

СООБЩЕНИЯ

КСЕРОФИЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2019 г. М. А. Тайсумов^{1,2,*}, Р. С. Магомадова², М. У. Умаров¹,
М. А.-М. Астамирова^{1,2}, Л. В. Багмет^{3,**}, А. С. Абдуразакова²

¹ Академия наук Чеченской Республики
пр-т М. Эсамбаева, 13, г. Грозный, 364024, Россия

² Чеченский государственный педагогический университет
ул. Киевская, 33, г. Грозный, 364037, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
имени Н.И. Вавилова

ул. Б. Морская, д. 42, г. Санкт-Петербург, 190000, Россия

*e-mail: musa_taisumov@mail.ru

**e-mail: herbar@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.12.2018 г.

После доработки 31.08.2019 г.

Принята к публикации 10.09.2019 г.

На основе данных о распространении эндемичных видов, входящих в состав моно и олиготипных таксонов, и установлении их флорогенетических связей, высказано предположение о гетерохронном проникновении на территорию Кавказа анцестральных ксерофильных элементов, мигрировавших из отдаленных центров образования ксерофильной флоры (среднеазиатского и средиземноморского) и вторичных, прилежащих к Кавказу — иранского и малоазиатского. Хронологически начало становления флоры ксерофитов Кавказа датируется верхним миоценом — периодом значительного горообразования, особенно возвышения Большого Кавказа.

Ключевые слова: эндемик, реликт, монотипный род, монотипная секция, монотипный ряд, ареал, центр видообразования

DOI: 10.1134/S0006813619090138

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ксерофиты — это часть биологического разнообразия, особая группа растений, сформировавшаяся в результате адаптивной эволюции под действием одного из важнейших экологических факторов внешней среды — дефицита влаги. Этот фактор вызвал целый веер адаптаций, следствием которых явилось появление большого разнообразия приспособительных анатомо-морфологических структур и физиологических особенностей среди систематически разных групп видов, которые позволили перенести неблагоприятные условия дефицита влаги во внешней среде от почти полного пересыхания и впадения в анабиоз до крайне короткого сокращения вегетационного периода в онтогенезе. Эти виды в настоящее время составляют около четверти флоры Российского Кавказа. Одной из нерешенных до конца проблем является история формирования флоры ксерофитов на этой территории.

Для решения этой проблемы в качестве объектов исследования взяты положение в системе таксонов и пространственная локализация эндемичных ксерофильных видов флоры Российского Кавказа, относящихся к категории систематических реликтов, а также установление их родственных связей.

Основные методы исследования – метод исторической реконструкции, метод морфолого-эколого-географического анализа, включая метод эволюционных рядов, а также метод флорогенетического анализа и синтеза (Kamelin, 2004). Информация о генетических и географических связях обсуждаемых таксонов получена путем анализа положения вида в системе рода (в случае монотипных родов – положения в системе семейства), что позволило выявить ближайших родственников и определить их географическую локализацию, предположить время и направления миграционных потоков анцестральных видов. Подобная методика была использована при анализе флоры западной части Центрального Кавказа (Galushko, 1976), анализе флоры Предкавказья (Ivanov, 1998).

Анализ распространения эндемичных видов позволил различать автохтонные (аборигенные) элементы, видообразование которых происходило в определенных локусах северного макросклона Большого Кавказа, и аллохтонные (миграционные) элементы, анцестральные типы которых формировались вне пределов северного макросклона. Становление последних сочетало миграционные процессы, с одной стороны, и процессы вымирания и сокращения ареалов видов, с другой. По времени происхождения эндемики подразделяются на две группы:

– палеоэндемики, имеющие регрессивные (сокращающиеся), локальные или сильно дизъюнктивные ареалы, далеко отстоящие от распространения близкородственных видов, также, в свою очередь, обитающих на ограниченных территориях;

– неоэндемики, обладающие прогрессивными (расширяющимися) ареалами, во многих случаях относимые к географическим расам.

Эти аналитические данные позволяют проводить флорогенетические построения, в том числе и корректировать имеющиеся модели флорогенеза.

Для выяснения начальных этапов флорогенеза целесообразно рассмотреть филогенетические связи особой категории эндемиков, относящейся к систематическим реликтам, стоящим обособленно в системе родов определенного семейства и не имеющих ближайших родственников на видовом уровне. Сам факт наличия в составе флоры подобного типа эндемиков является следствием длительных эволюционных процессов ее формирования, связанных, в первую очередь, с древними миграциями анцестральных форм, вызванных изменениями климата и палеогеографии в пределах Древнего Средиземья и прилегающих территорий.

ОБСУЖДЕНИЕ

В ксерофильной флоре Кавказа насчитывается три монотипных эндемичных рода: *Chiastophyllum* (Ledeb.) Stapf ex Berger (Crassulaceae), *Muehlbergella* Feer (Campanulaceae), *Pseudobetckea* (Hueck) Lincz. (Valerianaceae), а также один, условно олиготипный род, *Cladochaeta* DC. (Asteraceae); представители монотипных секций (подсекций) – *Psephellus annae* Galushko (Asteraceae), *Primula juliae* Kusn. (Primulaceae), *Campanula hypopolia* Trautv. (Campanulaceae); виды, входящие в состав монотипных рядов (14 видов) – *Pyrethrum galushkoi* Prima (Asteraceae), *Thymus pulchellus* C.A. Mey. (Lamiaceae), *Scabiosa gumbetica* Boiss. (Dipsacaceae), *Jurinea woronowii* IJin (Asteraceae), *Psephellus boissieri* (Sosn.) Sosn. (Asteraceae) и др.; представители олиготипных секций и рядов (11 видов) – *Potentilla ghalgana* Juz. (Rosaceae), *Psephellus schistosus* (Sosn.) Alieva (Asteraceae), *Cephalaria charadzeae* Schchian (Dipsacaceae), *Campanula ossetica* Bieb. (Campanulaceae), *Salvia daghestanica* Sosn. (Lamiaceae) и др. Все они являются ключевыми таксонами, родственные связи которых позволяют проследить ранние этапы флорогенеза ксерофильной флоры.

Chiastophyllum oppositifolium (Ledeb.) Berger (Crassulaceae) является эндемиком Западного Кавказа и Западного Закавказья и субэндемиком исследуемой территории. Большая часть ареала его расположена от верховий бассейна р. Мзымты до верховий

бассейна р. Риони, а на северном макросклоне Кавказского хребта — от верховий бассейна р. Белой до верховий бассейна р. Уруп. Это суккулент, обитающий под пологом леса на известняковых скалах. Представитель монотипного кавказского рода, выделенный из обширного, преимущественно средиземноморского рода *Umbilicus* DC., от видов которого отличается следующими признаками: ползучее корневище (а не клубневидно утолщенная или округлая подземная часть); накрест супротивное листорасположение (а не очередное); плоские листья, к основанию вдруг суженные в черешок (а не щитовидные или сердцевидные, в середине ворончато-углубленные) (Borisova, 1939, 1969). Результаты молекулярно-филогенетического анализа, на основании которого выделяются клады — группы близкородственных родов, показали (Goncharova, 2012), что род *Umbilicus* s.l. (incl. *Chyastophyllum* (Ledeb.) Stapf ex Berger) занимает обособленное положение в системе семейства Crassulaceae, он монокладовый (клада *Umbilicus* включает только один род), наиболее близок к многородовым кладам *Rhodiola* и *Hylotelephium*. Следовательно, следует искать его родственные связи с анцестральным средиземноморским предком, отделившимся от *Umbilicus* DC., очевидно, в верхнем палеогене, и в виде условного *Praechiastophyllum* попавшим на Кавказ с первой волной миграции.

Cladochaeta candidissima (Bieb.) DC. (Asteraceae) — субэндемик, эндемик центральной и восточной частей Большого Кавказа. Основная часть ареала вида расположена на северном макросклоне Большого Кавказа от верховий Баксана в Кабардино-Балкарии до верховий Ахтычая в Дагестане, в среднегорьях известен в долинах рек Аргун и Сулак. На южном макросклоне распространен в бассейнах рек Б. Лиахви и Алазани, а также р. Куры. В Азербайджане его ареал доходит до западной оконечности Апшеронского полуострова. В состав рода включается еще и *C. caspica* Sosn. ex Grossh., однако ареал этого вида находится в пределах ареала *C. candidissima* (Bieb.) DC., и, по мнению А.Г. Борисовой (Borisova, 1959), является его экологической расой. Ю.Л. Меницкий (Menytzky, 2008) также считает этот род монотипным, единственный вид которого близок к южнокавказским видам рода *Helichrysum* Mill. ряда *Callychisa* Kirp.

Muehlbergella oweriniana (Rupr.) Feeg (Campanulaceae) — локальный эндемик Внутригорного Дагестана, распространенный в нижнем течении Аварского Койсу и на хребте Салатау. Габитуально сходен с видами рода *Edraianthus* A. DC., которые распространены в Средиземноморье и на Балканском полуострове. Ан.А. Федоров при обработке рода во “Флоре СССР” (Fedorov, 1957b) не признавал самостоятельности рода *Muehlbergella* Feeg и сближал *Edraianthus owerinianus* (Rupr.) Feeg с *E. pumilio* A. DC. — эндемиком хребта Биоково в Хорватской области Далмации. Однако А.А. Колаковский (Kolakovsky, 1995) на основе анализа карпологических признаков семейства Campanulaceae пришел к заключению, что *Muehlbergella* Feeg и *Edraianthus* A. DC. не являются близкими родами, они резко отличаются карпологическими признаками (или строением плода). Плод видов рода *Edraianthus* A. DC. аксикорновый¹, цветоложе-разрывной, коробочки сплошь окружены жесткими прицветниками, конические, тонкостенные, но с сетью жилок, не поддающихся быстрому разрушению. Аксикорны апикальные, сросшиеся основаниями, со свободными носиками, передвигающиеся по стенкам конической чашечки, после разрыва очень тонкой осевой колонки полностью разрывают тонкостенный диск. Плод же *Muehlbergella* Feeg безаксикорновый, створчато-разламывающийся — тип очень мелкой коробочки, раскрытие которой происходит в результате раздвигания толстостенных створок до самого основания коробочки, и в период ее раскрытия опадают зубцы чашечки и венчик, а створки отгибаются наружу. По типу вскрытия плода *Muehlbergella* Feeg ближе всего к родам *Jasione* L. и *Wahlenbergia* Schumacher. По карпологическим и ряду других признаков, в том числе и

¹ Аксикорн — специализированная структура, прикрепленная обычно к осевой колонке, участвующая в диссеминации, вскрывающая наружные покровы коробочки.

по подушковидной жизненной форме, вид проявляет заметное сходство с ксерофильным кальцефилом *Pseudocampanula dzaaku* (Albov) Kolak. — эндемичным абхазским видом, также представителем монотипного кавказского рода, обитающим на известняковых скалах (Kolakowcky, 1995). Оба вида древние, палеогеновые.

Pseudobetckea caucasica (Boiss.) Lincz. (Valerianaceae) — субэндемик, эндемик восточной части Большого Кавказа, распространенный на северном макросклоне от верховий р. Шаро-Аргун до верховий Самура и его правых притоков, на южном макросклоне встречается на горном массиве Бабадаг в Азербайджане. И А. Линчевский, обрабатывавший этот род для “Флоры СССР” (Linchevsky, 1958), высказал предположение, что “этот вид происходит от какого-то из видов рода *Valeriana* L., и что он производит впечатление сравнительно молодого видообразования в кавказской флоре” (с. 682). Что касается первой части цитаты, то действительно, *Pseudobetckea* (Hueck) Lincz. по некоторым признакам имеет много общего с видами рода *Valeriana* L., а именно в строении гинецея и плода, который отличается только отсутствием перистого хохолка (и соответственно редукцией отгиба чашечки в цветке). Относительно возраста этого вида (молодости) это утверждение можно поставить под сомнение. О том, что этот вид древний, свидетельствует его систематическая обособленность. Экологически он принадлежит к рефугиоксерофитам² с эфемерным типом онтогенеза во второй половине лета (июль-август). Такими же эфемерами являются представители рода *Valerianella* Mill. с весенне-летним периодом онтогенеза (май-июнь), но от *Pseudobetckea* (Hueck) Lincz. они резко отличаются трехгнездной завязью и строением плода, на котором формируются различные по форме придатки, производные чашечки. Кроме того, он отличается и экологически от всех Valerianaceae, это наиболее высокогорный вид, обитающий на осыпях субнивального пояса. Следует предположить, что анцестральная форма *Pseudobetckea* (Hueck) Lincz. обособилась до первой миграционной волны ксерофитов, и ее становление происходило уже в условиях высокогорий Восточного Кавказа.

Такую же значимость, как и монотипные для флорогенетических построений имеют олиготипные роды, насчитывающие 2–3 вида (соответственно ди- и тритипные). По времени формирования они такие же, как и монотипные. Такая категория эндемиков относится к т.н. “схизоэндемикам”. Этот термин введен Favarger, Contandriopoulos (1961) и относится к типу географического видообразования, при котором эндемики формируются путем медленной и прогрессивной дифференциации анцестрального таксона в разных частях его ареала (Favarger, Contandriopoulos, 1961). Подобный способ видообразования отмечен в единственном роде среди изученных нами ксерофитов — *Limoniopsis* Lincz. Схизоэндемиками также следует считать представителей олиготипных секций и рядов.

Limoniopsis owerinii (Boiss.) Lincz. (Plumbaginaceae) — представитель олиготипного (дитипного) рода, локальный эндемик Центрального Дагестана, ареал которого находится в низовьях рек Андийское и Аварское Койсу. Второй представитель рода *L. davisii* Vochay распространен в Восточной Анатолии. В целом род занимает обособленное положение в семействе Plumbaginaceae, близок, с одной стороны, к центральноазиатскому олиготипному (тритипному) роду *Chaetolimon* (Bunge) Lincz. и монотипному среднеазиатскому роду *Ikonnikovia* Lincz., с другой (Linchevsky, 1952).

Ареалы четырех из пяти вышеприведенных родов расположены в высокогорьях и среднегорьях центральной и восточной частей Большого Кавказа с доминированием в восточной части (*Muehlbergella oweriniana* (Rupr.) Feer, *Pseudobetckea caucasica* (Boiss.) Lincz., *Limoniopsis owerinii* (Boiss.) Lincz.). Ареал *Cladochaeta candidissima* (Bieb.) DC. занимает также и центральную часть (рис. 1). *Chiastophyllum oppositifolium* (Ledeb.) Berger

² Рефугиоксерофиты — эфемеры и эфемероиды, избегающие засухи благодаря короткому жизненному циклу (полтора-два месяца), приуроченному к периоду дождей.

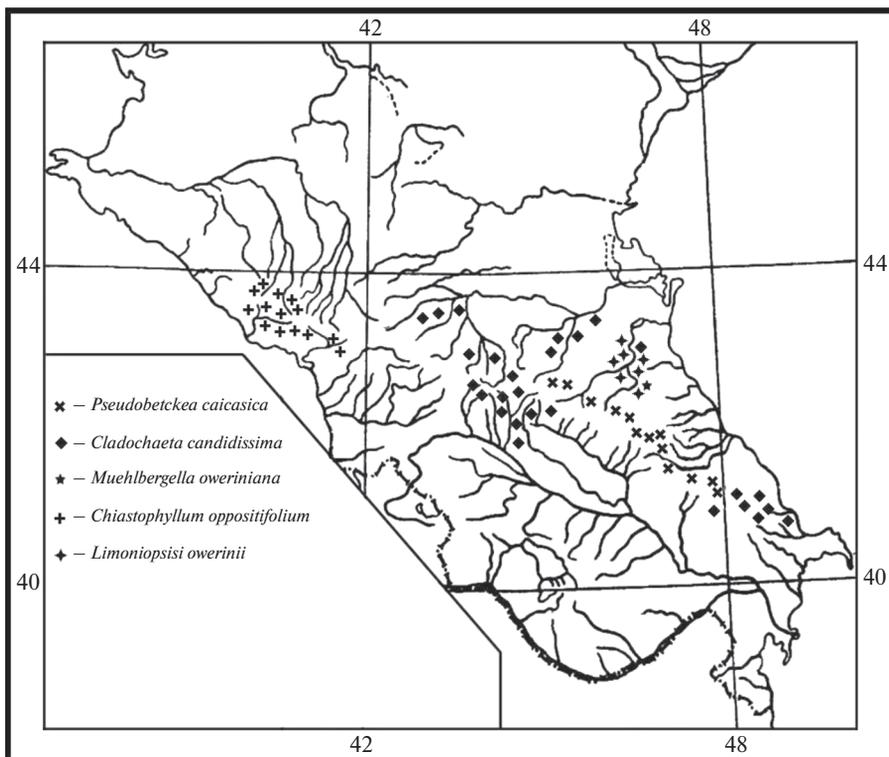


Рис. 1. Ареалы монотипных родов флоры ксерофитов Северного Кавказа.

Fig. 1. Ranges of monotypic genera of the xerophytic flora of the Northern Caucasus.

распространен на Западном Кавказе и в Западном Закавказье, но участок его ареала есть и на Малом Кавказе, что может быть следствием более поздних миграционных процессов из первичного видообразовательного центра.

Исходя из вышесказанного, родственные связи монотипных и одного олиготипного рода проявляются как с восточной (*Limoniopsis* Lincz.), так и с западными частями Древнего Средиземья (*Muehlbergella* Feer, *Chiastophyllum* (Ledeb.) Stapf ex Berger, *Cladochaeta* DC.). Для рода *Pseudobetckea* (Hueck) Lincz. такие связи не прослеживаются, что заставляет предположить его гибридогенное происхождение. Анцестральные формы видов этих родов являются древнейшими мигрантами в область Большого Кавказа.

Не менее важное значение для теоретического обоснования флорогенетических построений имеют внутриродовые эндемичные таксоны – представители монотипных секций (подсекций) и рядов, которые наряду с монотипными родами являются древнейшими обособленными систематическими представителями флоры. Они также проявляют локальный эндемизм, есть среди них эвриэндемики и субэндемики, значение которых для флорогенетических построений также значимо, как и статус монотипных родов. Таких видов три (рис. 2):

Psephellus annae Galushko (Asteraceae) – эндемик Ставропольской возвышенности (Ставропольские, Бешпагирские, Прикалаусские высоты) и лакколлитов Кавказских минеральных вод (г. Машук) (монотипная секция *Heterolophus*). Близок к видам закавказской секции *Leucophylli* Sosn. – *P. leucophyllus* (Bieb.) C.A. Mey. и *P. declinatus* (Bieb.) C. Koch (Galushko, 1979).

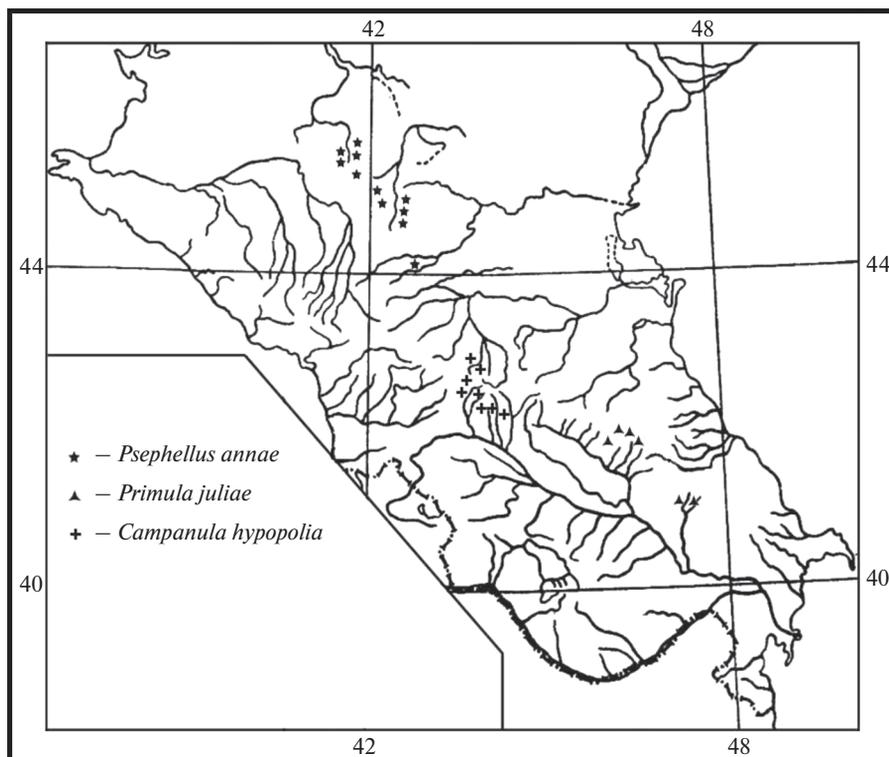


Рис. 2. Ареалы представителей монотипных секций флоры ксерофитов Северного Кавказа.

Fig. 2. Ranges of representatives of monotypic sections of the xerophytic flora of the Northern Caucasus.

Primula juliae Kusun. (Primulaceae) – эфемероидный рефугиоксерофит, эндемик восточной части Большого Кавказа, на северном макросклоне распространенный в верховьях рек Джурмут и Самур, на южном – на сопредельной территории Азербайджана. Представитель монотипной кавказской секции *Juliana* Fed. et Losinsk. Проявляет родственные связи, с одной стороны, со среднеазиатско-сибирско-дальневосточным видом ряда *Carthusiformes* Fed. секции *Cortusoides* Balf. f., с другой – с кавказско-малоазиатским видом секции *Carolinella* (Hemsl.) Pax (Fedorov, 1952).

Campanula hypopolia Trautv. (Campanulaceae) – эндемик центральной части Большого Кавказа, известный из верховий р. Ардон на северном макросклоне и верховий притоков рек Риони и Б. Лиахви на южном. Представитель монотипной кавказской подсекции *Hypopolion* Fed. Проявляет родство со среднеазиатскими видами подсекции *Ruprestres* (Boiss.) Fed. (ряд *Saxicolae* Boiss.) и европейско-сибирско-дальневосточными видами подсекции *Heterophylla* (Nym.) Fed. (ряд *Vulgares* Witasek) (Fedorov, 1957a).

Среди представителей монотипных секций обнаружены один узколокальный эндемик и два субэндемика. Ареалы их расположены в Центральном и Восточном Кавказе. Один вид – эндемик Предкавказья (Ставропольская возвышенность и г. Машук). Ближайшие родственники *Psephellus annae* Galushko – кавказские виды, два других вида проявляют связи с видами восточной части Древнего Средиземья. Можно предположить, что представители монотипных и дитипных родов и секций, как древнейшие типы, являются остатками первой миграционной волны анцестральных ксерофитов на Кавказ, родственные связи которых прослеживаются в большей степени со средне-

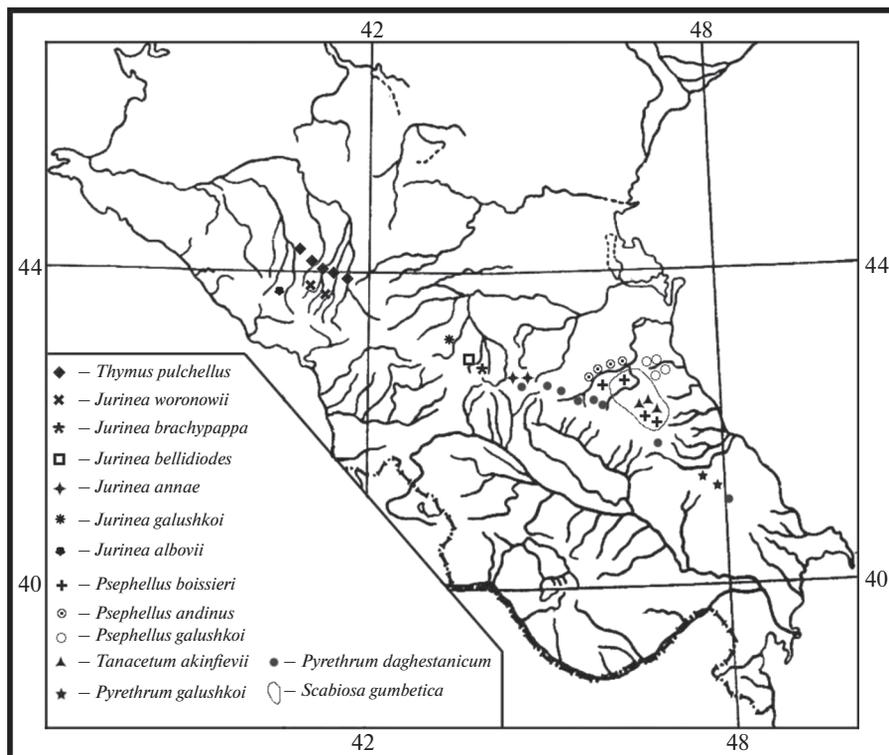


Рис. 3. Ареалы представителей монотипных рядов флоры ксерофитов Северного Кавказа.

Fig. 3. Ranges of representatives of monotypic series of xerophytic flora of the Northern Caucasus.

азиатским древним центром образования ксерофитов и в меньшей степени со средиземноморским.

Виды монотипных рядов (в понимании таксономической концепции В.Л. Комарова, принятой авторами “Флоры СССР”), также являются древними типами, обособившимися в процессе эволюции, не имеющими близкого родства внутри рода. Таких видов 14 (рис. 3):

Pyrethrum galushkoi Prima (Asteraceae) – локальный эндемик гор Шалбуздаг (Южный Дагестан) и Тфандаг (Азербайджан); *P. daghestanicum* (Rupr. ex Boiss.) Fler. (*P. aromaticum* Tzvel.) – эвриэндемик, распространенный в восточной части северного макросклона, основная часть ареала которого простирается от верховий р. Армхи до верховий р. Дюльты-чай узкой полосой по Боковому хребту. Имеется указание на его нахождение на г. Бабадаг в Азербайджане (Prima, 1974). Входят в состав дитипного ряда *Daghestanica* Tzvel. секции *Pyrethrellum* Tzvel. По мнению Н.С. Ханджян (Khanjyan, 2008), этот ряд можно считать монотипным, представленным *P. daghestanicum*, остальные виды (*P. galushkoi* и *P. aromaticum*) – его синонимы. Родственные связи прослеживаются с представителями дитипного закавказского ряда *Daucifolia* Tzvel. (*P. chamaemelifolium* (Somm. et Levier) Sosn. и *P. silaifolium* Stev.), а также с монотипнорядным эндемиком восточной части Северного Кавказа *P. tricholobum* Sosn. ex Manden. (Tsvelev, 1961a).

Thymus pulchellus С.А. Мей. (Lamiaceae) – эвриэндемик, распространенный на Скалистом хребте от ущелья р. Кизинчи (бассейн Б. Лабы) до ущелья р. Кубань. Относит-

ся к монотипному ряду *Pulchelli* Klok. et Schost. подсекции *Goniotrichi* Borb. Родственные связи прослеживаются с карпатским эндемиком *Th. enervius* Klok., также стоящим в системе обособленно (Klokov, 1954).

Scabiosa gumbetica Boiss. (Dipsacaceae) – эндемик Внутригорного Дагестана, ареал которого ограничен бассейнами низовий рек Койсу. Монотипный ряд *Gumbeticae* Bobr. систематически обособлен и близок, с одной стороны, к западнокавказскому эндемику *S. olgae* Albov (также монорядному), с другой, – к представителям дитипного ряда *Argenteae* Bobr. – закавказско-малоазиатскому *S. argentea* L. и понтическому *S. ucranica* L. (Bobrov, 1957a).

Tanacetum akinfieyii (Alexeenko) Tzvel. (Asteraceae) – локальный эндемик известняковых массивов среднегорного Дагестана. В секции *Xantoglossa* (DC.) Sch. Bip. образует монотипный ряд *Integrifolia* Sosn. По мнению Н.Н. Цвелева (Tsvelev, 1961b), вид не имеет близкого родства с другими кавказскими видами рода и заслуживает выделения в особую монотипную секцию. Близок к малоазиатскому *T. pectinatum* Hausskn., также имеющему желтые язычковые цветки и слабо рассеченные листья.

Jurinea woronowii Iljin (Asteraceae) – эндемик хребтов Абишира-Ахуба, Чилик в верховьях реки Малый Уруп. Относится к монотипному ряду *Woronowianae* Nemirova подсекции *Mamillosa* Nemirova, все виды которой – локальные эндемики Северного Кавказа. Родство – с эукавказским *J. pseudoiljinii* Galushko et Nemirova – эндемиком верховий Большой Лабы (река Кислинка) и *J. iljinii* Grossh. – эндемиком г. Ацгара (Nemirova, 1999).

J. bellidioides Boiss. (Asteraceae) – эндемик ущелья р. Ардон в области Скалистого хребта (монотипный ряд *Micrachaeniae* Iljin ex Nemirova); *J. brachypappa* Nemirova – эндемик ущелья р. Фиадгон в области этого же хребта (монотипный ряд *Brachypappae* Nemirova); *J. annae* Sosn. – эндемик также Скалистого хребта в восточной части Центрального Кавказа (ущелья рек Терек и Асса, монотипный ряд *Annae* Nemirova); *J. galushkoi* Nemirova – эндемик Скалистого хребта, ущелье р. Урух (монотипный ряд *Galushkoanae* Nemirova); *J. albovii* Galushko et Nemirova – эндемик Фишт-Оштенского горного массива (монотипный ряд *Albovianae* Nemirova). Эти пять представителей монотипных рядов подсекции *Coronopifoliae* Nemirova, обособленные в системе рода, близкородственны другим представителям подсекции, а также локальным эндемикам Северного Кавказа; ареалы лишь небольшой части видов выходят на южный макросклон (Nemirova, 1999).

Psephellus boissieri (Sosn.) Sosn. (Asteraceae) – эндемик известняковых массивов Внутригорного Дагестана, ареал его простирается от Ботлиха до Гуниба; *P. galushkoi* Alieva – эндемик среднегорного Дагестана, верховий бассейна р. Халагорк; *P. andinus* Galushko et Alieva – эндемик Андийского хребта. Виды входят в состав кавказской секции *Psephellus*, где образуют монотипные ряды, проявляя родство с другими видами этой секции, и, в большинстве своем, локальными эндемиками Восточного Кавказа (Aliyeva, 1979, 1983).

Как видно из рис. 3, ареалы большинства эндемиков, представителей монотипных рядов, расположены в центральной и восточной частях Северного Кавказа и не выходят за пределы северного макросклона, в западной части всего три вида. Также большинство видов (11) имеют ближайших родственников на Большом Кавказе. Это виды рода *Jurinea* Cass., *Psephellus* Cass. и два вида рода *Pyrethrum* Zinn. Ареалы родственников остальных видов расположены в прилегающих территориях – Закавказье, Малой Азии, Карпатах.

Схизоэндемики олиготипных (дитипных) секций и рядов, имеющие не менее важное значение для установления родственных связей и начальных этапов флорогенеза, также относятся к древнейшим типам. Таких видов 11 (рис. 4):

Potentilla ghalgana Juz. (Rosaceae) – эндемик высокогорий Скалистого хребта от бассейна р. Чегем до верховий р. Ассы. Входит в состав дитипной эукавказской секции

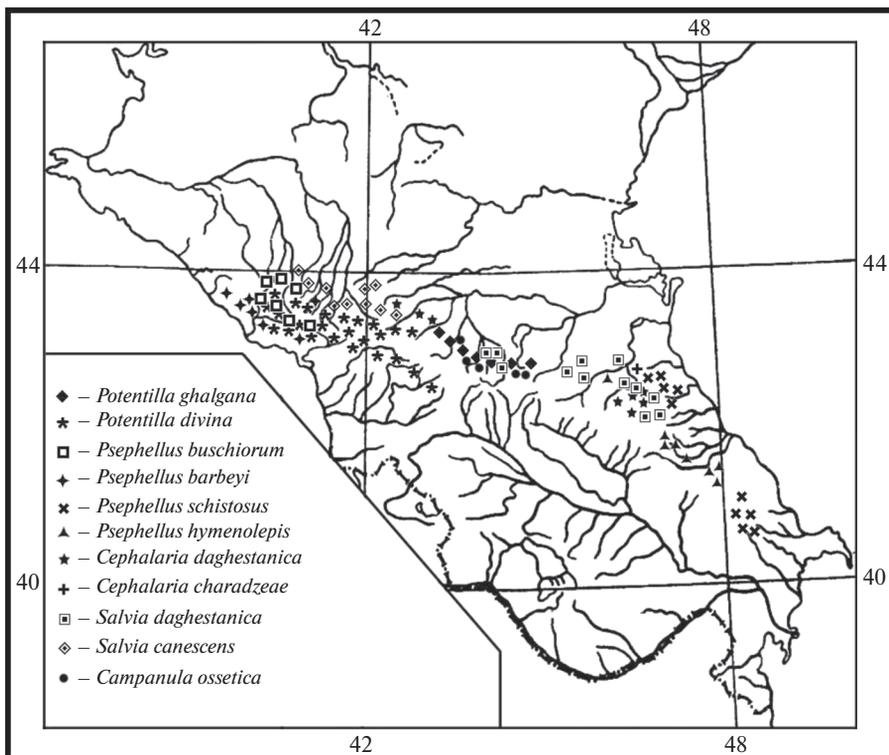


Рис. 4. Ареалы представителей дитипных секций и рядов флоры ксерофитов Северного Кавказа.

Fig. 4. Ranges of representatives of ditypic sections and series of xerophytic flora of the Northern Caucasus.

Speciosae Th. Wolf, где близок к эукавказскому эндемику *Potentilla divina* Albov. Ближайшие родственники — представители монотипных секций *P. elatior* Willd. ex Schlecht. и *P. brachypetala* Fisch. et C.A. Mey. В целом подрод *Fragariastrum* Ser., куда входят перечисленные виды, является в основном кавказским, за исключением двух представителей еще одной тритипной секции *Campestris* Roesler., ареалы которых захватывают Среднюю и Южную Европу (*P. alba* L.), Средиземноморье и Закавказье (*P. micrantha* Ramon) (Yuzepchuk, 1941).

Psephellus schistosus (Sosn.) Alieva (Asteraceae) — субэндемик, эндемик восточной части Северного Кавказа, распространенный в северо-восточной части Дагестана и Северном Азербайджане; *P. hymenolepis* (Trautv.) Boiss. — эндемик сланцевого Дагестана. Виды дитипной эндемичной восточнокавказской секции *Schistosi* Alieva, (наиболее древней в роде, поскольку ее виды имеют двойной хохолок), по этому признаку близки к представителям переднеазиатской секции *Psephelloideae* (Boiss.) Sosn. подрода *Jacea* (Juss.) Hayek. рода *Centaurea* L. По всем остальным признакам они вполне сходны с видами рода *Psephellus* Cass. Что касается хохолка, то он опадающий, а это характерно только для рода *Psephellus* Cass. Виды близки к представителям кавказской секции *Psephellus*, в первую очередь, к эндемику Внутригорного Дагестана *P. boissieri* (Sosn.) Sosn. (Aliyeva, 1979).

Psephellus buschiorum Sosn. (Asteraceae) — субэндемик, основной ареал которого расположен в ущельях Малой и Большой Лабы, часть ареала заходит в Абхазию; *P. barbeyi* Albov — также субэндемик, основной ареал которого сосредоточен в Западном Закавказье.

казье от ущелья р. Шахе до ущелья р. Бзыби. На северный макросклон ареал заходит в верховья рек Малая и Большая Лаба, Уруп. Представители дитипной кавказской секции *Buschiani* Mikheev, близки к представителям секции *Hypoleuci* Sosn., все виды которой – кавказские эндемики (Mikheev, 2008).

Cephalaria charadzeae Schchian (Dipsacaceae) – эндемик замкнутого ущелья р. Гимри в Центральном Дагестане; *C. daghestanica* Bobr. – эвриэндемик, основной ареал которого находится во Внутригорном Дагестане, отдельные фрагменты ареала имеются в ущельях рек Урух, Баксан, Малка. А.Д. Михеев (Mikheev, 2008) не признает самостоятельности *C. charadzeae* Schchian, считая его экологическим типом, находящимся внутри ареала *C. daghestanica* Bobr. Однако, по мнению А.С. Шхиян (Shkhiyan, 1965), этот вид довольно резко отличается от последнего прутьевидными, тонкими, многочисленными стеблями, опушенными только у основания (в отличие от одиночных, толстых, густо опушенных по всей длине). Оба вида входят в дитипный ряд *Simplices* Bobr., близкий к видам тритипного ряда *Microcephalae* Bobr., из которых один – закавказский эндемик (*C. armeniaca* Bordz.), один – армяно-иранский (*C. pilosa* Boiss. et Huet) и один – североирано-копетдагский (*C. sublanata* (Bornm) Szabo) (Bobrov, 19576).

Campanula ossetica Bieb. (Campanulaceae) – эндемик Скалистого хребта (от ущелья р. Урух до ущелья р. Ассы). Входит в состав дитипного ряда *Finitimae* Fed., подсекции *Symphyandriiformes* (Fomin) Fed. вместе с малоазиатским *C. finitima* Fomin. Эти два вида близки к видам рода *Symphiandra* A.DC., их объединяющим признаком является строение чашечки, у которой наблюдается складка между зубцами, иногда переходящая в более или менее длинный отросток; чашечка отстоит от венчика, с отвисающими вниз долями. Исходя из этого, представителей *Symphyandriiformes* (Fomin) Fed. относят к древнейшим типам рода *Campanula* L. (Kharadze, 1949). Родственные связи прослеживаются с представителями ряда *Raddeanae* Fed. этой же подсекции, все виды которой – закавказские эндемики (Fedorov, 1957a).

Salvia canescens С.А. Мей. (Lamiaceae) – эвриэндемик центральной части Северного Кавказа, распространенный на Боковом и Скалистом хребтах от ущелья р. Большая Лаба до ущелья р. Баксан, заходит на меловые хребты окрестностей Кисловодска; *S. daghestanica* Sosn. – эвриэндемик, ареал которого охватывает Скалистый хребет в ущельях рек Ардон-Фиагдон, Шароаргун, далее Внутригорный и Среднегорный Дагестан. Образуют дитипный ряд *Canescentes* Pobed. подсекции *Homalosphaceae* (Bunge) Briq., где близки к видам памиро-алайского эндемичного дитипного ряда *Seravschanicae* Pobed. (Pobedimova, 1954).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наиболее обособленные систематические реликты – представители монотипных родов, секций и рядов – проявляют родственные связи не с видами восточного и западного Древнего Средиземья, а с наименее обособленными видами, входящими в состав дитипных секций и рядов, распространенными на территориях, прилегающих к Кавказу. Все они относятся к категории палеоэндемиков, анцестральные формы которых мигрировали на территорию Северного Кавказа в первую волну миграции в верхнем миоцене–нижнем плиоцене. Часть видов сохранили родственные связи со среднеазиатским и средиземноморским видообразовательными центрами, где сегодня обитают их родственные виды, другая часть эти связи утратила. Это можно объяснить разной скоростью протекания видообразовательных процессов у разных таксонов: одни виды эволюционировали медленнее и сохранили отдаленные родственные связи, другие развивались более интенсивно и эти связи утратили, особенно это касается представителей таких родов, как *Psephellus* Cass., *Jurinea* Cass. и, отчасти, *Campanula* L., сформировавшие кавказские видообразовательные центры, давшие

большое количество локальных эндемиков, родственные связи которых не выходят за пределы Кавказа. Эти процессы происходят в условиях высокогорий, эту парадоксальную особенность отмечал еще С.С. Харкевич (Kharkevitch, 1954).

Следует также отметить, что таксономические категории вышеупомянутых таксонов заставляют предположить разновозрастность формирования видов: самыми древними являются представители монотипных (дитипных) родов, затем секций и рядов. Это прослеживается в проявлении родственных связей: монотипные роды и секции проявляют таковые с отдаленными среднеазиатским и средиземноморским центрами формирования ксерофитов, а монотипные ряды – со вторичными иранским и малоазиатским центрами. Исключение составляет пара видов *Salvia canescens* С.А. Мей. – *Salvia daghestanica* Sosn. (дитипный ряд), проявляющие среднеазиатские связи.

Исходя из вышесказанного можно сделать вывод о том, что начальные этапы флорогенеза ксерофильной флоры Российского Кавказа проходили на основе двух миграционных волн: следы первой волны остались в виде систематических реликтов ранга рода и представителей монотипных секций и рядов, предки которых мигрировали из древнесредиземноморских отдаленных центров образования ксерофитов, источником второй волны миграции явились прилежащие к территории Кавказа вторичные центры образования ксерофильной флоры, которая стала основой формирования систематически менее обособленных таксонов – представителей олиготипных секций и рядов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aliyeva] Алиева А.А. 1979. Новая секция рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae). – В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 3. Ставрополь. С. 63–69.
- [Aliyeva] Алиева А.А. 1983. Систематический обзор восточнокавказских видов рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.). – В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 4. Ставрополь. С. 17–55.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1957а. Род Скабиоза – *Scabiosa* L. – В кн.: Флора СССР. Т. XXIV. М., Л. С. 56–91.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1957б. Род Головчатка – *Cephalaria* Schrad. – В кн.: Флора СССР. Т. XXIV. М., Л. С. 25–49.
- [Borisova] Борисова А.Г. 1939. Род Умбиликус – *Umbilicus* DC. – В кн.: Флора СССР. Т. IX. М., Л. С. 13–14.
- [Borisova] Борисова А.Г. 1959. Род Кладохета – *Cladochaeta* DC. – В кн.: Флора СССР. Т. XXV. М., Л. С. 430–432.
- [Borisova] Борисова А.Г. 1969. Конспект системы сем. Crassulaceae DC. – Новости систематики высших растений. Т. 6. С. 112–121.
- Favarger C. 1961. Contandriopoulos J. Essai sur l'endemisme. – Bull. Soc. Bot. Suisse. 71: 384–408.
- [Fedorov] Федоров Ан.А. 1952. Род Первоцвет – *Primula* L. – В кн.: Флора СССР. Т. XVIII. М., Л. С. 111–202.
- [Fedorov] Федоров Ан.А. 1957а. Род Колокольчик – *Campanula* L. – В кн.: Флора СССР. Т. XXIV. М., Л. С. 133–323.
- [Fedorov] Федоров Ан.А. 1957б. Род Эдрайант – *Edrajanthus* A. DC. – В кн.: Флора СССР. Т. XXIV. М., Л. С. 442–444.
- [Galushko] Галушко А.И. 1976. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа. – В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь. С. 5–130.
- [Galushko] Галушко А.И. 1979. Новый вид рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae) с Северного Кавказа. – В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 3. Ставрополь. С. 58–62.
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Подсемейство Sedoideae (Crassulaceae) флоры Сибири и Российского Дальнего Востока (систематика, биоморфология, филогения). Дис.... докт. биол. наук. Владивосток. 301 с.

- [Ivanov] Иванов А.Л. 1998. Флора Предкавказья и ее генезис. Ставрополь. 204 с.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2004. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул. 226 с.
- [Khanjyan] Ханджян Н.С. 2008. *Tanacetum* L. – В кн.: Конспект флоры Кавказа. Т. 3 (1). СПб., М. С. 206–212.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1949. Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium* A. DC. – Заметки по систематике и географии растений. Вып. 15. Тбилиси. С. 14–35.
- [Kharkevitch] Харкевич С.С. 1954. Роль четвертичного эпейрогенеза в формировании высокогорной флоры Большого Кавказа. – Бот. журн. 39(4): 498–514.
- [Klokov] Клоков М.В. 1954. Род Тимьян – *Thymus* L. – В кн.: Флора СССР. Т. XXI. М., Л. С. 470–591.
- [Kolakovsky] Колаковский А.А. 1995. Семейство Колокольчиковых. М. 92 с.
- [Linchevsky] Линчевский И.А. 1952. Род Кермековидка. – *Limoniopsis* Lincz. – В кн.: Флора СССР. Т. XVIII. М., Л. С. 376–378.
- [Linchevsky] Линчевский И.А. 1958. Род Ложнобецкея – *Pseudobetckea* (Нок) Lincz. – В кн.: Флора СССР. Т. XXIII. М., Л. С. 681–682.
- [Menitsky] Меницкий Ю.Л. 2008. *Cladochaeta* DC. – В кн.: Конспект флоры Кавказа. Т. 3(1). СПб., М. С. 186.
- [Mikheev] Михеев А.Д. 2008. *Psephellus* Cass. – В кн.: Конспект флоры Кавказа, Т. 3(1). СПб., М. С. 287–296.
- [Nemirova] Немирова Е.С. 1999. Род *Jurinea* Cass. флоры Северного Кавказа. Ставрополь. 183 с.
- [Pobedimova] Победимова Е.Г. 1954. Род Шалфей – *Salvia* L. – В кн.: Флора СССР. Т. XXI. М., Л. С. 244–374.
- [Prima] Прима В.М. 1974. О некоторых видах рода *Pyrethrum* Zinn с Восточного Кавказа. – Новости систематики высших растений. 11: 277–287.
- [Shkhiyan] Шхийан А.С. 1965. Новые данные к изучению рода *Cephalaria* Schrad. – Заметки по систематике и географии растений. Вып. 25. Тбилиси. С. 46–48.
- [Tsvelev] Цвелев Н.Н. 1961а. Род Пиретрум (Ромашник, Поповник) – *Pyrethrum* Zinn. – В кн.: Флора СССР. Т. XXVI. М., Л. С. 185–261.
- [Tsvelev] Цвелев Н.Н. 1961б. Род Пижма – *Tanacetum* L. – В кн.: Флора СССР. Т. XXVI. М., Л. С. 317–359.
- [Yuzepchuk] Юзепчук С.В. 1941. Род Лапчатка – *Potentilla* L. – В кн.: Флора СССР. Т. X. М., Л. С. 78–223.

XEROPHILOUS RELICTS IN THE FLORA OF NORTHERN CAUCASUS

M. A. Taysumov^{a,b,#}, R. S. Magomadova^b, M. U. Umarov^a,
M. A.-M. Astamirova^{a,b}, L. V. Bagmet^{c,##}, and A. S. Abdurzakova^b

^aAcademy of Sciences of the Chechen Republic
M. Esambaeva Ave., 13, Grozny, 364024, Russia

^bChechen State Pedagogical University
Kievskaya Str., 33, Grozny, 364037, Russia

^cFederal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources
B. Morskaya Str., 42–44, St. Petersburg, 190000, Russia

[#]e-mail: musa_taisumov@mail.ru

^{##}e-mail: herbar@yandex.ru

The eventual result of the study of the flora of large regions is to clarify the history of its formation, i.e. florogenesis. Chronologically, the beginning of the formation of xerophyte flora should be attributed to the earliest stages of flora formation, which for the Caucasus can be accurately dated to the Upper Miocene when Yafetid became a peninsula. The methodological basis of the florogenetic analysis is the elucidation of genetic relations of the most ancient representatives of the flora, which include endemic species of the category of taxonom-

ic relicts. The presented data on the endemics that make up monotypic genera, sections and rows, on revealing their florogenetic relations, allow us to conclude that the ancestral xerophilic migrants penetrated to the Caucasus in different times from distant speciation centers (Central Asian and Mediterranean) and secondary centers adjacent to the Caucasus — Iranian and Asia Minor.

Keywords: endemic, schizoendemic, relict, monotypic genus, monotypic section, monotypic series, range, speciation center

REFERENCES

- Aliyeva A.A. 1979. Novaya sekciya roda *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.) [New section of the genus *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.)]. — In: Flora of the North Caucasus and questions of its history. Vol. 3. Stavropol. P. 63–69 (In Russ.).
- Aliyeva A.A. 1983. Sistematicheskii obzor vostochnokavkazskikh vidov roda *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.) [A systematic review of the East Caucasian species of the genus *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.)]. — In: Flora of the North Caucasus and questions of its history. Vol. 4. Stavropol. P. 17–55 (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1957a. Rod Scabiosa — *Scabiosa* L. [The genus Scabiosa — *Scabiosa* L.]. — In: Flora of the USSR. Vol. XXIV. Moscow, Leningrad. P. 56–91 (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1957b. Rod Golovchatka — *Cephalaria* Schrad. [The genus Capina — *Cephalaria* Schrad.]. — In: Flora of the USSR. Vol. XXIV. Moscow, Leningrad. P. 25–49 (In Russ.).
- Borisova A.G. 1939. Rod Umbilicus — *Umbilicus* DC. [The genus Umbilicus — *Umbilicus* DC.]. — In: Flora of the USSR. Vol. IX. Moscow, Leningrad. P. 13–14 (In Russ.).
- Borisova A.G. 1959. Rod Kladoheta — *Cladochaeta* DC. [The genus Kladokhet — *Cladochaeta* DC.]. — In: Flora of the USSR. Vol. XXV. Moscow, Leningrad. P. 430–432 (In Russ.).
- Borisova A.G. 1969. Konspekt sistemy sem. *Crassulaceae* DC. [Synopsis of this system. *Crassulaceae* DC.]. — News of taxonomy of higher plants. 6: 112–121 (In Russ.).
- Favarger C. 1961. Contandriopoulos J. Essai sur L'endemisme. — Bull. Soc. Bot. Suisse. 71: 384–408. (In French).
- Fedorov An.A. 1952. Rod Pervocvet — *Primula* L. [The genus Primrose — *Primula* L.]. — In: Flora of the USSR. Vol. XVIII. Moscow, Leningrad. P. 111–202 (In Russ.).
- Fedorov An.A. 1957a. Rod Kolokolchik — *Campanula* L. [The genus Campanula — *Campanula* L.]. — In: Flora of the USSR. Vol. XXIV. Moscow, Leningrad. P. 133–323 (In Russ.).
- Fedorov An.A. 1957b. Rod Edryant — *Edrajanthus* A. DC. [The genus Edrayant — *Edrajanthus* A. DC.]. — In: Flora of the USSR. Vol. XXIV. Moscow, Leningrad. P. 442–444 (In Russ.).
- Galushko A.I. 1976. Analiz flory zapadnoj chasti Tsentralnogo Kavkaza [Analysis of flora of the Western part of the Central Caucasus]. — In: Flora of the North Caucasus and questions of its history. No. 1. Stavropol. P. 5–130 (In Russ.).
- Galushko A.I. 1979. Novyi vid roda *Psephellus* Cass. (Asteraceae) s Severnogo Kavkaza [A new species of the genus *Psephellus* Cass. (Asteraceae) from the North Caucasus]. — In: Flora of the North Caucasus and questions of its history. No. 3. Stavropol. P. 58–62 (In Russ.).
- Goncharova C.B. 2006. Podsemejstvo Sedoideae (Crassulaceae) flory Sibiri i Rossijskogo Dalnego Vostoka (sistematika, biomorfologiya, filogeniya) [Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of the flora of Siberia and the Russian Far East (systematics, biomorphology, phylogeny)]. Diss... Doct. Sci. Vladivostok. 301 p. (In Russ.).
- Ivanov A.L. 1998. Flora Predkavkazya i eyo genesis [Flora of the Caucasus and its genesis]. Stavropol. 204 p. (In Russ.).
- Kamelin R.V. 2004. Lektsii po sistematike rastenii. Glavy teoreticheskoi sistematiki rastenii [Lectures on the taxonomy of plants. Chapters of theoretical systematics of plants]. Barnaul. 226 p. (In Russ.).
- Khanjyan N.S. 2008. *Tanacetum* L. — In: Summary of the flora of the Caucasus. Vol. 3 (1). SPb., M. P. 206–212 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1949. Opyt sistematiki kavkazskikh vidov roda *Campanula* L., sektsii *Medium* A. DC. [Experience in systematics of Caucasian species of the genus *Campanula* L., section *Medium* A. DC.]. — Notes on the Systematics and Geography of Plants. Vol. 15. Tbilisi. P. 14–35 (In Russ.).

Kharkevitch S.S. 1954. Rol chetvertichnogo ehpejrogeneza v formirovanii vysokogornoj flory Bolshogo Kavkaza [The role of the quaternary epeirogenesis in the formation of the alpine flora of the Greater Caucasus]. – *Botanicheskii Zhurnal*. 39(4): 498–514.

Klokov M.V. 1954. Rod Timyan – *Thymus* L. [The genus Thyme – *Thymus* L.]. – In: Flora of the USSR. Vol. XXI. Moscow, Leningrad. P. 470–591 (In Russ.).

Kolakovsky A.A. 1995. Semeistvo kolokolchikovykh [Campanulaceae family]. Moscow. 92 p. (In Russ.).

Lincevsky I.A. 1952. Rod Kermekovidka – *Limoniopsis* Lincz. [The genus Kermesoid – *Limoniopsis* Lincz.]. – In: Flora of the USSR. Vol. XVIII. Moscow, Leningrad. P. 376–378 (In Russ.).

Lincevsky I.A. 1958. Rod Lozhnobeckeya – *Pseudobetckea* (Hock) Lincz. [The genus *Pseudobetckea* (Hock) Lincz.]. – In: Flora of the USSR. Vol. XXIII. Moscow, Leningrad. P. 681–682 (In Russ.).

Menitsky Yu.L. 2008. *Cladochaeta* DC. – In: Summary of the flora of the Caucasus. Vol. 3 (1). SPb., M. P. 186 (In Russ.).

Mikheev A.D. 2008. *Psephellus* Cass. – In: Summary of the flora of the Caucasus. Vol. 3 (1). St. Petersburg, Moscow. P. 287–296 (In Russ.).

Nemirova E.S. 1999. Rod *Jurinea* Cass. Flory Severnogo Kavkaza [The genus *Jurinea* Cass. of flora of the North Caucasus]. Stavropol. 184 p. (In Russ.).

Pobedimova E.G. 1954. Rod Shalfei – *Salvia* L. [The genus Sage – *Salvia* L.]. – In: Flora of the USSR. Vol. XXI. Moscow, Leningrad. P. 244–374 (In Russ.).

Prima V.M. 1974. O nekotorykh vidakh roda *Pyrethrum* Zinn s Vostochnogo Kavkaza [On some species of the genus *Pyrethrum* Zinn from the Eastern Caucasus]. – News of taxonomy of higher plants. 11: 277–287 (In Russ.).

Shkhiyan A.S. 1965. Novye dannye k izucheniyu roda *Cephalaria* Schrad. [New data to study the genus *Cephalaria* Schrad.]. – Notes on the Systematics and Geography of Plants. 25: 46–48 (In Russ.).

Tsvelev N.N. 1961a. Rod *Piretrum* (Romashnik, Popovnik) [The genus *Pyrethrum* (Chamomile, Popovnik) – *Pyrethrum* Zinn]. – In: Flora of the USSR. Vol. XXVI. Moscow, Leningrad. P. 185–261 (In Russ.).

Tsvelev N.N. 1961b. Rod Pizhma – *Tanacetum* L. [The genus Tansy – *Tanacetum* L.]. – In: Flora of the USSR. Vol. XXVI. Moscow, Leningrad. P. 317–359 (In Russ.).

Yuzepchuk S.V. 1941. Rod Lapchatka – *Potentilla* L. [The genus Silverweed – *Potentilla* L.]. – In: Flora of the USSR. Vol. X. Moscow, Leningrad. P. 78–223 (In Russ.).