которые более требовательны к влажности почвы в отличие от собственно почвенных космополитных червей, обитающих в средней полосе (Geraskina, Shevchenko, 2021). В первых двух указанных типах леса выше доля трудноразлагаемого опада в связи с преобладанием в древостое бука и пихты, опад ограничивает обитание видов, трофически связанных с подстилкой, но в меньшей степени оказывает влияние на эндогеяных (собственно почвенных) червей, которые потребляют в значительной степени переработанное органическое вещество, подвергая его дальнейшей трансформации. Валеж в меньшей степени имеет значение для поддержания разнообразия собственно почвенных видов дождевых червей, чем подстилочных и почвенно-подстилочных. Лишь в небольшом числе проб в валеже лиственных (граб и бук) встречены собственно почвенные виды.

Среди группы собственно почвенных червей в исследуемых лесах не обнаружены космополитные виды, во всех типах леса большой вклад в биомассу вносят крымско-кавказский эндемик *D. schmidtii* и средиземноморский *A. jassyensis*. Восточно-азиатский *D. tellermanica* встречен только в среднем течении р. Пшехи в осиново-грабовых лесах.

Норная группа представлена только крымско-кавказским эндемиком *D. mariupolienis*, который встречен во всех типах леса, в большей степени приурочен к лесам на увлажненных почвах. Наибольшая численность и биомасса представлена в пихто-буковых папоротниково-разнотравных лесах. Ранее и в других районах Северо-Западного Кавказа была отмечена приуроченность данного вида к позднесукцессионным типам леса (Гераскина, 2018).

ВЫВОДЫ

1. Для хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по эколого-фитоценотической классификации выделено 7 типов леса: пихто-буковый папоротниково-разнотравный, пихто-грабовый ожино-разнотравный, осино-грабовый жимолостно-мелкотравный, грабово-черноольховый нитрофильно-высокотравный, грабово-дубовый родо-

дендро-ожиновый, грабово-буковый ожино-разнотравный и грабовый жимолостно-ожиновый.

2. Флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи насчитывает 270 видов, из них — 221 вид сосудистых растений и 49 видов мхов. Наибольшее флористическое разнообразие отмечено для грабового жимолостно-ожинового (184 вида) и грабово-дубового рододендро-ожинового (183) типов леса, наименьшее — пихто-букового папоротниково-разнотравного (109) и грабово-букового ожиново-разнотравного (114) типов леса. Установлено, что флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи находится в обратной зависимости от сомкнутости крон древостоя и доли бука восточного в ярусе древостоя и подлеска: чем выше сомкнутость и доля бука в древостое и подлеске, тем меньше флористическое разнообразие.

3. Наибольшая видовая насыщенность отмечена для грабово-черноольхового нитрофильно-высокотравного типа леса, наименьшая — для пихто-букового папоротниково-разнотравного типа леса. Установлено, что видовая насыщенность хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи зависит от интенсивности рубок леса и влажности почвы.

4. Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных типов леса р. Пшехи зависит от высоты над ур. м., определяющего показатели среднегодового количества осадков и среднегодовой температуры — с понижением высоты над ур. м. доля бореальных видов в составе флоры уменьшается, а доля неморальных и лугово-опушечных видов увеличивается.

5. В хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи выявлено 11 видов дождевых червей, принадлежащих к четырем морфо-экологическим группам: подстилочным, почвенно-подстилочным, собственно почвенным и норным. В лесах с высоким качеством опада (с преобладанием граба) наибольший вклад в биомассу вносят группы подстилочных (до 41%) и почвенно-подстилочных (до 45%) дождевых червей. В лесах с низким качеством опада (пихты и бука) высока доля собственно почвенных дождевых червей (до 66%). Норные черви в большей степени приурочены к лесам на увлажненных почвах.

6. Во всех типах леса преобладают крымско-кавказские эндемики: полиморфный вид *D. schmidtii* (леса населяют три формы), норный вид *D. mariupolienis* и средиземноморские виды *A. jassyensis* (собственно почвенный) и *D. attemsi* (подстилочный, приурочен к валежу лиственных деревьев). Космополитные виды вносят большой вклад в биомассу и численность только в группе подстилочных червей: *D. r. tenuis*, *D. octaedra* (приурочены к валежу хвойных деревьев).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар, 1961. 466 с.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Гвоздецкий Н.А. Кавказ. Очерк природы. М.: Географиз, 1963. 264 с.
- Геология СССР. Геологическое описание. Северный Кавказ / Под ред. В.Л. Андрушук, А.Я. Дубинского, В.Е. Хаина. М.: Недра, 1968. Т. 9. Ч. 1. 760 с.
- Гераськина А.П. Динамика комплекса дождевых червей в ходе послерубочных сукцессий в лесах Северо-Западного Кавказа // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. Р. 1–14.
- Гераськина А.П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 450–466.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. 2018. № 6. С. 464–478.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3–16.
- Гиляров М.С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 304 с.
- Кутюкова О.В. Характеристика гумусовых веществ агродерново-подзолистой почвы и копролитов дождевых червей. Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2012. № 69. С. 46–59.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. Р. 1–90.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Басова Е.В. Функциональная классификация лесов: актуальность и подходы к разработке. Лесоведение. 2021. № 6. С. 566–580.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Л.Б. Заугольной, Т.Ю. Браславской. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 33–39.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.

- Сафаров И.С., Олисаев В.А. Леса Кавказа: социально-экологические функции. Владикавказ, 1991. 271 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоцено-тические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра, 2002. С. 145–194.
- Спирин В.А., Широков А.И. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. № 3. С. 25–31.
- Унгуряну Т.Н., Гржибовский А.М. Сравнение трех и более независимых групп с использованием непараметрического критерия Краскела–Уоллиса в программе Stata // Экология человека. 2014. № 6. С. 55–58.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Cambridge: Cambridge university press, 1995. 516 p.
- Шевченко Н.Е., Браславская Т.Ю. Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. I. Порядок *Carpineta lia betuli* Р. Fukerek 1968 // Растительность России. 2021. № 42. С. 118–145.
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенкова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераскина А.П., Горнов А.В., Грабенко Е.А., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176.
- Шиленкова О.Л., Тиунов А.В. Освоение подвижного углерода почвы тропическими дождевыми червями *Pontosclex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 12. С. 1397–1403.
- Geraskina A., Kuprin A. Functional diversity of earthworm communities in forests in the south of the Russian Far East // Ecological Questions. 2021. V. 32. № 2. P. 81–91.
- Geraskina A., Shevchenko N. Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus // Zootaxa. 2021. V. 4975. № 3. P. 561–573.
- Geraskina A., Shevchenko N. Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus // Turkish Journal of Zoology. 2019. V. 43. № 5. P. 480–489.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. The checklist of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M. Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*) // Oecologia. 2010. № 164. P. 1083–1094.
- Korboulewsky N., Perez G., Chauvat M. How tree diversity affects soil fauna diversity: a review // Soil Biology and Biochemistry. 2016. V. 94. P. 94–106.
- Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V., Smirnov V.E., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N. Linking vegetation, soil carbon stocks, and earthworms in upland coniferous – broadleaf forests // Forests. 2021. V. 12. № 9. Article 1179.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgenuth T. Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern: Haupt-Verlag, 2010. 376 p.
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.10. MjM Software. 2006. Gleneden Beach, Oregon.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D., Degen T. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica* // Journal of Ecology. 2012. V. 100. P. 1557–1608.
- Peet R.K., Roberts D.W. Classification of natural and semi-natural vegetation // Vegetation ecology. Second edition. New York: Oxford university Press, 2013. P. 28–70.
- Provost G.L., Schenk N.V., Penone C., Thiele J., Westphal C., Allan E., Ayasse M., Blüthgen N., Boeddinghaus R.S., Boesing A.L., Bolliger R., Busch V., Fischer M., Gossner M.M., Hölzel N., Jung K., Kandeler E., Klaus V.H., Kleinebecker T., Leimer S., Marhan S., Morris K., Müller S., Neff F., Neyret M., Oelmann Y., Perović D.J., Peter S., Prati D., Rillig M.C., Saiz H., Schäfer D., Scherer-Lorenzen M., Schloter M., Schöning I., Schrumph M., Steckel J., Steffan-Dewenter I., Tschapka M., Vogt J., Weiner C., Weisser W., Wells K., Werner M., Wilcke W., Manning P. The supply of multiple ecosystem services requires biodiversity across spatial scales // Nature Ecology & Evolution. 2023. V. 7. № 2. P. 236–249.
- Sariyildiz T. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris* // Scandinavian Journal of Forest Research. 2008. V. 23. № 4. P. 330–338.
- Sariyildiz T., Küçük M. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 2008. V. 32. № 6. P. 547–559.
- Shevchenko N., Geraskina A. Northwest Caucasus forest spreading evaluation by GIS modeling and historical and geographic data analysis // Ecological Questions. 2019. V. 30. № 2. P. 47–55.
- Shevchenko N., Geraskina A. Structural and species diversity on North and South slopes in coniferous-deciduous forests of the North-Western Caucasus // Ecological Questions. 2023. V. 34. № 1. P. 17–33.
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E. The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus // Ecological Questions. 2021. V. 32. № 2. P. 93–110.
- The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature. A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB. Malta: Progress Press, 2010. 49 p.
- www.cepl.rssi.ru/bio/forest/ (дата обращения: 27.02.2023).

Species and Structural Diversity of Coniferous-Broadleaved Mixed Forests of the Pshekha River, North-Western Caucasus

N. E. Shevchenko^{1, *} and A. P. Geraskina¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st., 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

*E-mail: angersgma@gmail.com

The article presents the species and structural diversity of coniferous-broadleaved forests of the Pshekha river — the largest tributary of the Kuban river. All in all, 7 main types of forest were identified and described: fir-beech fern-forb forest, fir-hornbeam blackberry-forb forest, aspen-hornbeam honeysuckle-small-herb forest, hornbeam-black alder nitrophilic-tall-herb forest, hornbeam-oak rhododendron-blackberry forest, hornbeam-beech blackberry-forb forest and hornbeam honeysuckle-blackberry forest. The composition of the forest flora of the Pshekha river includes 270 species, including 221 species of vascular plants and 49 species of mosses. Floristic diversity of coniferous-broadleaved forests of the Pshekha river is inversely related to the crown density of the stand and the proportion of oriental beech (*Fagus orientalis*). The highest species saturation was noted in the hornbeam-black alder nitrophilic-high-grass forest type, the lowest — in the fir-beech fern-forb type. Ecological and coenotic structure of coniferous-broadleaved forest types of the Pshekha river depends on the height above sea level, which determines the indicators of the average annual precipitation and average annual temperature — with a decrease in altitude above sea level. m. the proportion of boreal species in the composition of the flora decreases, while the proportion of nemoral and meadow-edge species increases. In the coniferous-broadleaved forests of the river. Pshekha, 11 species of earthworms were identified, belonging to four morpho-ecological groups: epigeic, epi-endogeic and endogeic, as well as anecic. In forests with a high quality of litter (hornbeam-dominated), the greatest contribution to the biomass is made by epigeic (up to 41%) and endogeic (up to 45%) groups of earthworms. In forests with low quality litter (fir- and beech-dominated), the share of endogeic earthworms is high (up to 66%). Anecic worms are mostly confined to forests on moist soils. In all types of forests, Crimean-Caucasian endemics make a large contribution to biomass and abundance: polymorphic species *D. schmidtii*, anecic *D. mariupolienis*, as well as Mediterranean species: litter *D. attemsi* (often inhabiting oak and hornbeam deadwood) and proper soil *A. jassyensis*. Cosmopolitan species (*D. r. tenuis*, *D. octaedra*) are numerous among the epigeic worms and often inhabit deadwood of coniferous tree species.

Keywords: forest types, ecological and coenotic structure, species number, earthworms, Lumbricidae, deadwood.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the state contract with the CEPF RAS “Methodic approach to assessing the structural organization and functioning of the forest ecosystems” No. 121121600118-8.

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnodarskomu krayu (Agro-climatic guide for the Krasnodar Krai), Krasnodar: Kn. izd-vo, 1961, 466 p.
- Cherepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Geologiya SSSR. Geologicheskoe opisanie. Severnyi Kavkaz (Geology of the USSR. Geological description. Northern Caucasus), Moscow: Nedra, 1968, Vol. 9, Part 1, 760 p.
- Geraskina A., Kuprin A., Functional diversity of earthworm communities in forests in the south of the Russian Far East, *Ecological Questions*, 2021, Vol. 32, No. 2, pp. 81–91.
- Geraskina A., Shevchenko N., Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus, *Zootaxa*, 2021, Vol. 4975, No. 3, pp. 561–573.
- Geraskina A., Shevchenko N., Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus, *Turkish Journal of Zoology*, 2019, Vol. 43, No. 5, pp. 480–489.
- Geras'kina A.P., Dinamika kompleksa dozhdevykh chervei v khode poslerubochnykh suktessii v lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Dynamics of the complex of earthworms during of successions after-felling in the forests of the North-Western Caucasus), *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, No. 1, pp. 1–14.
- Geraskina A.P., Dozhdevye chervi (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) okrestnostei pos. Dombai Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz, Karachaevo-Cherkessiya) (Earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia)), *Trudy zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, Vol. 320, No. 4, pp. 450–466.
- Geras'kina A.P., Shevchenko N.E., Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervei v malonarushennykh lesakh Teberdinskogo biosfernogo zapovednika (Biotopic association of earthworms in intact forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 464–478.
- Geras'kina A.P., Shevchenko N.E., Otsenka priurochennosti morfo-ekologicheskikh grupp dozhdevykh chervei (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) k osnovnym tipam lesa basseina reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Assessment of the restrictions of morpho-ecological groups of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) to the basic types

- of forest in the basin of Big Laba river, Northwestern Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 100, No. 1, pp. 3–16.
- Gilyarov M.S., *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil-zoological research), Moscow: Nauka, 1975, 304 p.
- Gvozdetkii N.A., *Kavkaz. Ocherk prirody* (Caucasus: a sketch of environment), Moscow: Geografiz, 1963, 262 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Junkonienė I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I., The checklist of mosses of East Europe and North Asia, *Arctoa*, 2006, Vol. 15, pp. 1–130.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M., Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*), *Oecologia*, 2010, No. 164, pp. 1083–1094.
- Korboulewsky N., Perez G., Chauvat M., How tree diversity affects soil fauna diversity: a review, *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, Vol. 94, pp. 94–106.
- Kutovaya O.V., Kharakteristika gumusovykh veshchestv agrodernovo-podzolistoi pochvy i koprolitov dozhdevykh chervei (Characteristics of humus and coprolites of earthworms in agro-soddy podzolic soils), *Byulleten' Pochvenno-goinstituta imeni V.V. Dokuchaeva*, 2012, No. 69, pp. 46–59.
- Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V., Smirnov V.E., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N., Linking vegetation, soil carbon stocks, and earthworms in upland coniferous – broadleaf forests, *Forests*, 2021, Vol. 12, No. 9, Article 1179.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgenuth T., *Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*, Bern: Haupt-Verlag, 2010. 376 p.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniy (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Kuznetsova A.I., Smirnov V.E., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Tikhonova E.V., Teben'kova D.N., Basova E.V., Funktsional'naya klassifikatsiya lesov: aktual'nost' i podkhody k razrabotke (Forests' functional classification: relevance and approaches to development), *Lesovedenie*, 2021, No. 6, pp. 566–580.
- McCune B., Mefford M.J., *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 5.10. MjM Software, 2006, Glendened Beach, Oregon.
- Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki (Methodical approaches to environmental assessment of forest cover in a small catchment), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 383 p.
- Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia), Moscow: Nauchnyi mir, 2000, 186 p.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D., Degen T., Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*, *Journal of Ecology*, 2012, Vol. 100, pp. 1557–1608.
- Peet R.K., Roberts D.W., Classification of natural and semi-natural vegetation, In: *Vegetation ecology*, New York: Oxford university Press, 2013, pp. 28–70.
- Provost G.L., Schenk N.V., Penone C., Thiele J., Westphal C., Allan E., Ayasse M., Blüthgen N., Boeddinghaus R.S., Boesing A.L., Bolliger R., Busch V., Fischer M., Gossner M.M., Hölzel N., Jung K., Kändler E., Klaus V.H., Kleinebecker T., Leimer S., Marhan S., Morris K., Müller S., Neff F., Neyret M., Oelmann Y., Perović D.J., Peter S., Prati D., Rillig M.C., Saiz H., Schäfer D., Scherer-Lorenzen M., Schlöter M., Schöning I., Schrumpf M., Steckel J., Steffan-Dewenter I., Tschapka M., Vogt J., Weiner C., Weisser W., Wells K., Werner M., Wilcke W., Manning P., The supply of multiple ecosystem services requires biodiversity across spatial scales, *Nature Ecology & Evolution*, 2023, Vol. 7, No. 2, pp. 236–249.
- Rapoport I., Tsepkova N., Struktura naseleniya i topicheskie preferendy dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v pochvakh etalonnnykh lesnykh formatsii basseinov rek Teberda i Bol'shoi Zelenchuk (Teberdinskii zapovednik, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda Nature Reserve, North-western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No. 6–1, pp. 33–39.
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 431 p.
- Safarov I.S., Olisaev V.A., *Les Kavkaza: sotsial'no-ekologicheskie funktsii* (Forests of the Caucasus: socio-ecological functions. Vladikavkaz), Vladikavkaz, 1991, 271 p.
- Sariyildiz T., Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris*, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2008, Vol. 23, No. 4, pp. 330–338.
- Sariyildiz T., Küçük M., Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2008, Vol. 32, No. 6, pp. 547–559.
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E., The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus, *Ecological Questions*, 2021, Vol. 32, No. 2, pp. 93–110.
- Shevchenko N., Geraskina A., Northwest Caucasus forest spreading evaluation by GIS modeling and historical and geographic data analysis, *Ecological Questions*, 2019, Vol. 30, No. 2, pp. 47–55.
- Shevchenko N., Geraskina A., Structural and species diversity on North and South slopes in coniferous-deciduous

forests of the North-Western Caucasus, *Ecological Questions*, 2023, Vol. 34, No. 1, pp. 17–33.

Shevchenko N.E., Braslavskaya T.Y., Shirokolistvennye lesa Severo-Zapadnogo Kavkaza. I. Poryadok Carpinetalia betuli P. Fukerek 1968 (Broad-leaved forests in the North-Western Caucasus. I. Order Carpinetalia betuli P. Fukerek 1968), *Rastitel'nost' Rossii*, 2021, No. 42, pp. 118–145.

Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Grabenko E.A., Tikhonova E.V., Lukina N.V., Suktsessionnaya dinamika rastitel'nosti i zapasy pochvennogo ugleroda v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of Northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2019, No. 3, pp. 163–176.

Shilenkova O.L., Tiunov A.V., Osvoenie podvizhnogo ugleroda pochvy tropicheskimi dozhdevymi chervyami *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) (Assimilation of movable soil carbon by tropical earthworms *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta)), *Zoologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 93, No. 12, pp. 1397–1403.

Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Khanina L.G., Bobrovskii M.V., Toropova N.A., Populyatsionnye i fitotsenoticheskie metody analiza bioraznoobraziya rastitel'nogo

pokrova (Population and phytocenotic methods for the analysis of vegetation biodiversity), In: *Sokhranenie i vosstanovlenie bioraznoobraziya* (Conservation and restoration of biodiversity), Moscow: Izd-vo nauchnogo i uchebno-metodicheskogo tsentra, 2002, pp. 145–194.

Spirin V.A., Shirokov A.I., Osobennosti gumifikatsii valezha v nenarushennykh pikhtovo-elovykh lesakh Nizhegorodskoi oblasti (The features of the wood-decay in the virgin abies-fir forests from Nizhny Novgorod Region), *Mikologiya i fitopatologiya*, 2002, Vol. 36, No. 3, pp. 25–31.

The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature. A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB, Malta: Progress Press, 2010. 49 p.

Unguryanu T.N., Grzhibovskii A.M., Sravnenie trekh i bol'she nezavisimykh grupp s ispol'zovaniem neparametricheskogo kriteriya Kraskela Uollisa v programme Stata (Analysis of three independent groups using non-parametric Kruskal–Wallis test in Stata software), *Ekologiya cheloveka*, 2014, No. 6, pp. 55–58.

Vsevolodova-Perel' T.S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.

www.cepl.rssi.ru/bio/forest/ (February 27, 2023).