

УДК 581.526.425 (470.631 + 470.67)  
doi: 10.24411/2072-8816-2019-10051

Фиторазнообразие Восточной Европы, 2019, т. XIII, № 3, с. 239–252  
Phytodiversity of Eastern Europe, 2019, XIII (3): 239–252

### РАЗНООБРАЗИЕ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРИРОДНОГО ПАРКА «ВЕРХНИЙ ГУНИБ»

Д.С. Кессель, К.В. Щукина, З.И. Абдурахманова, М.Г. Гаджиатаев, Д.С. Шильников

**Резюме.** Исследованы сообщества с доминированием *Betula litwinowii* Doluch в Тебердинском заповеднике (Карачаево-Черкесия) и природном парке «Верхний Гуниб» (Дагестан). Проведена оценка травяно-кустарничкового яруса для пяти групп сообществ высокогорных березняков с использованием индексов Менхиника, Маргалефа, Шеннона, Симпсона, индекса выравненности Шеннона-Уивера и индекса доминирования, отражающих разные аспекты биоразнообразия. Проведено сравнение полученных показателей выравненности травяно-кустарничкового яруса горных березняков изученных районов Северного Кавказа с литературными данными. Показано, что величины индексов Менхиника и Маргалефа демонстрируют больший разброс средних значений. При высоком видовом богатстве индексы Симпсона и Шеннона имеют средневысокие значения. Определены индексы, дающие возможность наиболее объективно оценить уровень биоразнообразия в сообществах горных березняков, позволяющие сравнивать синтаксоны этих сообществ.

**Ключевые слова:** *Betula litwinowii*, березовые леса, Тебердинский заповедник, Гунибское плато, индексы биоразнообразия

**Благодарности.** Авторы благодарят за содействие проведению экспедиционных исследований директора Горного ботанического сада ДФИЦ РАН д.б.н., проф. З.М. Асадулаева, заведующего Гунибской экспериментальной базой Горного ботанического сада ДФИЦ РАН И.М. Ибрагимов, директора Тебердинского государственного природного биосферного заповедника Т.М. Джуккаева, заместителя директора, к.б.н. Д.К. Текеева. Работа выполнена в рамках плановой темы Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН «Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России», № АААА-А19-119030690058-2 и плановой темы лаборатории Интродукции и генетических ресурсов древесных растений Горного ботанического сада Дагестанского ФИЦ РАН № АААА-А19-119020890099-4 «Структурные и функциональные особенности растительных сообществ с участием популяций редких и ресурсных древесных видов (на примере Восточного Кавказа)».

**Для цитирования:** Кессель Д.С., Щукина К.В., Абдурахманова З.И., Гаджиатаев М.Г., Шильников Д.С. Разнообразие травяно-кустарничкового яруса березовых лесов Тебердинского заповедника и природного парка «Верхний Гуниб». *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2019. Т. XIII, № 3. С. 239–252. doi: 10.24411/2072-8816-2019-10051

**Поступила в редакцию:** 23.09.2019 **Принято к публикации:** 13.11.2019

© 2019 Кессель Д.С. и др.

Кессель Дарья Сергеевна, м.н.с. лаб. Общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН; 197376, Россия, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2; dasha\_kessel@mail.ru; Щукина Ксения Владимировна, н.с. лаб. Общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН; vyatka\_ks\_72@mail.ru; Абдурахманова Загидат Ибрагимовна, м.н.с. лаб. интродукции и генетических ресурсов древесных растений, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН; 367000, Россия, Махачкала, ул. Магомеда Гаджиева, 45; zagidat.abdurahmanova88@mail.ru; Гаджиатаев Магомеда Габидуллаевич, м.н.с. лаб. интродукции и генетических ресурсов древесных растений, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН; gadzhiataev@mail.ru; Шильников Дмитрий Сергеевич, канд. биол. наук, зав. Эколого-ботанической станцией «Пятигорск», Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН; demons2002@yandex.ru

**Abstract.** Communities dominated by *Betula litwinowii* Doluch have been studied in Teberdinsky Reserve (Karachay-Cherkessia) and the Natural Park "Upper Gunib" (Dagestan). The assessment of the grass-shrub layer for 5 groups of communities of high-altitude birch forests was carried out using the indices of Menhinik, Margalef, Shannon, Simpson, Shannon-Weaver equalization index and dominance index, reflecting different aspects of biodiversity. The comparison of the obtained indicators of equalization of the grass-shrub layer of mountain birch forests of the studied regions of the North Caucasus with the literature data was carried out. It is shown that values of indices of Margalef and Menhinick exhibit greater scatter of the average values. With high species richness, Simpson and Shannon indices have medium-high values. Indices are determined, which enable to estimate the level of biodiversity in mountain birch communities

most objectively, and allow to comparing syntaxons of these communities.

**Key words:** *Betula litwinowii*, birch forests, Teberda reserve, Gunib plateau, biodiversity indices

**Acknowledgements.** The authors are grateful for facilitating the field research to the Director of the Mountain botanical garden of DFRC RAS Dr. of Biol., Prof. Z.M. Asadulaev, Head of the Gunib experimental base of the Mountain botanical garden of DFRC RAS I.M. Ibragimov, Director of the Teberdinsky State Natural Biosphere Reserve T.M. Dzhukkaev, Deputy director, Cand. of Biol. D.K. Tekeev. The work was carried out within the framework of the planned theme of the Komarov Botanical Institute RAS "Diversity, dynamics and principles of organization of plant communities of European Russia", No. AAAA19-119030690058-2 and planned theme of the Laboratory of Introduction and Genetic Resources of woody plants of the Mountain botanical garden of Dagestan FRC RAS No. AAAA-A19-119020890099-4 "Structural and functional features of plant communities with populations of rare and resource woody species (on the example of the Eastern Caucasus)".

**For citation:** Kessel D.S., Shchukina K.V., Abdurakhmanova Z.I., Gadzhiataev M.G., Shilnikov D.S. 2019. Variety of grass-shrub layer of birch forests of Teberdinsky Reserve and Natural park "Upper Gunib". *Phytodiversity of Eastern Europe*. XIII(3): 239–252. doi: 10.24411/2072-8816-2019-10051

**Received:** 23.09.2019 **Accepted for publication:** 13.11.2019

Daria S. Kessel

Komarov Botanical Institute Russian Academy of Sciences; 2, Prof. Popov Str., Saint Petersburg, 197376, Russia; dasha\_kessel@mail.ru

Ksenia V. Shchukina

Komarov Botanical Institute Russian Academy of Sciences; vyatka\_ks\_72@mail.ru

Zagidat I. Abdurakhmanova

Mountain botanical garden of the Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; 45, M. Gadzhiev Str., Makhachkala, 367000, Russia; zagidat.abdurakhmanova88@mail.ru

Magomed G. Gadzhiataev

Mountain botanical garden of the Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; gadzhiataev@mail.ru

Dmitriy S. Shilnikov

Komarov Botanical Institute Russian Academy of Sciences; demons2002@yandex.ru

## ВВЕДЕНИЕ

Березовые леса субальпийского пояса северного макросклона Большого Кавказа, как правило, приурочены к склонам северных экспозиций (северные, северо-восточные, северо-западные), преимущественно с большим уклоном. Доминантами этих лесов являются *Betula litwinowii* Doluch.<sup>1</sup>, *B. raddeana* Trautv. и *B. pendula* L. В Дагестане наиболее крупные массивы березовых лесов расположены в верховьях рек Андийское Койсу и Аварское Койсу. В остальных районах Дагестана березовые леса встречаются небольшими участками на северных склонах, на высотах 1500–2500 м, поднимаясь несколько выше сосновых лесов (Чиликина, Шифферс, 1962). В Тебердинском заповеднике максимальный предел распространения лесной растительности достигает высоты 2500–2550 м н.у.м. (Кононов, 1957). Березовое криволесье час-

то образует верхнюю границу лесов в сочетании с зарослями *Rhododendron caucasicum* Pall.

Работы по изучению субальпийских березняков выполнялись еще в советский период (Гроссгейм, 1948, Шифферс, 1953, Долуханов, 1956, Кононов, 1957, Суджашвили, 1957, Тумаджанов, 1960, Голгофская, 1967, Махатадзе, Урушадзе, 1972). Имеющаяся информация об этих растительных сообществах требует актуализации вследствие протекающих в растительном покрове естественных динамических процессов, а также перемен, связанных с антропогенным влиянием и с изменением климата.

Целью данной работы является определение уровня биоразнообразия травяно-кустарничкового яруса березняков Тебердинского заповедника (Карачаево-Черкесия) и природного парка «Верхний Гуниб»

<sup>1</sup> Названия растений приведены по: Муртазалиев, 2009; Шильников, 2010

(Дагестан) с применением стандартных индексов; выбор показателей, позволяющих наиболее объективно сравнивать синтаксоны горных березняков. В задачи исследования входило сравнение значений индексов биоразнообразия, вычисленных для описанных нами сообществ с доминированием *Betula litwinowii*, а также сопоставление полученных показателей с имеющимися литературными данными. Это позволит определить порядок величин значений индексов и возможности их использования при сравнении сообществ березняков.

В Тебердинском заповеднике березовые леса представлены двумя типами:

1) березовые криволесья на верхней границе субальпийского пояса. Состав древостоя криволесий преимущественно монодоминантный (*Betula litwinowii*), береза представлена многоствольной формой;

2) березняки, встречающиеся небольшими участками на месте нарушений в лесном поясе. Береза представлена одноствольной и многоствольной формами. Доминирует *Betula litwinowii*. В качестве примеси присутствуют *Abies nordmanniana* (Steven) Spach, *Acer trautvetteri* Medw., *Alnus incana* (L.) Moench, *Picea orientalis* (L.) Link, *Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch, *Populus tremula* L., *Sorbus aucuparia* L.

Березовые леса с доминированием *Betula litwinowii* Гунибского плато являются вторичными, сменившими коренные на вырубках и в результате зарастания заброшенных сельскохозяйственных земель. Встречаются одноствольные и многоствольные формы. Единично в первом ярусе древостоя встречаются *Pinus kochiana*, *Carpinus orientalis* Mill., *Sorbus aucuparia*, *Fraxinus excelsior* L., *Pyrus caucasica* Fed., *Salix caprea* L., *Tilia cordata* Mill.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2017–2018 гг. в Тебердинском заповеднике (долины рек Алибек, Домбай-Ульген, Гоначхир, Аманауз), а также на Гунибском плато, в окрестностях

экспериментальной базы Горного ботанического сада ДНЦ РАН (Дагестан). Геоботанические описания выполнены по стандартной методике на пробных площадях (ПП) размером 20×20 м. (Ипатов, Мирин, 2008). Учитывались высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склонов. Всего выполнено 24 геоботанических описания березовых лесов в Тебердинском заповеднике и 23 – в природном парке «Верхний Гуниб».

Все описанные сообщества разделены на группы. К одной группе отнесены фитоценозы, сходные по составу доминантов древесного и травяно-кустарничкового ярусов; также учтено сходство группы менее обильных видов. Количество материала недостаточно для выделения валидных синтаксонов, однако большинство описанных нами сообществ можно отнести к ассоциациям, встречающимся как на Северном, так и на Южном макросклонах Кавказа, выделенным ранее (Тумаджанов, 1960, Квачакидзе, 1979 и др.). Для анализа в данной работе использована часть собранного материала, отобраны группы сообществ, представленные большим количеством описаний: из Тебердинского заповедника – 8 описаний березняков лесовейниковых и 4 – аконитовых; с Гунибского плато – 10 описаний березняков белоосочковых, 3 – валериановый, 3 – коротконожковых.

Условия произрастания изученных горных березняков различаются (табл. 1).

Диапазон высот, на которых сделаны описания – 1510–1960 м н.у.м. на территории природного парка «Верхний Гуниб» и 1880–2260 м н.у.м. – в Тебердинском заповеднике (табл. 2). Таким образом, на сходных высотных уровнях березняки описаны на уровне от 1880 до 1960 м. Отличается экспозиция склонов, которую занимают описанные сообщества *Betula litwinowii*. На территории природного парка «Верхний Гуниб» – это склоны северной и северо-восточной экспозиции, тогда как в Тебердинском заповеднике описания выполнены, большей частью, на склонах южной экспозиции.

**Таблица 1.** Характеристика районов исследования**Table 1.** Characteristics of the research areas

Характеристика	Гунибское плато (Акаев и др., 1996)	Тебердинский заповедник (Официальный сайт..., 2019; Елумеева и др., 2007)
Почвообразующие породы	карбонатные среднеюрские мергели и песчаники	кислые магматические и метаморфические породы и ледниковые и аллювиальные отложения
Климат	континентальный	суббореальный, умеренный
Среднегодовая температура воздуха	+7,7° С	+6,7° С (+4,0° С)
Среднегодовое количество осадков	680 мм	782,2 мм (1797,2 мм)
Период максимального выпадения осадков	июнь–июль	июнь, октябрь
Количество солнечных дней в году	310	255

*Примечание.* Для Тебердинского заповедника приведены данные двух метеостанций: ГМС «Теберда», 1313 м н.у.м., в скобках – ГМС «Северный Клухор», 2127 м н.у.м.

**Таблица 2.** Характеристика описанных сообществ**Table 2.** Characteristics of the described communities

Фитоценоз	Высота н.у.м. (м)	Экспозиция	Число видов на III	Сомкнутость древостоя
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
22Car	1501	С	38	0,4
21Car	1578	С	30	0,6
20Car	1633	ССВ	41	0,3
7Car	1674	СВ	35	0,3
8V	1715	С	28	0,5
9Car	1724	СВ	43	0,6
16Car	1725	С	34	0,4
3Car	1726	С	30	0,4
5V	1767	ССЗ	34	0,8
6V	1782	С	33	0,5
11В	1795	СВ	31	0,6
15В	1829	СВ	34	0,5
1Car	1868	В	36	0,8
9А	1880	С	56	0,7
13А	1881	Ю	39	0,6
14В	1886	СВ	35	0,7
4А	1900	Ю	39	0,6
13Car	1910	З	30	0,5
2Cl	1937	Ю	37	0,5
10Cl	1940	Ю	64	0,5
16Cl	1959	Ю	26	0,1

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5
12Car	1961	С	36	0,5
12А	1972	Ю	32	0,8
11С1	1986	Ю	47	0,5
19С1	2219	Ю	24	0,8
20С1	2220	ЮЮВ	35	0,5
17С1	2241	Ю	30	0,9
18С1	2260	Ю	33	0,8

*Примечание.* Цветом выделен диапазон высот, общий для тебердинских и гунибских березняков. Фитоценозы: 5V, 6V, 8V – березняк валериановый, 11В, 14В, 15В – березняк коротконожковый, 1Сar, 3Сar, 7Сar, 9 Сar, 12Сar, 13Сar, 16Сar, 20–22Сar – березняк белоосочковый, 4А, 9А, 12А, 13А – березняк аконитовый, 2С1, 10С1, 11С1, 16–20С1 – березняк лесновейниковый. ПП – пробная площадь

Индексы биоразнообразия вычислены в программе PAST ver. 1.52 (Hammer et al., 2001). Анализировались списки видов сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса. Использовались следующие индексы: Менхиника (Menhinick – DMn) и Маргалефа (Margalef – DMg), Шеннона (Shannon – H), Симпсона (1–D), выравненности Шеннона-Вивера (Evenness H'/lnS) и индекс доминирования (Dominance – D) (Мэгарран, 1992; Лебедева и др., 2002).

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫДЕЛЕННЫХ ГРУПП СООБЩЕСТВ

Группа **березняк белоосочковый**. В сообществах этой группы в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Carex alba* Scop. Этот вид предпочитает хорошо дренированные карбонатные почвы на облесенных скалистых, большей частью известняковых склонах, на обнажениях известняка; также встречается на возвышенностях и в лесном поясе гор (Флора СССР, 1935; Плантариум..., 2007–2019). Содоминантами являются *Astrantia major* L., *Campanula collina* Sims, *Cicerbita racemosa* (Willd.) Beauverd, *Trifolium ambiguum* M. Bieb., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Betonica macrantha* K. Koch. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 47% (от 20 до 80%). В этом ярусе постоянно присутствуют *Pyrethrum roseum* (Adams) M. Bieb., *Galium valantioides* M. Bieb., *Poa pratensis* L., *Carum*

*alpinum* (M. Bieb.) Benth. et Hook. f., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Ranunculus caucasicus* M. Bieb., *Primula macrocalyx* Bunge, *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., *Alchemilla tephrosERICA* (Buser) Juz., *Primula cordifolia* Rupr., *Taraxacum officinale* Wigg., *Rubus saxatilis* L., *Chaerophyllum aureum* L., *Asperula molluginoides* (M. Bieb.) Rchb., *Lilium monadelphum* M. Bieb. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса в среднем 18% (5–25%). В древостое доминирует *Betula litwinowii*, лишь во втором ярусе древостоя изредка единично встречаются *Betula raddeana*, *Salix caprea*, *Pinus kochiana*, *Carpinus orientalis*. В подросте также единично отмечены *Pinus kochiana*, *Carpinus orientalis*, *Sorbus aucuparia*, *Fraxinus excelsior*. Подлесок не выражен, представлен одиночными экземплярами различных видов шиповника (*Rosa oxyodon* Boiss., *R. canina* L., *R. spinosissima* L.), *Juniperus oblonga* Bieb., *Cotoneaster integerrimus* Medik.

Сообщества этой группы описаны нами на Гунибском плато на северных, северо-западных и северо-восточных склонах крутизной от 20 до 50° (в среднем 33°), на участках склонов со значительной пастбищной нагрузкой. Почвы под этими сообществами сравнительно сухие, как правило, маломощные.

Группе **березняк коротконожковый** можно рассматривать как вариант широко распространенного березняка злаково-разнотравного (*Betuletum herbosum*)

(Буш Н., Буш Е., 1936; Тумаджанов, 1938; Долуханов, 1946; Махатадзе, Урушадзе, 1972; Квачакидзе, 1979). В травяном ярусе доминирует *Brachypodium sylvaticum*, содоминантами являются *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 53% (от 40 до 75%). С высоким постоянством встречаются *Chaerophyllum aureum*, *Geranium sylvaticum* L., *Campanula glomerata* L., *Lathyrus cyaneus* (Steven) K. Koch.

Сообщества этой группы приурочены к склонам северо-восточной экспозиции. Крутизна склона 20°. Все описания сообществ этой группы выполнены на территории экспериментальной научной станции Горного ботанического сада Дагестанского ФИЦ РАН, где выпас отсутствует.

Группу **березняк валериановый**, как и предыдущую группу, можно рассматривать в качестве варианта березняка разнотравного (*Betuletum herbosum*) (Буш Н., Буш Е., 1936; Тумаджанов, 1938; Долуханов, 1946; Махатадзе, Урушадзе, 1972; Квачакидзе, 1979). В сообществах этой группы основным доминантом травяно-кустарничкового яруса является *Valeriana tiliifolia* Troitsky, содоминантами – *Carex alba*, *Chaerophyllum aureum*, *Astrantia major*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 63% (от 60 до 70%). Среди константных видов отмечен целый ряд видов, приуроченных к скальным местообитаниям: *Galium valantioides*, *Carum alpinum*, *Vicia abbreviata* Fisch. ex Spreng., *Ranunculus oreophilus* M. Bieb., *R. caucasicus* M. Bieb., *Alchemilla tephrosERICA*. Сообщества группы приурочены к довольно влажным, склонам северной экспозиции, крутизной в среднем 40° (от 30 до 45°). Почвы под этими сообществами маломощные и средней мощности (до 45 см). Встречаются выходы скальных пород.

Группа **березняк лесновейниковый** соответствует широко распространенной ассоциации *Betuletum calamagrostiedosum arundinaceae* (Буш Н., Буш Е., 1936; Квачакидзе, 1979; Гулишавили и др., 1975). Доминантом

в этих сообществах является *Calamagrostis arundinacea*, содоминантами – *Geranium sylvaticum*, *Melica nutans* L. Постоянно присутствуют *Poa nemoralis* L., *Lilium kesselringianum* Misch., *Dactylis glomerata* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 70% (от 50 до 85%). Описанные нами сообщества приурочены к склонам южной экспозиции с маломощными почвами, сравнительно сухим и хорошо освещенным, с крутизной склона в среднем 8° (от 0 до 30°).

Группу **березняк аконитовый** можно рассматривать как вариант ассоциации *Betuletum altherbosum* (березняк высоко-травный), выделявшейся в разных районах северного и южного макросклонов Кавказа (Буш Н., Буш Е., 1936; Махатадзе, Попов, 1965; Квачакидзе, 1979 и др.). Доминантом в сообществах этой группы является *Aconitum orientale* Mill., содоминантами – *Campanula latifolia*, *Geranium sylvaticum*, *Milium effusum* L. Постоянно встречаются *Myosotis sylvatica* (Ehrh.) Hoffm., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Heracleum asperum* (Hoffm.) Bieb., *Dactylis glomerata*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 56% (от 40 до 75%). Сообщества этой группы описаны на склонах южной экспозиции, крутизной в среднем 35° (от 30 до 45°). Встречаются в нижней части субальпийского пояса на влажных почвах.

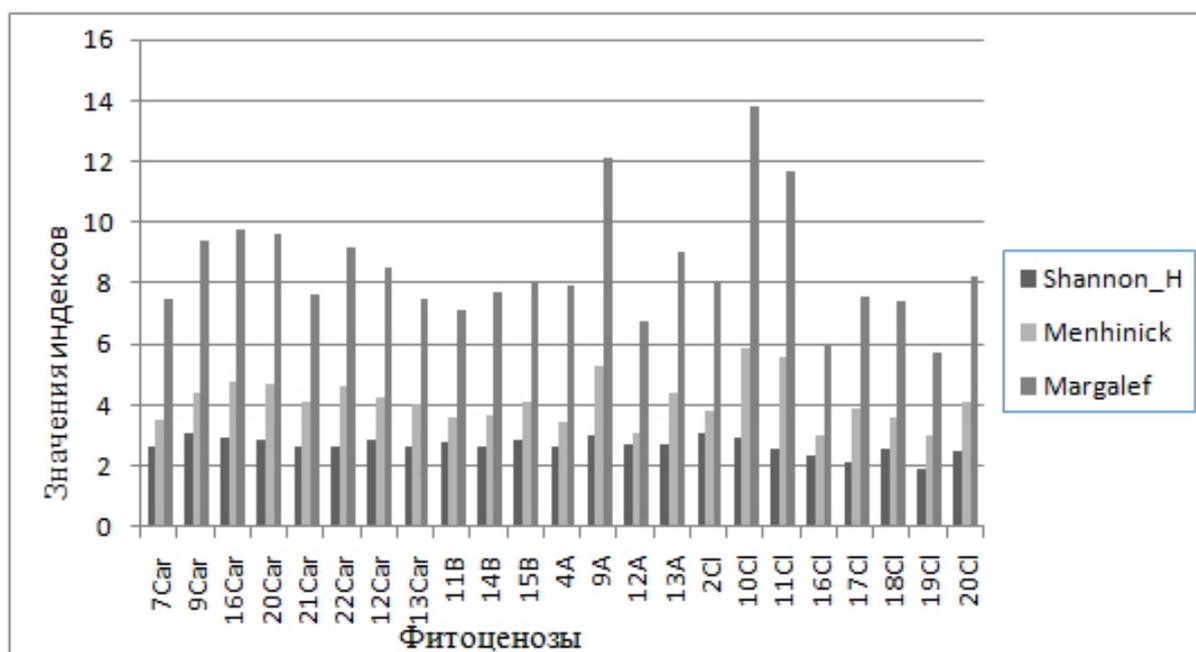
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вычисление индексов является неотъемлемой частью ценотического анализа, позволяет объективно оценить разнообразие, сравнивать растительные ассоциации друг с другом, а также применяется с целью мониторинга и определения природоохранного статуса сообществ. Большинство различий между индексами, измеряющими биоразнообразие, связано со степенью учета выравнинности и видового богатства. Видовое богатство (*species richness*) является наиболее очевидным показателем видового разнообразия и одним из важнейших признаков сообщества, под которым понимается число видов на единицу площади в сообществе (*S* – от *species*). Применяются также индексы, при-

званные нивелировать ошибку «недовываения». Например, индексы видового богатства Менхиника и Маргалефа основаны на соотношении числа выявленных в сообществе видов (S) и общего числа особей всех видов (N) (Алексанов, 2017).

Травяно-кустарничковый ярус рассматриваемых березняков характеризуется высоким видовым богатством (в среднем – 36 видов для пробной площади) (табл. 1). Несколько выше видовое богатство в березняках Тебердинского заповедника – 39, тогда как в сообществах Гунибского плато оно составляет

лишь 34 вида. Там же наблюдается максимальная видовая насыщенность (количество видов для одного геоботанического описания): 64 вида сосудистых растений в березняке лесноейниковом и 56 – в высокотравном. В то же время, березняки Тебердинского заповедника отличаются значительным колебанием числа видов: минимальные величины видовой насыщенности также получены в березняках лесноейниковых (24 и 26 видов). Видовое богатство гунибских березняков гораздо стабильнее, что подтверждается индексами Менхиника и Маргалефа (рис. 1).

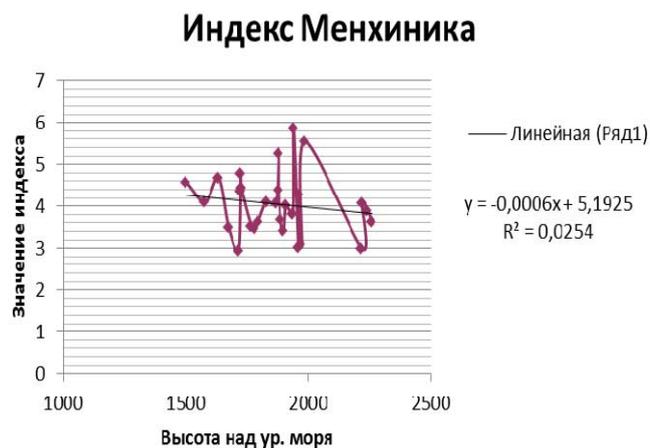


**Рис. 1.** Значение индексов Менхиника, Маргалефа и Шеннона для сообществ исследованных березняков

**Fig. 1.** The value of Menhinick's, Margalef's and Shannon's indices for the investigated birch communities

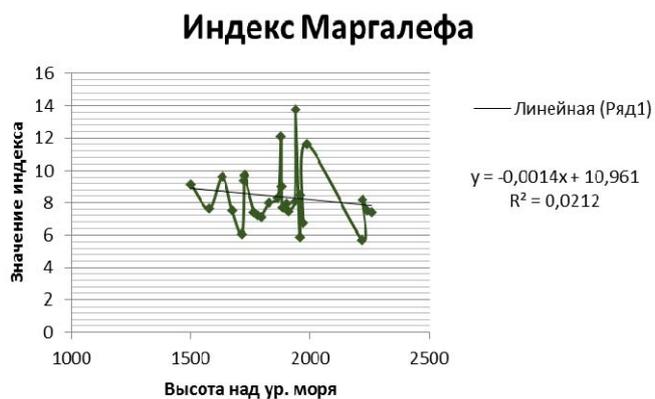
При различии в условиях произрастания, показатели видового разнообразия сообществ демонстрируют некоторые общие закономерности по отношению к экологическим условиям. Индексы Менхиника и Маргалефа, уменьшаются с высотой н.у.м. и со сменой экспозиции с северной на южную (рис. 2). Эти индексы более чувствительны к

численности отдельных видов растений, но не учитывают их выравненность. Кроме того, они полностью зависят от объема выборки (Андреев, 2002). Наименьшие средние значения эти индексы демонстрируют в березняках валериановых и коротконожковых (табл. 3).



**Рис. 2.** Изменение индексов Мехника и Маргалефа с высотой над уровнем моря

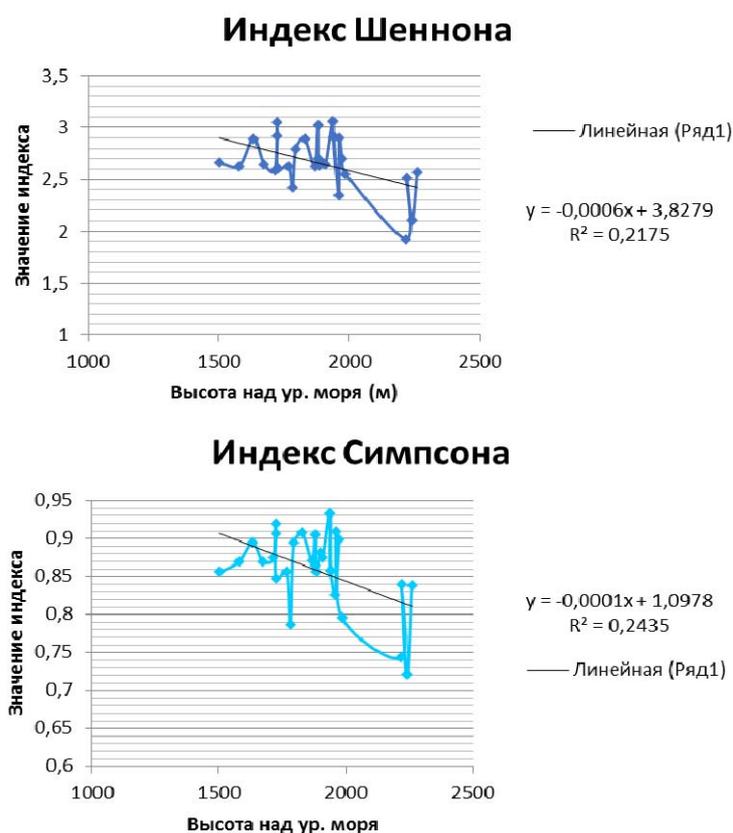
**Fig. 2.** The change in indices of Menchinick and Margalef with a change in height above sea level



**Таблица 3.** Средние значения индексов для рассматриваемых групп сообществ

**Table 3.** Average values of indices for the considered groups of communities

Группы сообществ Индексы	Березняк валериановый	Березняк коротконожковый	Березняк белоосочковый	Березняк лесновейниковый	Березняк аконитовый
Среднее число видов	32	33	35	37	42
Менхиника	3,31	3,81	4,29	4,12	4,05
Маргалефа	6,90	7,62	8,71	8,54	8,95
Шеннона	2,55	2,77	2,76	2,50	2,77
Симпсона	0,84	0,89	0,88	0,82	0,89
Доминирования	0,16	0,14	0,12	0,18	0,11



**Рис. 3.** Изменение индексов Шеннона и Симпсона с высотой над уровнем моря

**Fig. 3.** The change in indices of Shannon and Simpson with a change in height above sea level

Еще резче с высотой падают индексы Шеннона и Симпсона (рис. 3). Считается, что первый придает большее значение редким видам и видам средних рангов, а второй – обычным (Андреев, 2002; Лебедева и др., 2002).

Индекс Симпсона варьирует от 0 до 1 и также называется «вероятность межвидовых встреч» или индекс полидоминантности Симпсона. Эта мера очень чувствительна к присутствию в выборке наиболее обильных видов, но слабо зависит от видового богатства (Алексанов, 2017). Индекс Симпсона демонстрирует довольно высокое среднее значение: 0,85, что может свидетельствовать о значительной роли обычных видов в сложении травостоя рассматриваемых березняков и их полидоминантности. При этом, средние значения данного индекса для отдельных групп сообществ имеют очень близкие величины (табл. 2).

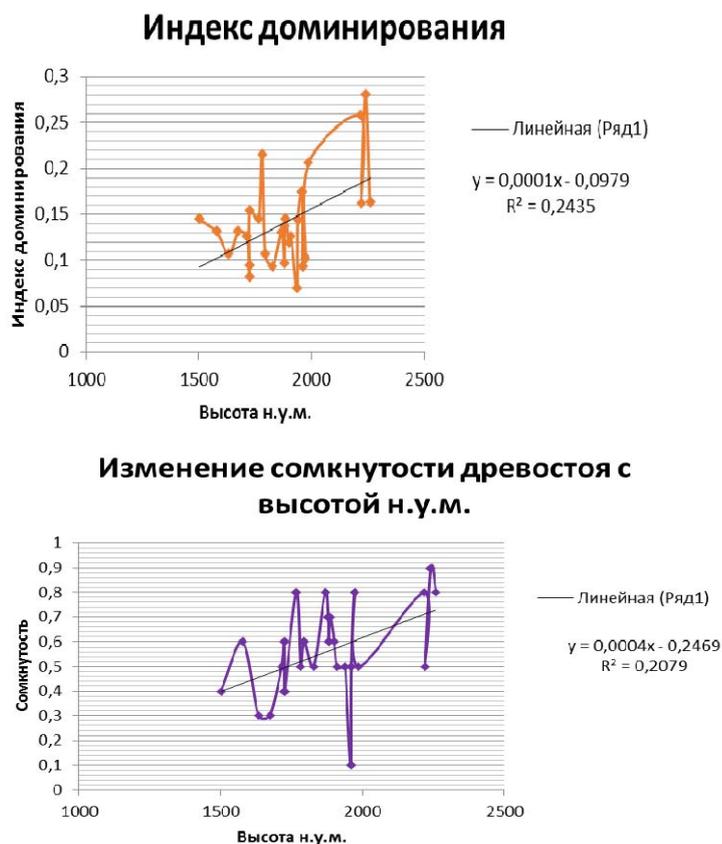
Индекс Шеннона является самой популярной мерой видового разнообразия (Андреев, 2002; Бондаревич, Коцюржинская, 2014; Букша и др., 2014; Черненко, 2014), определяет видовое богатство: чем больше

его значения, тем выше видовое разнообразие сообщества. Для изученных березняков индекс Шеннона в среднем оказался равен 2,67 (для дагестанских – 2,61, для тебердинских – 2,77). Индекс Шеннона обычно варьирует в пределах от 1,5 до 3,5, но может достигать до 5 (Алексанов, 2017). В изученных сообществах с *Betula litwinowii* он имеет, таким образом, средние значения показателя. Для сравнения: для дубрав из *Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb. российского Дальнего Востока индекс Шеннона составил (в среднем также по пяти ассоциациям) – 2,23 (Прилуцкий, 2003). Для похожих дубрав (*Q. mongolica*) Забайкалья среднее значение индекса – 2,61 (Бондаревич, Коцюржинская, 2014). Для дубняков (*Q. robur* L.) Харьковской области – 2,02 (Букша и др., 2014). Высокие значения индекса Шеннона характерны для синтаксонов с высоким видовым богатством. Например, для вторичных лугов Центрально-Лесного заповедника индекс Шеннона колеблется в пределах: 3–3,7 (Бородулина, Чердниченко, 2017). А неморальные и луговые березняки (*Betula pendula*, *B. pubescens*) заповедника «Калужские Засеки» демонстрируют вели-

чину индекса от 4,4 до 5,1 (Ханина и др., 2016).

Индекс доминирования – величина, обратная индексу полидоминантности Симпсона (Андреев, 2002). Средние его значения для групп сообществ ожидаемо невысоко

(табл. 2), что свидетельствует о полидоминантности большинства исследованных сообществ. Индекс доминирования для рассматриваемых сообществ, вслед за сомкнутостью древесного полога, показывает тренд на увеличение с ростом высоты н.у.м. (рис. 4).



**Рис. 4.** Изменение индексов доминирования и сомкнутости древостоя с высотой над уровнем моря  
**Fig. 4.** Change of indices of dominance and density of a stand with change of height above sea level

Это, вероятно, связано с расположением березняков с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Calamagrostis arundinacea*, как более сильного эдификатора (табл. 1), на участках с большими значениями высот н.у.м.

Помимо видового богатства, видовое разнообразие определяется выравненностью (*evenness*) – равномерностью распределения видов по их обилию в сообществе. Это один из немногих точных показателей структуры сообщества и важный компонент видового разнообразия (Мэгарран, 1992). Выравненность – показатель плотности вида и его положения в структуре доминирования (Логи-

нова, Лопух, 2011). Выравненность может свидетельствовать о том, как складываются отношения конкуренции и благоприствования между видами в условиях конкретных местообитаний (Василевич, 2014).

Обследованным горным березнякам свойственны сравнительно невысокие значения выравненности при относительно небольшом покрытии доминирующего вида. Сравнение видового разнообразия изученных горных березняков Кавказа и березняков Северо-Запада Европейской России (Василевич, Кессель, 2017) показывает, что значения выравненности выше в равнинных сообществах (табл. 4).

**Таблица 4.** Видовое разнообразие сообществ березовых лесов**Table 4.** The species diversity of communities of birch forests

Сообщества	Число видов	Сомкнутость крон, %	Выравненность
Березняк таволговый (Василевич, Кессель, 2017)	21	64	0,49
Березняк лесноейниковый (Василевич, Кессель, 2017)	25	62	0,58
Березняк олуговельй (Василевич, Кессель, 2017)	29	64	0,69
*Березняк валериановый	32	62	0,41
*Березняк коротконожко- вый	33	60	0,49
*Березняк лесноейниковый	37	58	0,37
*Березняк белоосочковый	37	48	0,38
*Березняк высокотравный	42	68	0,39

*Примечание:* знаком \* отмечены горные березняки из *Betula litwinowii*. В таблице приведены средние значения показателей

Выравненность луговых и неморальных березняков заповедника «Калужские Засеки» еще больше: 0,9–0,91 (Ханина и др., 2016). Число видов, напротив, больше в горных березняках. Это означает, что при столь значительном общем видовом богатстве березняков с доминированием березы Литвинова, наблюдаемое разнообразие ниже возможного для этих сообществ.

В ряде работ показано, что значения индексов разнообразия коррелируют друг с другом, поскольку используют из биологических выборок сходную информацию (Лебедева и др., 2002; Букша и др., 2014). Это можно видеть и на примере индексов разнообразия, рассчитанных нами для березняков из *Betula litwinowii*. Сходным образом меняются попарно индексы Менхиника и Маргалефа (табл. 3, рис. 2), а также индексы Симпсона и Шеннона (табл. 3, рис. 3). Первые сильнее реагируют на величину видового богатства, вторые, явственнее, – на изменение условий (в нашем случае, высоты н.у.м. и экспозиции).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено сравнение индексов, отражающих различные аспекты биоразнообразия, для пяти групп сообществ горных березовых лесов, описанных в Тебердинском заповеднике и природном парке «Верхний Гу-

ниб». Величины индексов Менхиника и Маргалефа, чутко реагируя на количество видов в описании, варьируют сильнее и демонстрируют больший разброс средних значений. При достаточно высоком видовом богатстве индексы Симпсона и Шеннона имеют средневисокие значения. Выравненность травяно-кустарничкового яруса исследованных горных сообществ невелика и ниже таковой для равнинных березовых лесов Северо-Запада РФ. Возможные причины этого явления – разнообразие местообитаний, которое выражается, в основном, в высоком разнообразии микроклиматических условий, различиях в мощности и степени увлажнения почвы, следствием чего является пестрота напочвенного покрова и полидоминантность травяно-кустарничкового яруса.

Индексы Менхиника и Маргалефа демонстрируют большую стабильность величины видового разнообразия гунибских березняков по сравнению с тебердинскими.

Индексы Шеннона и Симпсона близки по смыслу, поэтому для сравнения синтаксонов, в зависимости от имеющейся выборки, можно использовать тот индекс, который демонстрирует более выраженную реакцию на изменение определенного фактора (количество редких или обычных видов, изменение экото-

пических условий). Однако, учитывая, что индекс Шеннона чаще используется исследователями, в большинстве случаев целесообразно рассчитывать именно его, чтобы иметь больше вариантов для сравнения.

Значения индекса доминирования больше в тебердинских березняках. Индекс доминирования будет полезен при сравнении больших массивов данных для выявления синтаксонов, в сообществах которых присутствуют сильные эдификаторы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. 1996. Физическая география Дагестана. Махачкала: Школа. 384 с.
- Александров В.В. 2017. Методы изучения биологического разнообразия. Калуга. 70 с.
- Андреев А.В. 2002. Оценка биоразнообразия: мониторинг и экосети. Кишинев. 168 с.
- Беднова О.В. 2009. Структурное разнообразие лесных биогеоценозов как параметр лесоэкологического мониторинга городских охраняемых природных территорий. *Лесной Вестник. Сер. Биология*. № 5. С. 182–190.
- Бондаревич Б.А., Коцюржинская Н.Н. 2014. Использование индексов биоразнообразия для оценки флоры дубняков Восточного Забайкалья. *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. XIII Международ. науч.-практич. конф. Барнаул. С. 40–43.
- Бородулина В.П., Чередниченко О.В. 2017. Видовое богатство травяных фитоценозов при разных режимах использования (на примере Центрально-лесного заповедника). *Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы Международ. науч. конф., посвящ. 100-летию каф. ботаники Тверск. гос. ун-та*. Тверь. С. 40–42.
- Букша И.Ф., Волкова Р.Е., Пастернак В.П., Пивовар Т.С., Яроцкий В.Ю. 2014. Методические подходы к оценке биоразнообразия лесов на примере дубрав лесостепи Харьковской области. *Науч. ведомости Белгородск. ун-та. Сер. Естеств. науки*. № 10(181), вып. 27. С. 24–33.
- Буш Н.А., Буш Е.А. 1936. Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. М.; Л. 264 с.
- Василевич В.И. 2014. Видовое разнообразие суходольных лугов Северо-Запада Европейской России. *Ботанический журн.* Т. 99, № 2. С. 226–236.
- Василевич В.И., Кессель Д.С. 2017. Видовое разнообразие сообществ березовых и сероольховых лесов Северо-Запада России. *Ботанический журн.* Т. 102, № 5. С. 585–597.
- Голгофская К.Ю. 1967. Растительность полосы верхнего предела леса в Кавказском заповеднике. *Ботанический журн.* Т. 52, № 2. С. 202–213.

Результаты проведенных исследований подтверждают распространенный тезис о необходимости использования для научных исследований и мониторинга лесов комплекса показателей, характеризующих напочвенный покров (Беднова, 2009; Букша и др., 2014). Поскольку невозможно выделить единственный индекс, объективно характеризующий видовое разнообразие, желательно вычислять как индексы видового богатства, так и непараметрические критерии, особенно учитывающие выравненность.

## REFERENCES

- Akaev B.A., Ataev Z.V., Gadzhiev B.S. 1996. Physical Geography of Daghestan. Makhachkala. 384 p. (In Russ.)
- Aleksanov V.V. 2017. Methods of studying biological diversity. Kaluga. 70 p. (In Russ.)
- Andreev A.V. 2002. Biodiversity assessment: monitoring and eco-networks. Kishinev. 168 p. (In Russ.)
- Bednova O.V. 2009. Structural diversity of forest biogeocenoses as a parameter of geoecological monitoring of urban protected areas. *Forest Bulletin. Ser. Biology*. 5: 182–190. (In Russ.)
- Bondarevich B.A., Kotsyurzhinskaya N.N. 2014. Use of biodiversity indices to assess the flora of oak forests in Eastern Transbaikalia. In: *Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia*. XIII International scientific and practical conference. Barnaul. Pp. 40–43. (In Russ.)
- Borodulina V.P., Cherednichenko O.V. 2017. Species richness of herbal phytocenoses at different modes of use (on the example of the Tsentralno-lesnoy Reserve). In: *Biodiversity: approaches to study and conservation: proceedings of the International scientific conference dedicated to the 100th anniversary of the Department of Botany of Tver state University*. Tver. Pp. 40–42. (In Russ.)
- Buksha I.F., Volkova R.E., Pasternak V.P., Pivovarov T.S., Yarotsky V.Yu. 2014. Methodological approaches to forest biodiversity assessment on the example of forest-steppe oak forests of Kharkiv region. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Ser. Natural Sciences*. 10(27): 24–33. (In Russ.)
- Bush N.A., Bush E.A. 1936. Vegetation cover of Eastern South Ossetia and its dynamics. Moscow; Leningrad. 264 p. (In Russ.)
- Chernenkova T.V. 2014. Biodiversity of forest cover under technogenic pollution. *Ecology*. 1: 3–13. (In Russ.)
- Chilikina L.N., Shiffers E.V. 1962. Vegetation map of Dagestan ASSR. Moscow; Leningrad. 96 p. (In Russ.)
- Dolukhanov A.T. 1956. Subalpine crooked of Caucasus. In: *Academician V.N. Sukachev to the 75th anniversary of his birth*. Leningrad; Moscow: Publishing house of the Academy of Science USSR. Pp. 158–170. (In

- Гроссгейм А.А. 1948. Растительный покров Кавказа. М. 268 с.
- Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилишко Л.И. 1975. Растительность Кавказа. М. С. 161, 175.
- Долуханов А.Г. 1956. Субальпийские криволеся Кавказа. Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Л.; М.: Изд-во АН СССР. С. 158–170.
- Долуханов А.Т. 1946. Верхние пределы альпийской растительности в истоках Аварского Койсу (Дагестан). *Тр. Тбилисского бот. ин-та*. Т. 9. С. 27–34.
- Елумеева Т.Г., Салпагаров А.Д., Онипченко В.Г. 2007. Динамика температуры и количества осадков на территории Карачаево-Черкесской республики во второй половине XX века. *Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника*. *Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника*. Вып. 27. М. С. 20–29.
- Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. СПб. 72 с.
- Квачакидзе Р.К. 1979. Высокогорные леса южного склона Большого Кавказа и основные направления их смен (в пределах Грузинской ССР). Тбилиси. 220 с.
- Кононов В.Н. 1957. Растительность Тебердинского государственного заповедника. *Тр. Тебердинского гос. заповедника*. Т. I. С. 85–112.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А., Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алешченко Г.М., Смуров А.В., Максимов В.Н., Тикун В.С., Огуреева Г.Н., Котова Т.В. 2002. География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Науч. и учеб.-методич. центр. 432 с.
- Логина Е.В., Лопух П.С. 2011. Гидроэкология: курс лекций. Минск: БГУ. 300 с.
- Махатадзе Л.Б., Попов И.Д. 1965. Типы леса Закавказья. М.: Лесная пром-ть. 132 с.
- Махатадзе Л.Б., Урушадзе Т.Ф. 1972. Субальпийские леса Кавказа. М.: Лесная пром-ть. 112 с.
- Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект флоры Дагестана. Т. 1–4. Махачкала: Изд. дом «Эпоха».
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. С. 14–17.
- Официальный сайт Тебердинского заповедника [Электронный ресурс]. URL: <https://tgbpbz.ru/prirodnaya-harakteristika/#1553770002629-18e179d8-0959> (дата обращения 01.11.2019)
- Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007—2019. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/8360.html> 1 (дата обращения 01.11.2019)
- Прилуцкий А.Н. 2003. Жизнеспособность дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности. Владивосток. 164 с.
- Суджашвили Б.И. 1957. Естественное возобновление субальпийских березняков Главного Кавказского хребта и методы ведения хозяйства в них. *Тр. Тебердинского гос. заповедника*. М. Т. I. С. 271–274.
- Тумаджанов И.И. 1960. К типологии субальпийских (Russ.)
- Dolukhanov A.T. 1946. The upper limits of Alpine vegetation in the sources of the Avar Koyusu (Dagestan). *Trudy Tbilisskogo botanicheskogo instituta*. 9: 27–34. (In Russ.)
- Elumeeva T.G., Salpagarov A.D., Onipchenko V.G. 2007. Dynamics of temperature and precipitation in the Karachay-Cherkess Republic in the second half of the XX century. In: *Composition and structure of high-mountain ecosystems of Teberdinsky reserve*. Proceedings of the Teberdinsky state biosphere reserve, iss. 27. Moscow. Pp. 20–29. (In Russ.)
- Flora URSS. 1935. Genus 235. – *Carex*. Leningrad: Ed. Academiae Scientiarum URSS. Vol. 3. Pp. 103. (In Russ.)
- Golgofskaya K.Yu. 1967. Vegetation of the upper limit of the forest in the Caucasian reserve. *Botanicheskii zhurnal*. 52(2): 202–213. (In Russ.)
- Grossheim A.A. 1948. Vegetation cover of the Caucasus. Moscow. 268 p. (In Russ.)
- Gulisashvili V.Z., Makhatadze L.B., Prilipko L.I. 1975. Vegetation of the Caucasus. Moscow. Pp. 161, 175. (In Russ.)
- Hammer O., Harpe D.A.T., Ryan R.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*. 4(1): 9.
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. The description of the phytocenosis. Methodical recommendations. Saint Petersburg. 71 p. (In Russ.)
- Khanina L.G., Smirnov V.E., Bobrovsky M.V. 2016. Assessment of species diversity of plant communities of the reserve "Kaluga Zaseki" on the basis of Shannon and Simpson indices and hill numbers. *Lesovedenie*. 1: 65–73. (In Russ.)
- Kononov V.N. 1957. Vegetation of Teberda state reserve. In: *Proceedings of the Teberda state reserve*. Vol. I. Pp. 85–112. (In Russ.)
- Kvachakidze R.K. 1979. Alpine forests of the southern slope of the Greater Caucasus and the main directions of their shifts (within the Georgian SSR). Tbilisi. 220 p. (In Russ.)
- Lebedeva N.V., Krivolutsky D.A., Puzachenko Yu.G., Dyaconov K.N., Aleshchenko G.M., Smurov A.V., Maksimov V.N., Tikunov V.S., Ogureeva G.N., Kotova T.V. 2002. Geography and biodiversity monitoring. Moscow: Publishing house of the Scientific and educational center. 432 p. (In Russ.)
- Loginova E.V., Lopukh P.S. 2011. Hydroecology: a course of lectures. Minsk: BSU. 300 p. (In Russ.)
- Magurran E. 1992. Ecological diversity and its measurement. Moscow. Pp. 14–17. (In Russ.)
- Makhatadze L.B., Popov I.D. 1965. Forest types of Transcaucasia. Moscow: Lesnaya promyshlennost'. 132 p. (In Russ.)
- Makhatadze L.B., Urushadze T.F. 1972. Subalpine forests of the Caucasus. Moscow: Lesnaya promyshlennost'. 112 p. (In Russ.)
- Murtazaliev R.A. 2009. The Synopsis of the flora of Dag-

- криволесий Тебердинского заповедника. *Тр. Тебердинского гос. заповедника*. Вып. II. С. 63–105.
- Тумаджанов И.И. 1938. Леса Горной Тushетии. *Тр. Тбилисского бот. ин-та АН Груз. ССР*. Т. V. С. 105–248.
- Флора СССР. 1935. Род 235. Осока – *Carex*. Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 103.
- Ханина А.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. 2016. Оценка видового разнообразия растительных сообществ заповедника «Калужские Засеки» на основе индексов Шеннона и Симпсона и чисел Хилла. *Лесоведение*. № 1. С. 65–73.
- Черненко Т.В. 2014. Биоразнообразие лесного покрова при техногенном загрязнении. *Экология*. № 1. С. 3–13.
- Чилакина А.Н., Шифферс Е.В. 1962. Карта растительности Дагестанской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 96 с.
- Шильников Д.С. 2010. Конспект флоры Карачаево-Черкессии. Ставрополь: Аргус. 284 с.
- Шифферс Е.В. 1953. Растительность Северного Кавказа и его природно-кормовые угодья. Л. 368 с.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan R.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*. 4(1): 9.
- estan. Vol. 1–4. Makhachkala: Publishing house "Epocha". (In Russ.)
- Official site of the Teberdinsky nature reserve. URL: <https://tgpbz.ru/prirodnaya-harakteristika/#1553770002629-18e179d8-0959> (accessed 01.11.2019) (In Russ.)
- Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007—2019. URL: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/8360.html> (accessed 01.11.2019) (In Russ.)
- Prilutsky A.N. 2003. Viability of Mongolian oak in conditions of different moisture availability. Vladivostok. 164 p. (In Russ.)
- Shiffers E.V. 1953. Vegetation of the North Caucasus and its natural forage lands. Leningrad. 368 p. (In Russ.)
- Shilnikov D.S. 2010. Conspectus of flora of Karachay-Cherkessia. Stavropol: Argus. 284 p. (In Russ.)
- Sudzhashvili B.I. 1957. Natural renewal of subalpine birch forests of the Main Caucasian ridge and methods of farming in them. In: *Proceedings of the Teberda state reserve*. Moscow. Iss. I. Pp. 271–274. (In Russ.)
- Tumadzhanov I.I. 1938. Forest Mountain Tusheti. *Trudy Tbilisskogo botanicheskogo instituta AN Gruzinskoy SSR*. 5: 105–248. (In Russ.)
- Tumadzhanov I.I. The typology of the subalpine crooked of the Teberdinsky nature reserve. In: *Proceedings of the Teberda state reserve*. 1960. Iss. II. Pp. 63–105. (In Russ.)
- Vasilevich V.I. 2014. Species diversity of dry meadows of the North-West of European Russia. *Botanicheskii zhurnal*. 99(2): 226–236. (In Russ.)
- Vasilevich V.I., Kessel D.S. 2017. Species diversity of birch and black alder forest communities in the North-West of Russia. *Botanicheskii zhurnal*. 102(5): 585–597. (In Russ.)

#### VARIETY OF GRASS-SHRUB LAYER OF BIRCH FORESTS OF TEBERDINSKY RESERVE AND NATURAL PARK "UPPER GUNIB"

Daria S. Kessel

Junior Researcher; Laboratory of General Geobotany

Ksenia V. Shchukina

Scientist Researcher; Laboratory of General Geobotany

Zagidat I. Abdurakhmanova

Junior Researcher; Laboratory for introduction and genetic resources of woody plants

Magomed G. Gadzhiataev

Junior Researcher; Laboratory for introduction and genetic resources of woody plants

Dmitriy S. Shilnikov

Cand. Sci. (Biol.), Head of the Ecological and Botanical station "Pyatigorsk"