

О ГЕНЕЗИСЕ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2020 г. М. А.-М. Астамирова^{1,2}, М.А. Тайсумов^{1,*}, Л. В. Багмет³,
М. У. Умаров¹, Р. С. Магомадова², А. С. Абдурзакова^{3,**}

¹ Академия наук Чеченской Республики
Пр. М. Эсамбаева, 13, г. Грозный, 364024, Россия

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

³ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова
ул. Б. Морская, д. 42, 44, г. Санкт-Петербург, 190000, Россия

*e-mail: musa_taisumov@mail.ru

**e-mail: herbar@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.06.2019 г.

После доработки 02.12.2019 г.

Принята к публикации 03.12.2019 г.

Рассмотрены предполагаемые пути и время миграций эндемичных видов высокогорной флоры Северного Кавказа. На основе данных о географической локализации и положении в таксономической системе определены три группы эндемиков и предполагаемые направления древнейшей миграции анцестральных видов: 1) палеоэндемики, мигрировавшие в начале верхнего миоцена из отдаленных районов Азии; 2) палеоэндемики, мигрировавшие в конце миоцена–плиоцене из прилегающих районов Малой и Передней Азии; 3) неоэндемики, сформировавшиеся в конце плейстоцена–голоцене на кавказской генетической основе. Сделан вывод о трехступенчатости видообразовательного процесса на исследуемой территории. Формирование ядра высокогорной флоры происходило на рубеже миоцена и плиоцена, в своем современном виде флора окончательно сформировалась в конце плейстоцена–голоцене.

Ключевые слова: флорогенез, миграции, эндемики, флористические элементы, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0006813620010032

Важным этапом изучения любой флоры является постановка и решение флорогенетических задач, т.е. установление возможных этапов и направлений ее исторического развития. Для этого привлекается таксономическая информация, показывающая родственные связи видов, палеоботанические, палеогеографические и палеонтологические сведения, данные по географии современных и ископаемых растений. По мнению Р.В. Камелина (Kamelin, 1990), для решения этой проблемы необходимо привлечение данных об основных закономерностях развития биоты на крупных территориях суши, включая континенты и полушария, а временные рамки должны охватывать период от возникновения покрытосеменных растений до наших дней. Немаловажное значение имеет также информация о палеофауне с участием высших насекомых и млекопитающих. Механизм смены флор заключается в том, что каждая новая флора развивается из отдельных компонентов предыдущей с расширением их значения в сообществах и переходом этих сообществ из подчиненных в зональные, где генерируются

новые автохтонные флористические элементы (Krishtofovich, 1946). Что касается территории Кавказа, то отсчет времени начала становления его современной флоры целесообразно вести с третичного периода, эпохи позднего миоцена–раннего плиоцена, когда происходила трансформация флоры, связанная с исчезновением тропических и появлением бореальных и ксерофильных элементов (Grossheim, 1948).

Методологическая основа решения флорогенетических проблем изложена в работе Р.В. Камелина “Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии”. Она заключается в наложении предполагаемого хода эволюции видов на предполагаемый ход изменений физико-географической среды обитания данной флоры (Kamelin, 1973). Исходя из этого, флорогенез понимается нами как свойственный определенному пространству процесс, в данном случае высокогорьям центральной и восточной частей Северного Кавказа, протекающий автохтонно (независимо от автохтонности или аллохтонности слагающих флору элементов). В ходе

флорогенеза выделяется древнее ядро флоры и ее реликты, а также происходит обогащение мигрантами и новообразованиями, т.е. происходят два главных эволюционных процесса: с одной стороны, появление новых видов в результате видообразования, с другой — дизъюнкция ареалов отдельных видов и превращение их в реликты в определенных географических локациях, становящихся рефугиумами. Оба эти процесса являются показательными для региональных флор, в том числе и для изучаемой флоры.

Для решения вопросов генезиса верхнеальпийской скально-осыпной флоры центральной и восточной частей Северного Кавказа в качестве объекта исследования рассматриваются эндемичные виды высокогорной флоры Северного Кавказа, относящиеся к категории систематических реликтов.

Любая флора — явление историческое, поскольку формируется на основе сочетания многих процессов, а именно изменения физико-географической среды (рельефа, климата, субстрата) непосредственно на изучаемой территории, и глобальных изменений, происходящих на территории Голарктики. При этом открываются пути и возможности для миграции видов из прилегающих и отдаленных территорий, а также происходит эволюция самой фитобиоты, что выражается в процессе видообразования, и, вместе с этим, трансформации фитоценозов и биоты в целом (Ivanov, 1998).

Вопросы генезиса флоры Кавказа поэтапно разработаны в трудах А.А. Гроссгейма (Grossheim, 1936, 1948), где показаны исторические изменения территории в кайнозойской эре в течение геологических периодов и эпох, и изменения флоры, проходившие на этом фоне. На основании этих данных А.И. Галушко был проведен подробный флорогенетический анализ флоры западной части Центрального Кавказа (Galushko, 1976).

Флорогенез предполагает изменение в течение длительного геологического времени количественного и качественного состава флоры за счет вымирания одних видов и образования новых, а также миграции видов из прилегающих и отдаленных территорий. Эти процессы происходят постепенно с большей или меньшей интенсивностью, однако случаются периоды резких изменений. Для изучаемой территории наиболее важное значение имеют события, происходившие в последние 1–1.5 млн лет, главные из которых — предчетвертичный эпейрогенез, ледниковые периоды и ксеротермические межледниковья (Galushko, 1976).

Этапы геологического развития Кавказа, связанные с историей его флоры, достаточно широко освещены в литературе (Kuznetsov, 1881, 1891,

1909, 1922; Medvedev, 1907; Grossheim, 1936, 1948; Palibin, 1936; Krechetovich, 1941; Krishtofovich, 1946; Maleev, 1941, 1946, 1948; Kharadze, 1946, 1960, 1965, 1974; Dolukhanov, 1946, 1966, 1969, 1974; Fedorov, 1952; Kolakovsky, 1956, 1974; Dumitashko et al., 1962; Grichuk, 1965; Tumadzhyanov, 1971; Zubakov, 1976; Galushko, 1976; Ivanov, 1998 и др.). Многие исследователи детально изучили вопросы формирования флоры и растительности Большого Кавказа в постплиоцене (влияние горообразования, оледенения, ксеротермических эпох, миграций и т.д.). Несмотря на это, немало вопросов остается спорными и нерешенными (Astamirova, 2012).

Верхнеальпийская или субнивальная флора занимает территорию, недавно высвободившуюся из-под ледников и снежников, и представляет собой относительно молодую область. В периоды оледенения наибольшей депрессии подвергался альпийский пояс, происходило общее снижение ландшафтных поясов, что могло приводить к выклиниванию субнивальной флоры, а составляющие ее виды могли сохраняться лишь в условиях скальных рефугиумов. Иными словами, верхнеальпийский пояс относительно молодой, он является продуктом ледникового периода. В то же время, многие исследователи высокогорной флоры Кавказа (Kuznetsov, 1909; Maleev, 1941; Fedorov, 1952; Kharadze, 1944, 1960, 1962, 1965; Dolukhanov, 1966, 1974 и др.) подчеркивают господство в составе этой флоры третичных элементов. Здесь налицо противоречие между составом флоры (ее древним ядром) и относительно молодым возрастом субстрата. Данное противоречие, с одной стороны, может служить основой для установления относительного возраста конкретных верхнеальпийских территорий (Galushko, 1976), с другой стороны, оно, в некоторой степени, мешает выявлению истории флористических элементов, слагающих эту флору.

В таком случае возникает вопрос: почему флору верхнеальпийской полосы, самой молодой на Кавказе, мы рассматриваем как одну из древних, а не как производную того же ледникового периода? И если эта флора древняя, то, когда и где проходило ее формирование, и когда и откуда она попала в современную верхнеальпийскую полосу?

Если депрессия снеговой линии в периоды максимальных оледенений достигала 600–800 (1000) м, что признается как геоморфологами, так и ботаниками, в этом случае верхнеальпийская полоса должна была выклиниваться, а хранилищем верхнеальпийских видов становились нунатаки (Fedorov, 1952), осыпи, речные наносы, альпийские луга, где всегда имеются обнаженные склоны, промоины и т. п. (Galushko, 1976). Подтверждением существования в прошлом таких

убежищ служат современные рефугиумы криофитов в границах Восточного Кавказа. На хребте Салатау, отделенном от Снегового и Пириктельского хребтов значительным расстоянием и Андийским хребтом, сохранились субнивальные виды *Dentaria bipinnata* С.А. Мей., *Eunomia rotundifolia* С.А. Мей., *Pseudovesicaria digitata* (С.А. Мей.) Rupr., *Symphyoloma graveolens* С.А. Мей. и др. На горе Скалистой (Ингушетия, Скалистый хребет) на высоте 2400–2650 м среди луговых фитоценозов субальпийского и альпийского поясов на осыпях и выходах доломитизированных известняков встречаются субнивальные виды *Apterigia pumila* (Steven) Galushko, *Eunomia rotundifolia* С.А. Мей., *Primula bayerni* Rupr., *Saxifraga pontica* Albov, *S. pseudolaevis* Oett.¹ Причем первые два вида на территории Чечни и Ингушетии нигде более не встречаются.

По нашему мнению, поднятие Большого Кавказа на протяжении плейстоцена не имело большого значения для формирования верхнеальпийской флоры, в частности для видообразования, обусловленного процессами оледенения и снижением поясов. Только этим можно объяснить, что у представителей монотипных эндемичных родов современной флоры субнивальных высот (*Pseudovesicaria*, *Pseudobetckea*, *Trigonocarium* и др.) нет родственных видов на равнинах и низкогорьях (Medvedev, 1915; Dolukhanov, 1946 и др.). Мы считаем, что процесс видообразования на указанной территории имел, по крайней мере, три ступени на основе разновременных волн миграции. Это подтверждает, что формирование первичного ядра высокогорной флоры происходило в период более древний, чем плейстоцен (Dolukhanov, 1966, 1974; Fedorov, 1952; Kharadze, 1965; Galushko, 1976).

Процессы, способствовавшие трансформации исходной флоры, подробно освещены в работах Н.И. Кузнецова (Kuznetsov, 1909, 1922), А.А. Гроссгейма (Grossheim, 1936, 1948), В.П. Малеева (Maleev, 1941, 1946, 1948), И.П. Манденовой (Mandeno, 1952, 1959), А.И. Галушко (Galushko, 1976). Не останавливаясь на характеристике этих явлений, попытаемся найти в изучаемой флоре такие виды или флористические комплексы, которые могли бы помочь в общих чертах представить картину флорогенеза. По нашему мнению, это, прежде всего, виды эндемичные, систематические реликты.

Основное ядро верхнеальпийской флоры представлено высокоспециализированными ореофитами, среди которых большая роль принадлежит морфологически и систематически обособленным типам. О них уже неоднократно писалось в ботанической литературе, и большинство авторов

признает их несомненный третичный возраст. При этом, как указывалось выше, у эндемичных видов в составе скально-осыпной флоры центральной и восточной частей Северного Кавказа нет близких видов в низкогорьях, а это свидетельствует о том, что субнивальные таксоны формировались на иной, чем низкогорная, генетической основе и не являются следствием эволюции на основе эпейрогенеза. Из этого следует, что модель флорогенеза для изолированного горного поднятия (Agaghanyants, 1981), по которой видообразование происходит на фоне постепенного вращивания исходного генофонда в более холодные слои тропосферы с поэтапной экологической изоляцией от равнинной флоры, гибелью наиболее консервативных таксонов, формированием новых местообитаний и интенсификацией видообразовательных процессов, не подтверждается анализом генетических связей (Tausumov, 2009). Присутствие таких видов в составе флоры — это показатель древнейшего видообразования, поскольку их родственные связи прослеживаются очень слабо. Анцестральные формы этих видов мигрировали на Кавказ в процессе палеогеографической трансформации прилегающих и отдаленных участков суши, располагавшихся на территории регрессировавшего Тетиса. Установление филогенетических связей таких видов позволяет наметить начальные этапы становления флоры, в данном случае — флоры высокогорий, и выявить древнейшие флористические связи скально-осыпной флоры Северного Кавказа.

Наиболее древними являются следующие представители эндемичных монотипных родов, распространенные в высокогорьях центральной и восточной частей Северного Кавказа. Большинство этих видов — субэндемики для изучаемой территории, только *Petrocoma hoeffftiana* (Fisch. ex С.А. Мей.) Rupr. относится к эвриэндемикам.

Charesia akinfievii (Schmalh.) E. Busch — ареал вида находится на Центральном Кавказе, на северном и южном макросклонах Большого Кавказа (верховья рек от Чегема до Терека и от Ингури до Риони). Близок к *Petrocoma hoeffftiana* и сахалинскому эндемику *Silene sachalinense* F. Schmidt (Shishkin, 1936; Grossheim, 1945).

Pseudobetckea caucasica (Boiss.) Lincz. — эндемик восточной части Большого Кавказа, его ареал целиком находится на северном макросклоне, от верховий р. Шароаргун в Чечне до горы Бабадаг в Азербайджане. Родственные связи неизвестны, произошел от неизвестных представителей рода *Valeriana* (Linchevsky, 1958).

Pseudovesicaria digitata (С.А. Мей.) Rupr. — субэндемик высокогорий изучаемой территории до горы Дюбрар в Азербайджане и прилегающих районов южного макросклона Большого Кавказа. Проявляет родственные связи с переднеазиат-

¹ Здесь и далее по тексту все названия видов приведены по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995).

ским монотипным родом *Elburzia* Hedge (*E. fenestrata* (Boiss.) Hedge) и олиготипными родами – кавказско-переднеазиатским *Coluteocarpus* Boiss. и кавказско-передне-среднеазиатским *Didymophysa* Boiss. (Shetekauri et al., 2012).

Symphyloloma graveolens С.А. Mey. – эндемик центральной и восточной частей Большого Кавказа. Основной ареал расположен на северном макросклоне от ущелья реки Чегем до горы Бабадаг (Азербайджан). Небольшая часть ареала выходит на прилегающие территории южного макросклона. Ближайшие родственники – малоазиатско-средиземноморские виды секции *Porphyrantha* рода *Pastinaca* (Mandenova, 1952).

Trigonocaryum involucratum (Stev.) Kusn. – эндемик центральной и восточной частей Большого Кавказа, распространенный от Эльбруса до Бабадага по северному макросклону и выходящий на территории Азербайджана на южный макросклон. Вид, предположительно, является продуктом гибридизации анцестральных предков *Anchusoideae* и *Myosotoideae* в процессе миграции анцестральных форм из арктотретичной области (Popov, 1953).

Vavilovia formosa (Stev.) Fed. – эндемик северного макросклона Большого Кавказа, представитель дитипного кавказско-переднеазиатского рода. Ареал вида занимает высокогорья от горы Эльбрус до горных массивов Азербайджана. Относится к категории так называемых схизоэндемиков, которые образуются в результате прогрессивной дифференциации древнего анцестрального таксона в различных частях его ареала, в данном случае в центральной и восточной частях Северного Кавказа и в Малой Азии (Favarger, 1961). Близок к закавказско-лазистанскому *V. auseri* (Jaub. et Spach) Fed. (Grossheim, 1952). По данным молекулярно-генетического анализа родственные связи рода прослеживаются с родами *Orobis* и *Pisum* (Mikicet et al., 2013).

Alliaria brachycarpa Vieb. – также схизоэндемик центральной и восточной частей Большого Кавказа (северный и южный макросклоны), распространенный в высокогорьях от верховий р. Ардон до горного массива Бабадаг (Азербайджан). Представитель дитипного рода, но систематически отдален от родственного ему палеарктического *A. petiolata* (Vieb.) Cavara et Grande (Dorofeev, 2012), и, по мнению Н.А. Буша (Bush, 1939b), является древнейшим, а именно – третичным представителем флоры высокогорий Кавказа. Слабые родственные связи прослеживаются с представителями олиготипных родов *Macropodium* (Южная Сибирь и Дальний Восток) и *Taphrospermum* (Средняя Азия) (Bush, 1939a).

подавляющее большинство перечисленных видов распространены в высокогорьях восточной части Большого Кавказа (*Alliaria brachycarpa*,

Mandenovia komarovii, *Pseudobetekea caucasica*, *Symphyloloma graveolens*). Ареалы некоторых видов (*Petrocoma hoefftiana*, *Pseudovesicaria digitata*, *Trigonocaryum involucratum*, *Vavilovia formosa*) занимают территории Восточного и Центрального Кавказа. Лишь один вид монотипного рода на территорию Восточного Кавказа не заходит (*Charesia akinievii*).

Анализ генетических связей показывает, что ареалы видов монотипных родов большей частью находятся на территории восточной части Древнего Средиземноморья (Центральная, Средняя, Передняя и Малая Азия). Это анцестральные виды родов *Alliaria*, *Charesia*, *Pseudovesicaria*, *Symphyloloma*. Из них дальше всего на восток продвинуты предки рода *Charesia*, у видов родов *Pseudobetekea*, *Petrocoma*, *Trigonocarium*, *Vavilovia* родственные связи утрачены. Вероятно, это виды гибридогенного происхождения, как и представители поли- и олиготипных родов, а также эндемичные виды, имеющие родственные связи с сибирскими и гималайскими видами (*Cruciata elbrussica*, *C. valentinae*).

Для прохореза на Кавказ из отдаленных восточных территорий должен был существовать путь миграции анцестральных форм с соответствующей экологией, а именно климатом, субстратом и гипсометрией. Возможность такого пути подтверждается палеогеографическими исследованиями, доказывающими, что в кайнозойскую эру существовал Альпийско-Гималайский пояс с покровно-складчатыми горными сооружениями в пределах Тетиса. Пояс охватывал юг Европы, крайний северо-запад Африки, Юго-Западную, Южно-Центральную и запад Юго-Восточной Азии, т.е. территорию протяженностью 16 тыс. км от Гибралтара до Индонезии (Khain, 2001). Кавказ в это время был частью системы островных архипелагов Тетиса, приуроченных к геоантиклинальным зонам Альп, Динарид, Кавказа, Эльбурса, Тавра, Загроса. На месте современного Средиземного моря также находились обширные массивы суши, среди которых особенно крупными были Тирренида и Адриатическая суша (Sinityn, 1965). Со второй половины третичного периода происходит увеличение кавказского острова, который к сарматскому веку достигает наибольших размеров и получает название Яфетида (Grossheim, 1936).

Проникновение флористических элементов на Кавказ в третичное время началось в верхнем миоцене, на протяжении второй половины сарматского и меотического веков, когда Яфетида, соединившись с южным материком, становится полуостровом (Grossheim, 1936, 1948). Этим путем могли мигрировать виды и флористические комплексы из Передней Азии. Некоторые палеозоологические данные говорят о возникновении

перешейка в более раннем среднем миоцене, о чем свидетельствуют остатки платибелодонтовой фауны (окр. ст. Беломечетской в долине р. Кубань), которая могла проникнуть этим путем с юго-востока Передней Азии (Matishov, Kalmykov, 2010).

В этот период существовали значительные горные массивы с высотами до 1500 м над у. м. на Кавказе и в Передней Азии, и свыше 1500 м над у. м. в Центральной и Средней Азии, которые совпадали с современными как по общей конфигурации, так и по направленности развития. Современные горные системы наследуют пояса возвышенностей палеогенового рельефа, а современные плато, нагорья и высокие равнины развивались из равнин и низменностей того времени. Древние орографические комплексы отличались только гипсометрией рельефа и степенью его тектонического и эрозионного расчленения, резко возросшего в течение неогена и четвертичного периода. Регрессия водного пространства, общее увеличение площади Евразии, возрастание общего гипсометрического уровня континента и похолодание привели к усилению континентальности климата в конце миоцена. Возрастание континентальности климата могло стать движущей силой миграций флористических комплексов и отдельных флористических элементов (Sinitsin, 1965).

Таким образом, в связи с регрессией Тетиса и возникновением на его месте значительных массивов суши, сформировавшиеся здесь флористические комплексы иррадиовали в сторону Яфетиды, как с востока, так и с запада. После образования перешейка, соединившего Яфетиду с южным материком, элементы этих комплексов проникли на Кавказ, став основой для формирования древнейших представителей его флоры, монотипных эндемичных родов. Их формирование началось на рубеже миоцен–плиоцена, а, возможно, и ранее, с границы среднего и верхнего миоцена. Миграционные процессы, образование в это время на Кавказе высокогорий с высотами до 4000 м над у. м., дизъюнкция ареалов как следствие эпейрогенеза (Galushko, 1976) дали начало формированию ядра эндемичной высокогорной флоры Кавказа.

Вторая волна видообразования проходила на основе миграции анцестральных форм из близких территорий, прилегающих к Кавказу с юга. В результате образовались палеоэндемики (8 видов) с армяно-ирано-туранскими генетическими связями. Третья волна видообразования привела к формированию неоэндемиков на кавказской генетической основе, их ближайшие родственники также эукавказские эндемики (около 20 видов) и общекавказские эндемики (6 видов). К неоэндемикам относится подавляющее большинство стено- и эвриэндемиков верхнеальпийской

скально-осыпной флоры центральной и восточной частей Северного Кавказа. Вторая и третья волны видообразования проходили внутри политипных родов и не привели к обособлению систематических реликтов.

Во флоре Кавказа имеется немало видов, третичный возраст которых признается большинством ботаников (*Poa caucasica*, *Silene humilis*, *S. lacera*, *Ranunculus arachnoideus*, *Dentaria bipinnata*, *Chaerophyllum humile*, *Androsace albana*, *Scrophularia minima*, *Jurinea filicifolia*, *Jurinella moschus*, *Pyrethrum aromaticum*, *P. daghestanicum*, некоторые виды родов *Pedicularis*, *Saxifraga* (секция *Kabschia*), *Gentiana*, представители родов *Colpodium*, *Apterigia*, *Eunomia*, *Murbeckiella*, *Chamaescidium* и мн. др.) (Kuznetsov, 1909, 1922; Bush, 1939a, 1939b; Fedorov, 1952; Tumadzhyanov 1955, 1961, 1971; Kharadze, 1960, 1965; Dolukhanov, 1966, 1974; Elenevskij 1966, 1997, 2002; Galushko, 1976; Tamamshyan et al., 1987). Однако до сих пор не существует единого мнения по поводу возраста и происхождения монотипных эндемичных родов Кавказа.

А.А. Гроссгейм в своих работах прослеживает древнюю связь высокогорной флоры Кавказа с Передней Азией и говорит о значительной роли Дагестана и Главного Кавказского хребта в формировании местной флоры на основе анцестральных переднеазиатских форм (Grossheim, 1936, 1948). Другие исследователи предполагают автохтонность происхождения четвертичной флоры Кавказа на базе ее третичной основы (Fedorov, 1952; Kharadze, 1960, 1965; Dolukhanov, 1966, 1974). А.Л. Харадзе (1960) признает доплейстоценовый возраст монотипных эндемичных родов Большого Кавказа. И.П. Манденова считает, что род *Symphyloloma* плейстоценового возраста, он является криофилизированной, сильно специализированной ветвью, обособившейся из древних автохтонных, мезофитных типов Кавказа в условиях сурового климатического режима субнивального пояса (Mandeno, 1959). С.С. Харкевич (Kharkevich, 1954) считает плейстоценовыми роды *Pseudovesicaria* и *Pseudobetckea*, относительно последнего к нему присоединяется И.А. Линчевский (Linchevsky, 1958).

А.А. Ахвердов и В.А. Манакян (Akhverdov, Manakyan, 1963) предполагают, что *Pseudovesicaria digitata* происходит из Передней Азии. Похожее взгляды высказывает И.И. Тумаджанов (Tumadzhyanov, 1971). А.Л. Харадзе (Kharadze, 1964) полемизирует с Ахвердовым и Манакяном, считая, что происхождение *Pseudovesicaria* не связано с флорой Передней Азии и этот род формировался в области Большого Кавказа. Того же мнения придерживается А.И. Галушко, который считает, что род *Pseudovesicaria* возник на Главном хребте Большого Кавказа в плиоцене, а в конце плиоце-

на – начале плейстоцена, во время усиления похолоданий и сухости, проник на Малый Кавказ (Galushko, 1976). По нашему мнению, *Pseudovesicaria digitata* формировался на открытых пространствах плоскогорий (с континентальным климатом) или же на высоких, но менее подверженных эрозии, горах. Такие условия были на Большом Кавказе, начиная с верхнего миоцена во время усиливающейся бореализации и ксерофитизации, когда на южных открытых склонах, скалах, осыпях и щебнистых местах формируются местные травянистые ореофиты и ксерофиты. Скорее всего, именно в это время и завершился свое формирование *Pseudovesicaria digitata*.

Учитывая характер распространения древних реликтовых таксонов Большого Кавказа, их большее морфологическое разнообразие в пределах Восточного Кавказа, мы больше склоняемся к мнению Н.И. Кузнецова о миграции гемиксерофитов верхнеальпийской флоры в Центральный Кавказ через перевалы Дагестана, Чечни, Ингушетии, Предэльбрусья (Kuznetsov, 1909), чем к мнению А.А. Гроссгейма (Grossheim, 1936), отдававшим предпочтение древним связям верхнеальпийской флоры Центрального Кавказа с высокогорной флорой Передней Азии, Дагестана и Главного Кавказского хребта. Доказательством этому служит наличие в высокогорьях исследуемого региона эндемического рода *Pseudobetckea* и расселение в плейстоцене древних криоксерофильных типов из Дагестана по Кавказу. Как и А.И. Галушко (Galushko, 1976), мы считаем, что расселение таких видов, как *Silene humilis*, *Vavilovia formosa*, *Trigonocaryum involucratum* и др., могло происходить только в конце плейстоцена – начале голоцена.

Миграционные процессы флористических элементов внутри Большого Кавказа, а также между Малым и Большим Кавказом, особенно в пределах поясов, не вызывает никаких сомнений. Наибольшую дискуссию, вызывают вопросы миграций элементов аркто-горной и евроазиатской горной флоры на Кавказ и формирования флоры Кавказа в последние 1–1.5 млн. лет, которые тесно переплетаются с оледенением Кавказа и других территорий, прежде всего Русской равнины. Эта проблема была впервые обозначена Н.И. Кузнецовым (Kuznetsov, 1891, 1909, 1922) и обсуждается многими известными ботаниками (Fedorov, 1952; Kharadze, 1960; Galushko, 1976 и мн. др.). Возможности ледниковых миграций бореальной флоры на Кавказ обоснованы в монографии А.А. Гроссгейма (Grossheim, 1936) и подтверждаются палеогеографическими и палеогеоморфологическими данными (Maguashvili, 1956; Safronov, 1969). Миграцию бореальной флоры с севера на Кавказ в плейстоцене признавали М.Г. Попов (Popov, 1927), Е.Г. Бобров (Bobrov, 1944), В.И. Кречетович (Krechetovich, 1946), И.И. Тума-

джанов (Tumadzhanov, 1955, 1961), Е.М. Лавренко (Lavrenko, 1956) и др. А.И. Галушко (Galushko, 1976) обозначил этот миграционный путь так: Ергеня – Ставропольская возвышенность – Эльбрусский массив.

В основе миграционной гипотезы лежит положение о том, что в максимальные фазы оледенения существовал прямой обмен между северной и кавказской флорами. И.М. Крашенинниковым (Krashennikov, 1937, 1939) была выдвинута “гипотеза плейстоценовой лесостепи”. По его мнению, плейстоценовая лесостепь возникла за Уралом и мигрировала на запад, охватив горы Западной Европы, Кавказа, Средней Азии. Эту гипотезу развил Е.М. Лавренко (Lavrenko, 1956), предположив, что бореальные элементы могли проникать на Кавказ не с севера, а с востока, через Казахский Мелкосопочник – Мугоджары – Прикаспий по территории движения плейстоценовой лесостепи. Последовавшая затем аридизация климата привела к разрыву ареалов бореальных видов.

Существовала и совершенно противоположная точка зрения на этот вопрос. Одно из первых высказываний о невозможности обмена бореальными видами в пределах северного материкового и кавказского ледников принадлежит С. Кульчинскому (Kulczinskii, 1923) который предполагал, что определенная общность видового состава флор возникла в третичный период, а разрыв ареалов произошел в результате позднейших климатических изменений. Этих взглядов придерживались и более поздние исследователи (Tolmachev, 1954; Vasil'ev, 1966 и др.). А.А. Федоров считает, что бореальное влияние на флору Кавказа должно быть целиком отнесено к плиоценовому времени. В своей известной работе “История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы” (Fedorov, 1952) он пишет: “Появление в лесах Кавказа бореальных видов, ... а в горах некоторых “северных” травянистых видов объясняется не тем, что эти виды будто бы проникли с севера, а тем, что к моменту оледенения, как в лесах, так и в высокогорьях увеличилось количество особей этих видов, которые сами происходят из недр третичной флоры...”. Подтверждение этой точки зрения мы находим в работе Р.В. Камелина “Азиатские горные элементы во флоре Кавказа” (Kamelin, 1996). На основании фактов отсутствия (“лакун”) во флоре Кавказа важных компонентов плейстоценовой лесостепи (виды родов *Larix*, *Pinus* sect. *Cembra*, *Soldanella*, *Cortusa*, *Leontopodium*, *Dendranthema*, *Thermopsis*, *Ledum*, *Arctous*, *Andromeda*, *Chamaedaphne*) Р.В. Камелин делает вывод о невозможности проникновения бореальных элементов на Кавказ в плейстоцене не только с севера, но и с востока. Изучая проблему флорогенеза Пред-

Кавказья, А.Л. Иванов (Ivanov, 1998) также говорит: “представление о перемещении в период максимального оледенения через Предкавказье на Большой Кавказ многих бореальных видов, таких, как *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Moneses uniflora*, *Orthylia secunda*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Listera cordata*, *Daphne mezereum*, *Linnaea borealis*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala* и др., является ошибочным. Здесь в это время отсутствовала соответствующая экологическая обстановка. Эти виды следует считать третичными мигрантами, ареалы которых претерпели изменение в ледниковые эпохи плейстоцена, стали дизъюнктивными”. И. Высокоостровская, Г.А. Денисова также считают, что виды *Oxyria digyna*, *Saxifraga hirculus*, связанные своим происхождением с горами юго-восточной Азии, мигрировали на Кавказ, по всей вероятности, по горным цепям еще в третичный период и высказывают сомнение относительно арктического происхождения обычных в верхнеальпийской флоре Кавказа *Myosotis alpestris*, *Gnaphalium supinum* и др. (Vysokoostrovskaya, Denisova, 1950).

На основании приведенных данных можно сделать вывод, что плейстоценовые миграции флористических элементов могли происходить между Кавказом и южными территориями, а также внутри Кавказа вдоль отдельных хребтов и между отдельными горными массивами. На Восточный Кавказ по Скалистому и Боковому хребтам проникали криофильные и психрофильные элементы (*Poa alpina*, *Trisetum spicatum*, *Luzula spicata*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga flagellaris*, *Potentilla gelida*, *P. nivea*, *Astragalus alpinus*, *Gnaphalium supinum*) (Galushko, 1976). Этим же путем, по-видимому, пришли *Cerastium cerastioides*, *Minuartia verna*, *Thalictrum alpinum*, *Potentilla crantzii*, *P. multifida*, *Gentiana aquatica*. Современное распространение характерных видов арктогорного комплекса в верхнеальпийской флоре нашего района показывает, что их инвазия ослабевала по направлению с запада на восток. Виды *Lloydia serotina*, *Oxyria elatior*, *Trisetum spicatum* доходят только до верховий Самура, их нет в системе гор Базар-дюзи – гор Баба-даг. Возможными причинами этого явления мы считаем иную орографию восточной части территории и ее более ярко выраженную континентальность климата.

Большое влияние на высокогорную флору восточной части Северного Кавказа оказывает флора центральной части, в том числе Эльбрусский район, откуда проникли в последнее время *Astragalus oreades*, *A. supinus*. Некоторые виды, общие для высокогорий Центральной Азии и Кавказа, а также Европы и Кавказа, по-видимому, проникли южным путем (через Переднюю и Малую Азию) через систему Аджаро-Имеретинского хребта, не минуя, конечно, Центральный Кавказ. Это косвенно подтверждает палеогеография и ха-

рактер оледенения Малого и Большого Кавказа, и, в частности, Восточного Кавказа (Reinhard, 1927, 1947; Maruashvili, 1956). Так, Л.И. Маруашвили (Maruashvili, 1956) считает, что в период максимального оледенения южный склон Большого Кавказа был одет в снег и лед на огромном пространстве от Туапсе до горы Баба-даг. Ледники покрывали гребни многих южных отрогов Большого Кавказа. Даже Кахетинско-Ширванский участок Главного хребта имел значительное оледенение. Оледенение вызывало смещение высотных поясов, и в это время высокогорные виды Большого Кавказа (как авто-, так и аллохтонные) могли обмениваться с Малым Кавказом. Южным путем, через Малую Азию, проникли *Corydalis alpestris*, *Saxifraga exarata*, *S. moschata*, *Myosotis alpestris*, *Erigeron alpinus*, *E. uniflorus*, через Переднюю Азию – *Kobresia schoenoides*, *Allium oreophilum*, *Herniaria caucasica*, *Oxyria elatior*, *Primula algida*.

Таким образом, единственным путем миграций бореальной флоры на Восточный Кавказ был путь с запада. При этом одна часть видов в периоды максимальных оледенений двигалась вдоль северного склона Большого Кавказа, другая – вдоль южного склона. В настоящее время эти пути малозаметны, т.к. последние периоды плейстоцена и голоцен были тем временем, когда из-за неоднократного снижения поясов, выклинивания субнивальная полоса или ее расширения произошло перемешивание различных элементов. Однако тот факт, что верхнеальпийская флора восточной части Северного Кавказа имеет много общих видов с соседними территориями (Сванетия – 67, Большая Лиахва – 109, западная часть Центрального Кавказа – 130), свидетельствует о недавнем расселении многих ее элементов. Не вызывает сомнения, что связь кавказской и переднеазиатской флор древняя и продолжается до наших дней (Grossheim, 1936, 1948; Kharadze, 1946, 1960, 1965, 1966; Tumadzhyanov, 1971; Galushko, 1976; Astamirova, 2012). Причем, как отмечал А.А. Гроссгейм (Grossheim, 1936), она имеет волнообразный характер.

В конце плейстоцена – плейстоцене проникали на Большой Кавказ южным путем криофильные элементы переднеазиатской флоры. И, если для бореальных видов коллектором мог послужить Эльбрус (Galushko, 1976), то некоторые переднеазиатские высокогорные виды могли проникать в пределы Восточного Кавказа, минуя Центральный Кавказ (*Alisium gehamense*, *Erysimum subnivale*, *Didymopha aucheri*, *Cicer minutum*, *Vicia larissae*, *Dracocephalum botryoides*, *Cynoglossum holosericeum*, *Pyrethrum kotschyi*, *P. aromaticum*, *P. daghestanicum*). Плейстоценовыми мигрантами также являются формы, давшие *Silene caucasica*, *Erysimum subnivale*, *Astragalus beckerianus*, *Vicia larissae*, *Campanula argunensis* и др.

В конце плейстоцена – голоцене сложились благоприятные условия для взаимного проникновения высокогорных флор Малого и Большого Кавказа, о чем свидетельствует наличие большого количества общих видов. Молодые пришельцы с юга того времени в нашей флоре – *Alyssum gemense*, *Astragalus sanguinolentus*, *Cicer minutum* (Prima, 1972), *Pyrethrum kotschyi*, *Cynoglossum holosericeum*. Следы гемиксерофильной флоры прослеживаются в высокогорьях Чечни, Ингушетии, Тушетии, Хевсурии: *Silene humilis* (верховья р. Армхи и р. Тюалой; Пирикительская цепь), *Silene caucasica* (у перевала Качу; верховья р. Пирикительская Алазани), *Pseudobetckea caucasica* на Пирикительском хребте, *Vavilovia formosa* и *Trigonocaryum involucratum* на Боковом хребте в пределах Чечни и Ингушетии и др. Однако, следует отметить, что среди элементов гемиксерофильной верхнеальпийской флоры мы не находим примеров, подтверждающих более древние, чем в раннем голоцене (Galushko, 1976), миграции этой флоры.

Подтверждением того, что миграции совершались в межледниковые периоды плейстоцена, а также в раннем голоцене, является отсутствие характерных гемикриофитов Восточного Кавказа в Кельском Нагорье (Dolukhanov, 1969), Сванетии (Kharadze, 1944). Скорее всего, путь их лежал через перевалы Дагестан–Чечня и Ингушетия–Приэльбрусье по северным отрогам Главного хребта, что уже было отмечено Н.И. Кузнецовым (Kuznetsov 1881, 1891, 1909), А.Л. Харадзе (Kharadze, 1948), А.И. Галушко (Galushko, 1976).

Верхнеальпийская скально-осыпная флора центральной и восточной частей Северного Кавказа содержит таксоны, имеющие важное значение для флорогенетических построений. Существование палеоэндемиков *Alliaria brachycarpa*, *Vavilovia formosa*, видов родов *Petrocoma*, *Charesia*, *Pseudovesicaria*, *Symphyoloma*, *Trigonocaryum* и *Pseudobetckea* служит показателем древнейших путей миграции анцестральных видов из отдаленных районов Азии. Другая группа палеоэндемиков (*Bupleurum subnivale*, *Galium pseudopolycarpon*, *Veronica bogosensis*, *Erigeron schalbusii*, *Poa primae*, *Gypsophila imbricata*, *Melica minor*, *Festuca inguschetica*) сложилась на основе анцестральных форм, мигрировавших из прилегающих районов Малой и Передней Азии. У этой группы видов прослеживаются слабые центрально-азиатские и более четкие передне- и мало-азиатские связи. Неоэндемики (*Ranunculus tebulossicus* Prima, *Viola meyeriana* (Rupr.) Klok., *Erysimum subnivale* Prima, *E. babadagensis* Prima, *Sempervivum ingwersenii* Wale, *Saxifraga dinnikii* Schmalh., *Vicia larissae* Prima) формировались на кавказской генетической основе.

Основной путь мигрантов пролегал через Малый Кавказ, разделяясь на два потока, оседавших в двух основных видообразовательных центрах – Эльбрусском массиве и горных массивах правобережья верховий Самура, где на гетерохронной миграционной основе проходили процессы видообразования, причем наиболее интенсивно в северной части Восточного Кавказа.

Таким образом, верхнеальпийская флора центральной и восточной части Северного Кавказа в ее современном виде окончательно сформировалась в конце плейстоцена–голоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Agaghanyants] Агаханянц О.Е. 1981. Аридные горы СССР. М. 270 с.
- [Akhverdov] Ахвердов А.А., Манакян В.А. 1963. *Pseudovesicaria digitata* (С.А. Меу.) Rupr. на горе Агарац в Армении. – Известия Академии наук Армянской ССР. 6 (4): 85–91.
- [Astamirova] Астамирова М.А.-М. 2012. Генезис верхнеальпийской скально-осыпной флоры Восточного Кавказа. – В сб.: Материалы I-й Международной научно-практической конф. “Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза” (7–10 августа 2011 г.). Астрахань. С. 130–140.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1944. Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формообразования). – Советская ботаника. 2: 3–20.
- [Bush] Буш Н.А. 1939а. Род Соболевский – *Sobolewskia* Bieb. – В кн.: Флора СССР. Т. VIII. М., Л. С. 36–38.
- [Bush] Буш Н.А. 1939б. Род Чесночник – *Alliaria* (Marsh. ex Rupr.) DC. – В кн.: Флора СССР. Т. VIII. М., Л. С. 31–32.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 1995. 992 с.
- [Dolukhanov] Долуханов А.Г. 1946. Верхние пределы альпийской растительности в истоках Аварского Койсу (Дагестан). – Труды Тбилисского Ботанического института. 9: 13–18.
- [Dolukhanov] Долуханов А.Г. 1966. Растительный покров Кавказа. Тбилиси. С. 34–56.
- [Dolukhanov] Долуханов А.Г. 1969. Флора и растительность субнивальных ландшафтов верховий Большой Лиахвы и Кельского нагорья (Центральный Кавказ). – Бот. журн. 54 (11): 1662–1674.
- [Dolukhanov] Долуханов А.Г. 1974. Субальпийские ландшафты Кавказа как убежища реликтовых элементов флоры. – В сб.: Проблемы ботаники. Т. 12. М., Л. С. 27–34.
- [Dorofeev] Дорофеев В.И. 2012. *Brassicaceae* Burnett. – В кн.: Конспект флоры Кавказа. Т. 3 (2). СПб., М. С. 371–469.
- [Dumitrashko et al.] Думитрашко Н.В., Лиленберг Д.А., Антонов Б.А., Бальян С.П., Будагов Б.А., Ковалев П.В., Церетели Д.В. 1962. Древние оледенения Кавказа и их сопоставление с оледенением Русской равнины. – В сб.: Труды комиссии по изучению четвертичного периода. Т. 19. М. С. 170–180.

- [Elenevskij] Еленевский А.Г. 1966. О некоторых замечательных особенностях флоры внутреннего Дагестана. — Бюллетень МОИП. Отд. биол. 71 (5): 107–117.
- [Elenevskij] Еленевский А.Г. 1997. Кавказские связи среднерусской флоры. — В сб.: Флора и растительность Средней России: Материалы науч. конф. Орел. С. 8–9.
- [Elenevskij] Еленевский А.Г., Радыгина В.И. 2002. О понятии “реликт” и реликтомании в географии растений. — Бюллетень МОИП. Отд. биол. 107(3): 39–49.
- Favarger C., Contandriopoulos J. 1961. Essai sur l'endemisme. — Bull. Soc. Bot. Suisse. 71: 384–408.
- [Fedorov] Федоров А.А. 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. — В сб.: Материалы по изучению четвертичного периода СССР. Т. 3. М. С. 230–248.
- [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.
- [Grichuk] Гричук В.П. 1965. История флоры и проблема плейстоценового оледенения. — Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. (30): 188–191.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Баку. 260 с.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1945. Род *Petrocoma* Rupr. — В кн.: Флора Кавказа. 2-е изд. Т. 3. Баку. 322 с.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1948. Растительный покров Кавказа. М. 268 с.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1952. Род *Vavilovia* Fed. — Вавиловия. — В кн.: Флора Кавказа. 2-е изд. Т. 5. М., Л. 456 с.
- [Ivanov] Иванов А.Л. 1998. Флора Предкавказья и ее генезис. Ставрополь. 204 с.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 1973. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. 355 с.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 1990. Флора Сырдарьинского Каратау. Л. 145 с.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 1996. Азиатские горные элементы во флоре Кавказа. — В сб.: Флора и растительность Алтая. Барнаул. С. 5–22.
- [Khain] Хаин В.Е. 2001. Тектоника континентов и океанов (год 2000). М. 606 с.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1944. Очерк флоры субнивального пояса Верхней Сванетии. — В сб.: Заметки по систематике и географии растений. Вып. 12. Тбилиси. С. 1–11.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1946. К изучению перигляциальной растительности Центрального Кавказа. — Сообщения Грузинской АН. 8 (9–10): 641–648.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1948. К изучению ксерофильных флор Скалистого хребта. — Труды Тбилисского Ботанического института. Т. 12. Тбилиси. С. 1–16.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1960. Эндемичный гемиксерофильный элемент высокогорий Большого Кавказа. — В сб.: Проблемы ботаники. Т. 5. М., Л. С. 115–126.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1962. К ботанико-географическому районированию высокогорий Большого Кавказа. — Вестник Ботанического общества Грузинской ССР. 1: 41–56.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1964. О распространении монотипного рода *Pseudovesicaria* (Boiss.) Rupr. на Кавказе. — Бот. журн. (49) 12: 1779–1771.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1965. О субнивальном поясе Большого Кавказа. — В сб.: Заметки по систематике и географии растений. Вып. 25. Тбилиси. С. 103–114.
- [Kharadze] Харадзе А.Л. 1974. О некоторых флорогенетических группах эндемиков Большого Кавказа. — Проблемы ботаники. Т. 22. М., Л. С. 70–76.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1954. Роль четвертичного эпйрогенеза в формировании высокогорной флоры Большого Кавказа. — Бот. журн. 39 (4): 498–514.
- [Kolakovskiy] Колаковский А.А. 1956. К истории флоры Колхидского рефугиума. — В сб.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., Л. С. 275–285.
- [Kolakovskiy] Колаковский А.А. 1974. Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры. — Труды Сухумского ботанического сада. 2: 115.
- [Krasheninikov] Крашенинников И.М. 1937. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Советская ботаника. 4: 16–45.
- [Krasheninikov] Крашенинников И.М. 1939. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Советская ботаника. 6–7: 67–99.
- [Krechetovich] Кречетович В.И. 1941. Ледниковые псевдореликты осок во флорах Кавказа и Средней Азии. — В сб.: Материалы по изучению флоры и растительности СССР. Вып. 1. М., Л. С. 145–182.
- [Krishtofovich] Криштофович А.Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. — В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М., Л. С. 21–86.
- Kulczynski St. 1923. Das boreale und arctisch-alpine Element in der mitteleuropaischen Flora. — Bull. Intern. de l'Acad. Polon. sci. et letress. Ser. B. 1 (10): 127–214.
- [Kuznetsov] Кузнецов Н.И. 1881. К вопросу о влиянии ледникового периода на географическое распространение растений в Европе. СПб. 10 с.
- [Kuznetsov] Кузнецов Н.И. 1891. Элементы средиземноморской области в Западном Закавказье. — Записки Императорского Русского географического общ-ва. 23 (3): 190.

- [Kuznetsov] Кузнецов Н.И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. — Записки Императорской АН по физико-математическому отделению. 24 (1): 174 с.
- [Kuznetsov] Кузнецов Н.И. 1922. К вопросу о происхождении арктической флоры земного шара. — Ботанические материалы Гербария ГБС. 3 (24–25): 93–100; 133–140; 149–154.
- [Lavrenko] Лавренко Е.М. 1956. О центральнокавказских горных осоковых болотах и о сибирско-монгольских элементах во флоре Кавказа. — В сб.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., Л. С. 340–353.
- [Linchevsky] Линчевский И.А. 1958. Род Ложнобецкея — *Pseudobetckea* (Hock) Lincz. — В кн.: Флора СССР. Т. XXIII. М., Л. С. 681–682.
- [Maleev] Малеев В.П. 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. — В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М., Л. С. 61–144.
- [Maleev] Малеев В.П. 1946. Основные этапы развития растительности Средиземноморья в четвертичный период в связи с историей растительности юга СССР. — Труды Института географии АН СССР. 37: 321–323.
- [Maleev] Малеев В.П. 1948. Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Крыма и Кавказа) в четвертичный период. — Труды Никитского ботанического сада. 25 (1–2): 3–28.
- [Mandeno]va] Манденова И.П. 1952. Род Сростноплодник — *Symphyloloma* С.А. Меу. — В кн.: Флора СССР. Т. XVII. М., Л. С. 222–223.
- [Mandeno]vа] Манденова И.П. 1959. Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* Koso-Pol. emend. Manden. (Umbelliferae — Apioidae). — В сб.: Труды Института ботаники АН СССР. Т. 20. С. 3–57.
- [Maruashvili] Маруашвили Л.И. 1956. Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. Тбилиси. 126 с.
- [Matishov, Kalmykov] Матишов Г.Г., Калмыков Н.П. 2010. О палеогеографии кавказской суши в третичном периоде. — Вестник Южного научного центра РАН. 6 (3): 27–33.
- [Medvedev] Медведев Я.С. 1907. Об областях растительности на Кавказе. — Вестник Тифлисского ботанического сада. 8. 66 с.
- [Medvedev] Медведев Я.С. 1915. Растительность Кавказа. Опыт ботанической географии Кавказского перешейка. Тифлис. 108 с.
- Mikic A.M., Smykal P., Kenicer G.J., Vishnyakova M.A., Sarukhanyan N.G., Akopian J.A., Vanyan A.G., Gabrielyan I.G., Smykalova I., Sherbakova E., Zoric L., Atlagic J., Zeremski-Škoric T., Cupina B.T., Krstic D.B., Jajic I., Antanasovic S., Dordevic V.B., Mihailovic V.M., Ivanov A.L., Ochatt S., Ambrose M.J. 2013. The bicentenary of the research on “beautiful” vavilovia (*Vavilovia formosa*), a legume crop wild relative with taxonomic and agronomic potential. — Bot. J. Linn. Soc. 172 (4): 532–543.
- [Palibin] Палибин И.В. 1936. Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. М., Л. 60 с.
- [Popov] Попов М.Г. 1927. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — Бюллетень Среднеазиатского гос. ун-та. 15: 239–292.
- [Popov] Попов М.Г. 1953. Бурачниковые — *Boraginaceae* G. Don. — В кн.: Флора СССР. Т. XIX. М., Л. С. 87–691.
- [Prima] Прима В.М. 1972. Субнивальная флора Восточного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 17 с.
- [Reinhard] Рейнгард А.Л. 1927. Ледниковые эпохи Кавказа и их отношение к ледниковым эпохам Альп и Скандинавии. — Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей. 65 (1): 27–35.
- [Reinhard] Рейнгард А.Л. 1968. Четвертичная система. — В кн.: Геология СССР. Т. 9. Северный Кавказ. С. 441–469.
- [Safronov] Сафронов И.Н. 1969. Геоморфология Северного Кавказа. Ростов-на-Дону. 218 с.
- Shetekauri S., Chelidze D., Barnaveli N. 2012. Diversity and Florogenesis of Subnival Flora of the Caucasus. — J. Life Sci. 6: 917–931.
- [Shishkin] Шишкин Б.К. 1936. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* Juss. — В кн.: Флора СССР. Т. VI. М., Л. С. 394–870.
- [Sinitsyn] Синецын В.М. 1965. Древние климаты Евразии. Ч. I. Палеоген и неоген. Л. 167 с.
- [Tamamshyan, Pimenov] Тамамшян С.Г., Пименов М.Г. 1987. Род *Eryngium* L. (Ariaceae) в Закавказье, Средней Азии, Иране и Афганистане. — В сб.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Т. 10. Ереван. С. 26–49.
- [Taysumov] Тайсумов М.А. 2009. Систематика и география подсемейства *Caryophylloideae* Северного Кавказа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Астрахань. 50 с.
- [Tolmachev] Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М., Л. 155 с.
- [Tumadzhano]v] Тумаджанов И.И. 1955. К постплиоценовой истории лесной растительности Северного Кавказа. — Труды Тбилисского Ботанического ин-та. 17: 161–219.
- [Tumadzhano]v] Тумаджанов И.И. 1961. История лесов Северного Кавказа в голоцене. — В кн.: Вопросы голоцена. Вильнюс. С. 249–266.
- [Tumadzhano]v] Тумаджанов И.И. 1971. Ботанико-географические особенности высокогорного Дагестана в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. — Бот. журн. 56 (9): 1239–1251.
- [Vasil'ev] Васильев В.Н. 1966. Физико-географическая среда и видообразование. М., Л. 75 с.
- [Vysokoostrovskaya, Denisova] Высокоостровская И., Денисова Г.А. 1950. Флорогенетический анализ альпийских ковров и обнажений г. Арагац (Алагец). — Тр. БИН АН АрмССР. 7: 53–68.
- [Zubakov] Зубаков В.А. 1976. Позднекайнозойская ледниковая эпоха: хронология и периодизация. — Доклады на ежегодных чтениях памяти Л.С. Бэра. 20: 47–56.

On the Genesis of the Alpine Flora of North Caucasus

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

^a Academy of Sciences of the Chechen Republic
M. Esambayeva Ave., 13, Grozny, 364024, Russia

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

^c N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources
Bolshaya Morskaya Str., 42–44, St. Petersburg, 190000, Russia

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

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

The presumed routes and time of migration of endemic species of high-mountain flora of the North Caucasus are discussed. Based on data on geographical location and position in the taxonomic system, three groups of endemic species and the estimated directions of the most ancient migration of ancestral species were identified: 1) paleoendemic species migrated from remote areas of Asia at the beginning of the Upper Miocene; 2) paleoendemics migrated at the end of the Miocene–Pliocene from the adjacent regions of Asia Minor and West Asia; 3) neoendemics, which had formed by the end of the Pleistocene–Holocene on a Caucasian genetic basis. The conclusion about the three-staged speciation process in the study area is made. The core of the alpine flora formed at the turn of the Miocene and Pliocene; in its modern form, the flora has finally formed in the Late Pleistocene–Holocene.

Keywords: florogenesis, migration, endemics, flora elements, North Caucasus

REFERENCES

- Agaghanyants O.E. 1981. Aridnye gory SSSR [Arid mountains of the USSR]. – Moscow. 270 p. (In Russ.).
- Akhverdov A.A., Manakyan V.A. 1963. *Pseudovesicaria digitata* (C.A. Mey.) Rupr. na gore Agarac v Armenii [*Pseudovesicaria digitata* (C.A. Mey.) Rupr. on Mount Agarats in Armenia]. – Izvestiya Akademii nauk Armyskoy SSR. 6 (4): 85–91 (In Russ.).
- Astamirova M.A.–M. 2011. Genezis verhneal'pijskoj skal'no-osypnoj flory Vostochnogo Kavkaza [The genesis of the Upper Alpine rock-scrub flora of the Eastern Caucasus]. – In: Mat-ly I-j Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii “Metody analiticheskoj floristiki i problemy florogeneza” (7–10 avgusta 2011 g.). Astrakhan. P. 130–140 (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1944. Ob osobennostyah flory erraticeskoy oblasti (odin iz putej formoobrazovaniya) [On the peculiarities of the flora of the erratic region]. – Sovetskaya botanika. 2: 3–20 (In Russ.).
- Bush N.A. 1939a. Rod *Sobolevskiya* – *Sobolevskia* Bieb. [Genus *Sobolevsky* – *Sobolevskia* Bieb.]. – In: Flora SSSR. Vol. VIII. Moscow, Leningrad. P. 36–38 (In Russ.).
- Bush N.A. 1939b. Rod Chesnochnik – *Alliaria* (Marsh. ex Rupr.) DC. [Genus Garlic – *Alliaria* (Marsh. ex Rupr.) DC.]. – In: Flora SSSR. Vol. VIII. Moscow, Leningrad. P. 31–32 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nyh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR)]. – Saint-Peterburg. 1995. 992 p. (In Russ.).
- Dolukhanov A.G. 1946. Verhnie predely al'pijskoj rastitel'nosti v istokah Avarskogo Kojusu (Dagestan) [The upper limits of alpine vegetation in the origins of Avar Koisu (Dagestan)]. – Trudy Tbilisskogo Botanicheskogo instituta. 9: 13–18 (In Russ.).
- Dolukhanov A.G. 1966. Rastitel'nyj pokrov Kavkaza [Vegetation cover of the Caucasus]. Tbilisi. P. 34–56 (In Russ.).
- Dolukhanov A.G. 1969. Flora i rastitel'nost' subnival'nyh landshaftov verhovij Bol'shoj Liahvy i Kel'skogo nagor'ya (Central'nyj Kavkaz) [The flora and vegetation of the subnival landscapes of the headwaters of the Great Liakhvi and the Kelsk Highlands (Central Caucasus)]. – Bot. zhurn. 54 (11): 1662–1674 (In Russ.).
- Dolukhanov A.G. 1974. Subal'pijskie landshafty Kavkaza kak ubezhishcha reliktovyh elementov flory [Subalpine landscapes of the Caucasus as a refuge of relict elements of flora]. – In: Problemy botaniki. Vol. 12. Moscow, Leningrad. P. 27–34 (In Russ.).
- Dorofeev V.I. 2012. Brassicaceae Burnett. – In: Konspekt flory Kavkaza. Vol. 3 (2). St. Petersburg, Moscow. P. 371–469 (In Russ.).
- Dumitrashko N.V., Lilienberg D.A., Antonov B.A., Balian S.P., Budagov B.A., Kovalev P.V., Tsereteli D.V. 1962. Drevnie oledneniya Kavkaza i ih sopostavlenie s oledeneniem Russkoj ravniny [The ancient glaciations of the Caucasus and their comparison with the glaciation of the Russian Plain]. – In: Trudy komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda. Vol. 19. Moscow. P. 170–180 (In Russ.).
- Elenevskij A.G. 1966. O nekotorykh zamechatel'nykh osobennostyakh flory vnutrennego Dagestana [Some remarkable features of the flora of the interior of Dagestan]. – In: Byulleten' MOIP. Otd. biol. 71 (5): 107–117 (In Russ.).
- Elenevskij A.G. 1997. Kavkazskie svyazi srednerusskoj flory [Caucasian connections of Central Russian flora]. –

- In: Flora i rastitel'nost' Srednej Rossii: Materialy nauch. konf. Orel. P. 8–9 (In Russ.).
- Elenevskij A.G., Radygina V.I. 2002. O ponyatii "relik" i reliktomanii v geografii rastenij. [About the concept of "relic" in plant geography]. — In: Byulleten' MOIP. Otd. biol. 107 (3): 39–49 (In Russ.).
- Favarger C., Contandriopoulos J. 1961. Essai sur l'endemisme. — Bull. Soc. Bot. Suisse. 71: 384–408 (In French).
- Fedorov An.A. 1952. Istoriya vysokogornoj flory Kavkaza v chetvertichnoe vremya kak primer avtohtonnogo razvitiya tretichnoj floristicheskoy osnovy [The history of the high mountain flora of the Caucasus in the Quaternary as an example of the autochthonous development of the tertiary floristic basis]. — In: Materialy po izucheniyu chetvertichnogo perioda SSSR. Vol. III. Moscow. P. 230–248 (In Russ.).
- Galushko A.I. 1976. Analiz flory zapadnoj chasti Central'nogo Kavkaza. [Analysis of the flora of the western part of the Central Caucasus]. — In: Flora Severnogo Kavkaza i voprosy eyo istorii. Iss. 1. Stavropol. P. 5–130 (In Russ.).
- Grichuk V.P. 1965. Istoriya flory i problema plejstocenovogo oledeniya [The history of flora and the problem of the Pleistocene glaciation]. — Byull. komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda. 30: 188–191 (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1936. Analiz flory Kavkaza [Analysis of the flora of the Caucasus]. Baku. 260 p. (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1945. Rod *Petrocoma* Rupr. [Genus *Petrocoma* Rupr.]. — In: Flora Kavkaza. 2 ed. Vol. 3. Baku. 322 p. (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1948. Rastitel'nyj pokrov Kavkaza [Vegetation cover of the Caucasus]. Moscow. 268 p. (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1952. Rod *Vavilovia* Fed. — Vaviloviya [Genus *Vavilovia* Fed. — *Vaviloviya*]. — In: Flora Kavkaza. 2 ed. Vol. 5. Moscow. 456 p. (In Russ.).
- Ivanov A.L. 1998. Flora Predkavkaz'ya i ee genesis [Flora of the Pre-Caucasus and its genesis]. — Stavropol. 204 p. (In Russ.).
- Kamelin R.V. 1973. Florogeneticheskij analiz estestvennoj flory gornoj Srednej Azii [Florogenetic analysis of the natural flora of mountainous Central Asia]. Leningrad. 355 p. (In Russ.).
- Kamelin R.V. 1990. Flora Syrdar'inskogo Karatau [Flora of the Syrdarya Karatau]. Leningrad. 145 p. (In Russ.).
- Kamelin R.V. 1996. Aziatskie gornye elementy vo flore Kavkaza [Asian mountain elements in the flora of the Caucasus]. — In: Flora i rastitel'nost' Altaya. Barnaul. P. 5–22 (In Russ.).
- Khain V.E. 2001. Tectonics of continents and oceans (year 2000). M. 606 p. (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1944. Oчерк flory subnival'nogo poyasa Verhnej Svanetii. [An essay of the flora of the subnival belt of Upper Svaneti]. — In: Zаметки по систематике i geografii rastenij. Iss. 12. Tbilisi. P. 1–11 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1946. K izucheniyu periglacial'noj rastitel'nosti Central'nogo Kavkaza [To the study of periglacial vegetation of the Central Caucasus]. — Soobshcheniya Gruzinskoi AN. 8 (9–10): 641–648 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1948. K izucheniyu kserofil'nyh flor Skalistogo hrebta [To the study of xerophilic flora of the Rocky ridge]. — In: Trudy Tbilisskogo Botanicheskogo instituta. Vol. 12. Tbilisi. P. 1–16 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1960. Endemichnyj gemikserofil'nyj element vysokogorij Bol'shogo Kavkaza [Endemic hemixerophilic element of high mountains of the Greater Caucasus]. — In: Problemy botaniki. Vol. V. Moscow, Leningrad. P. 115–126 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1962. K botaniko-geograficheskomu rayonirovaniyu vysokogorij Bol'shogo Kavkaza [Notes on certain endemic species of the Greater Caucasus]. — Vestnik Botanicheskogo obshchestva Gruzinskoy SSR 1: 41–56 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1964. On the distribution of the monotypic genus *Pseudovesicaria* (Boiss.) Rupr. in the Caucasus. — Botanicheskii zhurnal. 49 (12): 1779–1771 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1965. O subnival'nom poyase Bol'shogo Kavkaza [On the subnival belt of the Greater Caucasus]. — In: Zаметки по систематике i geografii rastenij. Iss. 25. Tbilisi. P. 103–114 (In Russ.).
- Kharadze A.L. 1974. O nekotoryh florogeneticheskikh gruppakh endemov Bol'shogo Kavkaza [On some florogenetic groups of the Greater Caucasus endems]. — In: Problemy botaniki. Vol. V. Moscow, Leningrad. P. 70–76 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1954. The role of Quaternary epeirogenesis in the formation of the high mountain flora of the Greater Caucasus. — Botanicheskii zhurnal. 39 (4): 498–514 (In Russ.).
- Kolakovskiy A.A. 1956. K istorii flory Kolhidskogo refugiuma [On the history of the flora of the Colchis Refugium]. — In: Akademiku V.N. Sukachevu k 75-letiyu so dnya rozhdeniya. Moscow, Leningrad. P. 275–285 (In Russ.).
- Kolakovskiy A.A. 1974. Nekotorye dannye po paleogeografii Kavkaza v svyazi s formirovaniem ego flory [Some data on the paleogeography of the Caucasus in connection with the formation of its flora]. — Trudy Suhumskogo botanicheskogo sada. 2: 115 (In Russ.).
- Krashennikov I.M. 1937. Analiz reliktovoj flory Yuzhnogo Urala v svyazi s istoriej rastitel'nosti i paleogeografiej plejstocena [Analysis of the relict flora of the Southern Urals in connection with the history of vegetation and Pleistocene paleogeography]. — Sovetskaya botanika. 4: 16–45 (In Russ.).
- Krashennikov I.M. 1939. Osnovnye puti razvitiya rastitel'nosti Yuzhnogo Urala v svyazi s paleogeografiej Severnoj Evrazii v plejstocene i golocene [The main paths of vegetation development in the Southern Urals in connection with the paleogeography of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene]. — Sovetskaya botanika. 6–7: 67–99 (In Russ.).
- Krechetovich V.I. 1941. Lednikovye psevdorelikty osok vo florah Kavkaza i Srednei Azii [Ice glacial pseudorelicts of sedges in the flora of the Caucasus and Central Asia]. — In: Materialy po izucheniyu flory i rastitel'nosti SSSR. Uss. 1. Moscow, Leningrad. P. 145–182 (In Russ.).
- Krishtofovich A.N. 1946. Evolyuciya rastitel'nogo pokrova v geologicheskom proshlom i eyo osnovnyye factory [The evolution of vegetation cover in the geological past

- and its main factors]. — In.: *Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR*. Iss. 2. Moscow, Leningrad. P. 21–86 (In Russ.).
- Kulczynski St. 1923. Das boreale und arctisch-alpine Element in der mitteleuropaischen Flora. — *Bull. Intern. de l'Acad. Polon. sci. et letress. Ser. B.* 1 (10): 127–214 (In German).
- Kuznetsov N.I. 1881. K voprosu o vliyanii lednikovogo perioda na geograficheskoe rasprostranenie rastenij v Evrope [On the effect of the ice age on the geographical distribution of plants in Europe]. St. Petersburg. 10 p. (In Russ.).
- Kuznetsov N.I. 1891. Elementy sredizemnomorskoj oblasti v Zapadnom Zakavkaz'e [Elements of the Mediterranean region in Western Transcaucasia]. — *Zapiski Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo obshchestva*. 23 (3). 190 p. (In Russ.).
- Kuznetsov N.I. 1909. Principy deleniya Kavkaza na botaniko-geograficheskie provintsii [Principles of the division of the Caucasus into the botanical and geographical provinces]. — *Zapiski Imperatorskoi AN po fiziko-matematicheskomu otdeleniyu*. 24 (1). 174 p. (In Russ.).
- Kuznetsov N.I. 1922. K voprosu o proiskhozhdenii arkticheskoi flory zemnogo shara [On the question of the origin of the Arctic flora of the globe]. — *Botanicheskie materialy Gerbariya GBS*. 3 (24–25): 93–100; 133–140; 149–154 (In Russ.).
- Lavrenko E.M. 1956. O tsentral'nokavkazskikh gornyx osokovykh bolotakh i o sibirsko-mongol'skikh elementakh vo flore Kavkaza [About the Central Caucasian mountain sedge marshes and about the Siberian-Mongolian elements in the flora of the Caucasus]. — In: *Akademiku V.N. Sukachevu k 75-letiyu so dnya rozhdeniya*. Moscow, Leningrad. P. 340–353 (In Russ.).
- Linchevsky I.A. 1958. Rod Lozhnobeckeya — *Pseudobetckea* (Hock) Lincz [*Pseudobetckea* (Hock) Lincz.]. — In: *Flora SSSR*. Vol. XXIII. Moscow, Leningrad. P. 681–682 (In Russ.).
- Maleev V.P. 1941. Tretichnye relikty vo flore Zapadnogo Kavkaza i osnovnye etapy chetvertichnoi istorii ego flory i rastitel'nosti [Tertiary relics in the flora of the Western Caucasus and the main stages of the Quaternary history of its flora and vegetation]. — In: *Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR*. Iss. 1. P. 61–144 (In Russ.).
- Maleev V.P. 1946. Osnovnye etapy razvitiya rastitel'nosti Sredizemnomor'ya v chetvertichnyj period v svyazi s istoriei rastitel'nosti yuga SSSR [The main stages of development of Mediterranean vegetation in the Quaternary period in connection with the history of the vegetation of the south of the USSR]. — *Trudy Instituta Geografii AN SSSR*. 37: 321–323 (In Russ.).
- Maleev V.P. 1948. Osnovnye etapy razvitiya rastitel'nosti Sredizemnomor'ya i gornyx oblastei yuga SSSR (Kryma i Kavkaza) v chetvertichnyj period [The main stages of development of vegetation in the Mediterranean and mountain regions of the south of the USSR (Crimea and the Caucasus) in the Quaternary period]. — *Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada*. 25 (1–2): 3–28 (In Russ.).
- Mandenova I.P. 1952. Rod Srostnoplodnik — *Symphyloma* C.A. Mey. [Sternofruit — *Symphyloma* C.A. Mey. — In: *Flora SSSR*. Vol. XVII. Moscow, Leningrad. P. 222–223 (In Russ.).
- Mandenova I.P. 1959. Materialy po sistematike triby Pastinaceae Koso-Pol. emend. Manden. (Umbelliferae — Apioideae) [Materials on the systematics of the tribe Pastinaceae Koso-Pol. emend. Manden. (Umbelliferae — Apioideae)]. — In: *Trudy Instituta botaniki AN GSSR*. Vol. 20. P. 3–57 (In Russ.).
- Maruashvili L.I. 1956. Tselesoobraznost' peresmotra sushchestvuyushchikh predstavlenii o paleogeograficheskikh usloviyakh lednikovogo vremeni na Kavkaze [Expediency of revising the existing ideas about the paleogeographic conditions of the glacial time in the Caucasus]. Tbilisi. 124 p. (In Russ.).
- Matishov G.G., Kalmykov N.P. 2010. On the paleogeography of the Caucasus land in the tertiary period]. — *Vestnik Yuzhnogo Nauchnogo Centra RAN*. 6 (3): 27–33 (In Russ.).
- Medvedev Ya.S. 1907. Ob oblastiakh rastitel'nosti na Kavkaze [On the areas of vegetation in the Caucasus]. — *Vestnik Tiflisskogo botanicheskogo sada*. 8: 66 p. (In Russ.).
- Medvedev Ya.S. 1915. Rastitel'nost' Kavkaza. Opyt botanicheskoi geografii Kavkazskogo peresheika [Vegetation of the Caucasus. The experience of the botanical geography of the Caucasian isthmus]. Tiflis. 108 p. (In Russ.).
- Mikis A.M., Smykal P., Kenicer G.J., Vishnyakova M.A., Sarukhanyan N.G., Akopian J.A., Vanyan A.G., Gabrielyan I.G., Smykalova I., Sherbakova E., Zoric L., Atlagic J., Zeremski-Skoric T., Cupina B.T., Krstić D.B., Jajic I., Antanasovic S., Dordević V.B., Mihailović V.M., Ivanov A.L., Ochatt S., Ambrose M.J. 2013. The bicentenary of the research on “beautiful” vavilovia (*Vavilovia formosa*), a legume crop wild relative with taxonomic and agronomic potential. — *Botc Joc Linnean Soc*. 172 (4): 532–543 (In Engl.).
- Palibin I.V. 1936. Etapy razvitiya flory prikaspiiskikh stran so vremeni melovogo perioda [Stages of development of the flora of the Caspian countries from the time of the Cretaceous period]. Moscow, Leningrad. 60 p. (In Russ.).
- Popov M.G. 1927. Osnovnye cherty istorii razvitiya flory Srednei Azii [The main features of the history of the flora of Central Asia]. — *Byulleten' Sredneaziatskogo gos. un-ta*. 15: 239–292 (In Russ.).
- Popov M.G. 1953. Burachnikovye — Boraginaceae G. Don [Borago family — Boraginaceae G. Don]. — *Flora SSSR*. Vol. XIX. Moscow, Leningrad. P. 87–691 (In Russ.).
- Prima V.M. 1972. Subnival'naya flora Vostochnogo Kavkaza [Subnival flora of the Eastern Caucasus]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. 17 p. (In Russ.).
- Reinhard A.L. 1927. Lednikovye epokhi Kavkaza i ikh otno-shenie k lednikovym epokham Al'p i Skandinavii [Glacial epochs of the Caucasus and their relation to the glacial epochs of the Alps and Scandinavia]. — *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei*. 65 (1): 27–35 (In Russ.).
- Reinhard A.L. 1968. Chetvertichnaya Sistema [Quaternary system]. — In.: *Geologiya SSSR*. Vol. 9. Severnyj Kavkaz. P. 441–469 (In Russ.).

- Safronov I.N. 1969. Geomorfologiya Severnogo Kavkaza [Geomorphology of the North Caucasus]. – Rostov-na-Donu. 218 p. (In Russ.).
- Shetekauri S., Chelidze D, Barnaveli N. 2012. Diversity and Florogenesis of Subnival Flora of the Caucasus. – J. Life Sci. 6: 917–931 (In Engl.).
- Shishkin B.K. 1936. Gvozdichnye – Caryophyllaceae Juss. [Cloves – Caryophyllaceae Juss.]. – In: Flora SSSR. Vol. VI. Moscow, Leningrad. P. 394–870 (In Russ.).
- Sinitin V.M. 1965. Drevnie klimaty Evrazii. Chast' 1. Paleogen i neogen [Ancient climates of Eurasia. Part 1. Paleogene and Neogene]. Leningrad. 167 p. (In Russ.).
- Tamamshyan S.G., Pimenov M.G. 1987. Rod *Eryngium* L. (Apiaceae) v Zakavkaz'e, Srednej Azii, Irane i Afganistane [Genus *Eryngium* L. (Apiaceae) in Transcaucasia, Central Asia, Iran and Afghanistan]. – In: Flora, rastitel'nost' i rastitel'nye resursy Armyanskoj SSR. Vol. 10. Erevan. P. 26–49 (In Russ.).
- Taysumov M.A. 2009. Sistematika i geografiya podsemejstva Caryophylloideae Severnogo Kavkaza [Systematics and geography of the subfamily Caryophylloideae of the North Caucasus]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Astrahan'. 50 p. (In Russ.).
- Tolmachev A.I. 1954. K istorii voznikoveniya i razvitiya temnokhvoinoi taigi [To the history of the emergence and development of dark coniferous taiga]. Moscow, Leningrad. 155 p. (In Russ.).
- Tumadzhyanov I.I. 1955. K postpliotenovoi istorii lesnoi rastitel'nosti Severnogo Kavkaza [Towards the Post-Pliocene History of the Forest Vegetation of the North Caucasus]. – Trudy Tbilisskogo Botanicheskogo in-ta. 17: 161–219.
- Tumadzhyanov I.I. 1961. Istoriya lesov Severnogo Kavkaza v golocene [The history of the forests of the North Caucasus in the Holocene]. – In: Voprosy golocena. Vil'nyus. P. 249–266 (In Russ.).
- Tumadzhyanov I.I. 1971. Botanical and geographical features of the high-mountainous Dagestan in connection with the paleography of the Pleistocene and Holocene. – Botanicheskii zhurnal. 56 (9): 1239–1251 (In Russ.).
- Vasil'ev V.N. 1966. Fiziko-geograficheskaya sreda i vidobrazovanie [Physico-geographical environment and speciation]. Moscow, Leningrad. 75 p. (In Russ.).
- Vysokoostrovskaya I., Denisova G.A. 1950. Florogeneticheskii analiz al'pijskikh kovrov i obnazhenii g. Aragac (Alagez) [Florogenetic analysis of alpine carpets and outcrops of the city of Aragats (Alagez)]. – Trudy BIN AN ArmSSR. 7: 53–68 (In Russ.).
- Zubakov V.A. 1976. Pozdněkainozoiskaya lednikovaya epokha: khronologiya i perioditsaciya [Late Cenozoic glacial epoch: chronology and periodization]. – Doklady na ezhegodnykh chteniyakh pamyati L.S. Bera. 20: 47–56 (In Russ.).