

На правах рукописи

А. Михеев

РГБ ОД

182кв1000

МИХЕЕВ

Анатолий Дмитриевич

**ФЛОРА РАЙОНА КАВКАЗСКИХ МИНЕРАЛЬНЫХ ВОД
И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ
(АНАЛИЗ И ВОПРОСЫ ОХРАНЫ)**

03.00.05 — "Ботаника"

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

2000

Работа выполнена в филиале Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН — на Пятигорской эколого-ботанической станции.

Научный консультант:

доктор биологических наук **Меницкий Ю.Л.**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор **Яковлев Г.П.**

доктор биологических наук **Будашев А.Л.**

доктор биологических наук, профессор **Дударь Ю.А.**


Ведущее учреждение: Главный ботанический сад РАН

Защита состоится **27 декабря 2000 г.** в 14 часов на заседании Диссертационного совета Д 002.46.01 при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан «27» ноября 2000 г.

Учёный секретарь
Диссертационного совета
кандидат биологических наук

 Чалыгина О.Я.

E585.9/2P37, 0

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Вопрос изучения и сохранения флористического разнообразия имеет важное общебиологическое значение. Актуальность темы особенно значима по отношению к району Кавказских Минеральных Вод (КМВ) — территории со здравницами общероссийского и мирового значения (Кисловодск, Ессентуки, Пятигорск, Железноводск), являющейся вместе с тем выдающимся центром туризма; здесь размещается Государственная фармацевтическая академия, изучающая ресурсы растительного мира, в первую очередь, района Кавказских Минеральных Вод, с медицинской точки зрения. Особенно для изучающих растительные ресурсы важно точное название и знание систематического положения исследуемого объекта. В этом смысле знание видового разнообразия сосудистых растений имеет непреходящее значение для района КМВ.

В 1992 году району Кавказских Минеральных Вод Указом Президента РФ (от 27.03.1992 г. № 309) и решением Правительства РФ (от 6.06.1992 г. № 462) придан статус «Особо охраняемого эколого-курортного региона РФ. ВНИИ «Гипрогор» разработана Территориальная комплексная схема охраны курортов КМВ и на ее основе принята государственная программа экологической работы в регионе. Однако в ней не нашли отражения вопросы охраны растительного мира, его генофонда, что было отмечено экспертной экологической комиссией как важное упущение. И с этой точки зрения выполняемая тема имеет существенное значение для реализации названной Программы.

Цель и задачи исследования. Основной целью предпринятого исследования было выявление флористического разнообразия района Кавказских Минеральных Вод, его всестороннее изучение. Для ее достижения решались следующие задачи:

1. Составление конспекта флоры сосудистых растений с выявлением для каждого вида его жизненной формы, приуроченности к высотному поясу, местообитания, распространения на территории района и отнесением к тому или иному географическому элементу.
2. Систематический, экологический, биоморфологический и географический анализ.

3. Территориальное деление района по особенностям климата, растительного покрова и флористических особенностей.
4. Выявление особенностей исторического развития флоры района.
5. Решение спорных вопросов систематики, таксономии, номенклатуры в родах *Papaver*, *Psephellus*.
6. Выявление видов, подлежащих федеральной и региональной охране.

Объект, материалы и методы исследования. Объектом исследования явилась флора района Кавказских Минеральных Вод, по контуру почти полностью совпадающая с Верхнекумским флористическим районом в схеме флористического деления Кавказа А. Л. Тахтаджяна и Ю. Л. Меницкого (1991).

Полевые исследования проводились не только в районе КМВ, но и практически по всей территории Кавказа, посещались горные районы Северного Кавказа (Краснодарский, Ставропольский края, Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Дагестан), Закавказья (Азербайджан, Армения, Грузия, в том числе Абхазия и Аджария). Собран гербарий около 25 тыс. листов (около 2000 видов).

Основными методами работы при изучении флоры были: морфолого-географический, флорогенетический, сравнительно-флористический. В ряде исследований сложных в таксономическом отношении группы были использованы и различные биосистематические методики.

Новизна. На основе изучения литературных данных за более чем 200-летний период и собственных материалов приведен критически пересмотренный аннотированный список сосудистых растений района Кавказских Минеральных Вод с учетом современных обработок, сведений по номенклатуре и таксономии.

По сравнению с ранее приводившемся для региона числом видов (1840 - Иванов, 1997) новый список включает 2200, т. е. на 360 единиц больше. Из них лично нами выявлено 37 ранее неизвестных для района видов.

Установлено, что эндемизм территории района Кавказских Минеральных Вод, как и территории всего Центрального Кавказа, некоторыми авторами сильно преувеличивался. На основании незначительного по числу видов и по рангу эндемизма западной части Центрального Кавказа (предположительно, и для всего

Центрального Кавказа), а также данных палеогеографии делается вывод о более молодом, чем ранее считалось многими авторами, возрасте центральнокавказской флоры (голоцен, отчасти плейстоцен), но не отдельных ее элементов.

На примере систематических обработок родов *Papaver* и *Psephellus* Кавказа показан пример разного подхода в подобных работах — с учетом симпатрического и географического видообразования изучаемых таксонов.

Выявлена параллельная изменчивость в эволюции секций *Rhoeadium* и *Argemonidium* рода *Papaver*, рода *Roemeria*; на основе этого установлено разделение каждого из этих таксонов на аллогамные и автогамные группы в ранге подсекций.

При изучении рода *Psephellus* было установлено, что значительное число описанных с Кавказа видов фактически не различаются в природе, в связи с чем. переведены в синонимы такие «виды» как *Psephellus absinthifolius*, *P. iroitzkyi*, *P. kolakowskyi*, *P. ciscaucasicus*.

Кардинально переработана система рода *Psephellus*. В состав рода включены подроды *Amblyopogon* и *Heterolopus* в ранге секций, в последнюю перенесены из типовой секции *Psephellus* виды из родства *P. prokhanovii*, а также перенесены в ранге подсекции виды ранее установленной А. А. Алиевой (1999) секции *Schistosi*.

С территории изученного района описано 6 новых для науки видов, а всего с Кавказа — 14 видов.

Выявлено 138 видов сосудистых растений, нуждающихся в федеральной и региональной охране, составлен их аннотированный список с отнесением к категориям статуса, принятым в красной книге МСОП, указаниями местонахождений, научной ценности и факторов истребления,

Практическое значение. Данные диссертационной работы войдут в создаваемый Отделом высших растений БИН РАН под руководством акад. А. Л. Тахтаджяна «Критический конспект флоры Кавказа», а также могут быть использованы при подготовке «Флоры России» под руководством чл.-корр. РАН Р. В. Камелина.

На основе Конспекта видов сосудистых растений будет составлен Определитель, потребность в котором велика у жителей района, особенно у отдыхающих и лечущихся на курортах, у практиков народной медицины, работников научной фармакогнозии и фармакологии, а также у студентов и школьников.

Материалы диссертационной работы представляется необходимым использовать для составления «Красных книг» видов и

редких сообществ, нуждающихся в охране, России и регионов — Ставропольского края и района Кавказских Минеральных Вод; они необходимы при реализации Программы биологического мониторинга в Особо охраняемом эколого-курортном регионе. Они использованы при выработке комплексного обоснования границы памятника природы «Гора Машук», при разработке программы ботанического мониторинга курортного региона КМВ (как составная часть комплексного мониторинга).

Основные защищаемые положения:

1. Аннотированный критический конспект флоры сосудистых растений района Кавказских Минеральных вод, насчитывающий 2206 видов и содержащий пять характеристик видов: жизненная форма, высотный пояс, место обитания, территория обитания, принадлежность к географическому элементу.
2. Вывод на основании географического анализа незначительного по числу видов и рангу эндемизма о более молодом, чем это считалось ранее возрасте флоры Центрального Кавказа, — голоценовом, отчасти плейстоценовом, но не отдельных её элементов.
3. Систематика и эволюция рода *Psephellus*; схема филогенетического развития.
4. Выявление параллельной изменчивости в эволюции секций *Rhoeadium* и *Argemonidium* рода *Papaver*, рода *Roemeria*; выделение групп аллогамных и автогамных видов в каждом из этих таксонов.
5. Аннотированный список сосудистых растений, нуждающихся в охране на территории Кавказских Минеральных Вод с указанием категории охраны, обоснования статуса, факторов истребления.

Апробация. Материалы диссертационной работы докладывались и обсуждались на следующих конференциях, совещаниях, съездах:

Всесоюзное совещание «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». Свердловск, 1982.

Конференции «Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, подлежащих охране». Ставрополь, 1986; Грозный, 1989, 1991.

VIII Всесоюзное совещание по хемотаксономии и эволюционной биохимии высших растений. Чебоксары, 1990.

Международный конгресс Европейско-Средиземноморского отделения Международной ассоциации ботанических садов. Тбилиси, 1991.

Научные конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». Санкт-Петербург, 1995; 1999.

Вторая международная конференция «Анализ и прогнозирование результатов интродукции декоративных и лекарственных растений мировой флоры в ботанических садах». Минск, 1996.

Первая Всероссийская конференция по ботаническому ресурсоведению. Санкт-Петербург, 1996.

Четвертая международная конференция по медицинской ботанике. Киев, 1997.

II (X) съезд Русского ботанического общества Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Санкт-Петербург, 1998.

Конференция по интродукции и отдаленной гибридизации, посвященная 100-летию академика Н. В. Цицина. Москва, 1998.

Кавказский симпозиум «Горные растительные ресурсы: теория и прогноз освоения и воспроизводства». Махачкала — Гуниб, 1999.

Вторая международная конференция памяти академика А. М. Обухова «Состояние и охрана воздушного бассейна и водно-минеральных ресурсов курортно-рекреационных регионов». Кисловодск, 2000.

Публикации. Результаты исследования опубликованы в 57 работах, из них основные — в списке в конце реферата.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка использованной литературы⁴²⁵, в том числе иностранной — 29, Приложения. Изложена на 310 страницах, иллюстрирована 3 картами, 12 таблицами, 4 рисунками.

Глава I. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РАЙОНА

Территория района Кавказских Минеральных Вод простирается от 42°00' до 43°35' восточной долготы и от 43°38' по 44°30' северной широты от Скалистого хребта на юге до Предкавказского прогиба на севере (примерно по древнему руслу Палеокубани по линии Невинномысск — Минеральные Воды — Георгиевск); от водораздела с Кубанью на западе до водораздела с Малкой и Терекон на востоке. Ее площадь составляет около 6000 км².

Орографически район представляет из себя северное моноклиналиное крыло Эльбрусского поднятия, разделяющего воды, стекающие на запад, в Азово-Черноморский бассейн, и воды, стекающие на восток, в Каспий; поднятия, наклоненного к северу и расчлененного субширотно простирающимися разновозрастными куэстами. Самая южная куэста — Скалистый (или Южный) хребет, расчлененный меридианальными водотоками на отдельные блоки, носящие особые названия (М. Бермамыт, 2644 м, Б. Бермамыт и др.). Севернее — Меловой хребет или Лесистый (Черные горы) достигает 1542 м (Верхний Джинал), распадающийся на отдельные части (отроги), носящие особые названия: Джинальский, Кабардинский, Боргустанский, Дарьинский, Пастбищный хребты. Еще севернее — низкая предгорная гряда и холмы, которые переходят в приподнятую равнину, расчлененную водотоками Кумы, Суркуля (широтный рукав Палеокубани), вскрывающие соленосные майкопские глины. Скалистый хребет увенчан твердыми известняками верхней юры, его северное пологое крыло прикрыто нижнемеловыми отложениями. Вторая гряда куэст (Черные горы) сложена верхнемеловыми известняками, а самая северная — третичными песчаниками, известняками, мергелями. Эти куэсты также рассечены глубокими субмеридианальными речными долинами. Картина в районе Пятигорья осложнена так называемыми лакколитами — субвулканическими гипабиссальными массивами, представленными дайками, диапировыми телами, прикрытыми осадочным чехлом, или обнаженными в результате эрозии. Лакколиты возвышаются над степью в виде “каменного архипелага” (выражение Г. Абиха, 1852) Наиболее известные “лакколиты”: Бештау (1399,8 м), Машук (993 м), Железная (859,4 м). С этими лакколитами связаны месторождения минеральных вод, которым обязаны своим появлением и развитием всемирно известные бальнеологические и климатические курорты Кисловодск, Ессентуки, Пятигорск, Железноводск.

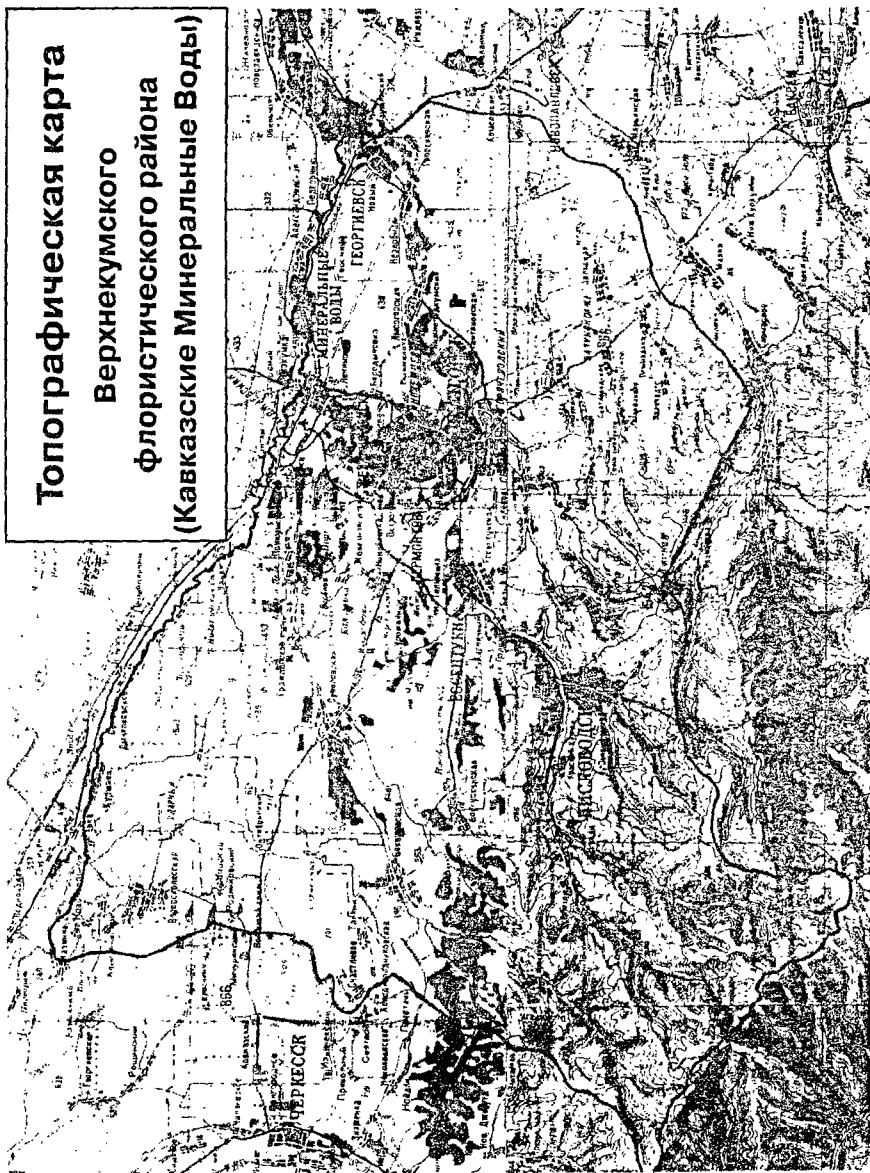
Территория располагается на высотах от 250 до 2644 м над ур. м., т. е. имеется перепад высот в 2400 м. В связи с этим наблюдается вертикальная поясность, свойственная Северному Кавказу: субальпийский (с фрагментами альпийских сообществ) — лесной — лесостепной — степной. Основные типы растительного покрова представлены (сверху вниз): субальпийскими лугами — буковыми и дубовыми лесами — луговыми степями — разнотравно-типчаково-ковыльными степями. В главе даётся также характеристика климата, почв, основных речных артерий и озёр.

Топографическая карта

Верхнекумского

Флористического района

(Кавказские Минеральные Воды)



Глава II. ИСТОРИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕРХНЕКУМСКОГО РАЙОНА

История изучения флоры района неотделима от истории исследования флоры всего Кавказа. Традиционно (Буш, 1935) она подразделяется на несколько периодов.

- I. XVIII век. Время академических экспедиций. На Центральном Кавказе, в районе Кавказских Минеральных Вод, в 1773 г. побывали И. А. Гюльденштедт (Guldenstedt, 1791), П. С. Паллас (1799).
- II. XIX век по 70-е годы. Это время накопления обширного фактического материала, время исследований Ф. М. Биберштейна, Х. Стевена, К. А. Мейера, Ф. П. Рупрехта, К. Ф. Ледебура, А. Бунге, Р. Э. Траутветтера, Э. Буассье, а также А. П. Оверина, А. Е. Ризенкампа.
- III. С 80-х годов XIX до октября 1917 года. Для третьего периода характерна историчность и географичность исследований, первый опыт деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Этот период связан с именами Н. И. Кузнецова, Н. И. Буша, А. В. Фомина, Ю. Н. Воронова. Продолжается и накопительная работа; для нашего региона важны В. И. Липский, И. Ф. Шмальгаузен, С. Сомье и Э. Левье, Я. С. Медведев и многие др. Существенным моментом периода является опубликование "Флоры Кавказа" В. И. Липским (1899, 1902), подводящей итог ботаническим исследованиям на Кавказе за 200 лет.
- IV. От октября 1917 по 1964 годы. Время деятельности А. А. Гроссгейма, автора 4-томной "Флоры Кавказа" (1928-1934) и 2-го неоконченного ее издания (тт. 1-7), "Определителя растений Кавказа" (1949); время работы большого коллектива ботаников под руководством В. Л. Комарова, создавшего "Флору СССР" (1934-1964), коллективов ботаников, приступивших к выпуску "Флор" Союзных республик.
- V. От 1964 г. до наших дней. Характеризуется изданием на базе "Флоры СССР" региональных "Флор" и "Определителей". Вместе с тем накапливается новый материал по таксономии и номенклатуре растений.

В этот период написан определитель “Флора Северного Кавказа” А. И. Галушко (1978-1980), конспект: “Каталог растений Ставропольского края” В. Н. Кононова и В. Г. Танфильева (1987) и “Флора Ставрополя” А. Л. Иванова (1997). В настоящее время завершается коллективная критическая переработка флоры Кавказа и создание “Конспекта флоры Кавказа” и “Определителя растений Кавказа” под руководством А. Л. Тахтаджяна и Ю. Л. Меницкого.

Глава III. ФЛОРА ВЕРХНЕКУМСКОГО РАЙОНА И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЁ СОСТАВА

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Флора Верхнекумского района (далее — В. Кум.) исчисляется в 2206 видов, относящихся к 666 родам и 131 семейству. Для сравнительно небольшой исследованной территории (около 6 тыс. км²) это значительная величина. Ее не стоит традиционно сопоставлять с флорами других стран тех же широт, нагляднее это сделать с ранее исследованными участками северного макросклона большого Кавказа. Такими являются бассейн Черка Безенгийского (далее Безенги) (Портениер, 1993), западная часть Центрального Кавказа (далее — ЗЦК) (Галушко, 1976). Для первой, более сравнимой по площади, выявлено 1457 видов, т. е. на одну треть меньше. Флора территории, исследованной А. И. Галушко, охватывающей также и бассейн Черка Безенгийского, а также на 2/3 и Верхнекумский район, исчисляется в 2299 видов, т. е. лишь на 100 видов (5%) больше, С. А. Меу, хотя размер территории превышает в 3–3.5 раза. Это может быть свидетельством того факта, что территория Верхнекумского района является достаточно богатой флорой. Основные пропорции флор В. Кум. района, Безенги, ЗЦК выглядит следующим образом (табл. 1).

Табл. 1

Основные пропорции флор В. Кум. района, Безенги и ЗЦК.

Район	Число			Основные пропорции	Родовой коэффициент
	видов	родов	семейств		
В. Кум.	2181	666	131	16.84:5.08:1	3.31
ЗЦК	2299	640	115	20.00:5.65:1	3.57
Безенги	1457	493	112	13.00:4.40:1	2.95

Традиционным при анализе флор является выявление спектра семейств с наибольшим числом видов. Мы выделили 2 группы ведущих семейств — с числом видов более 50, и с числом видов от 20 до 50 (табл. 2). Первых оказалось 12, а вторых — 11. Первая группа объединяет 1422 вида или 65.2% и 416 родов (62.5% всех родов флоры). Вторая группа по числу семейств почти равна первой, но объединяет только 318 видов (14.5%) и 78 родов (11.7%). Самое богатое видами семейство — *Asteraceae* (291 вид и 79 родов), на втором месте — *Poaceae* (209 видов и 67 родов), на третьем — *Fabaceae* со 142 видами и 23 родами. Из данных таблицы видно, что спектр крупнейших семейств Верхнекумского района является типичным спектром бореальных территорий Голарктики. Наши данные совпадают с таковыми А. И. Галушко (1976) и близки данным Н. Н. Портениера (1993); полностью совпадает перечень крупнейших семейств, а их очередность несколько диссоциирует по 3 следующим друг за другом семействам (4, 5, 7) (табл. 3).

Табл. 2.

Ведущие семейства флоры Верхнекумского района.

	Семейства	Число видов	Число родов	% видов
<i>Семейства с числом видов более 50:</i>				
1	<i>Asteraceae</i> (<i>Compositae</i>)	291	79	13.3
2	<i>Poaceae</i> (<i>Gramineae</i>)	209	67	9.6

3	<i>Fabaceae</i> (<i>Leguminosae</i>)	142	23	6.5
4	<i>Apiaceae</i> (<i>Umbelliferae</i>)	110	46	5.0
5	<i>Rosaceae</i>	100	28	4.6
6	<i>Brassicaceae</i> (<i>Cruciferae</i>)	99	44	4.5
7	<i>Caryophyllaceae</i>	96	28	4.04
8	<i>Lamiaceae</i> (<i>Labiatae</i>)	88	30	4.0
9	<i>Scrophulariaceae</i>	82	16	3.8
10	<i>Cyperaceae</i>	75	13	3.4
11	<i>Liliaceae</i>	68	23	3.1
12	<i>Ranunculaceae</i>	56	19	2.6
	Итого: 12 семейств	1422	416	65.2
			(62.5%)	

Семейства с числом видов от 20 до 50:

13	<i>Chenopodiaceae</i>	41	15	1.9
14	<i>Rubiaceae</i>	36	6	1.65
15	<i>Boraginaceae</i>	36	17	1.65
16	<i>Polygonaceae</i>	36	9	1.65
17	<i>Orchidaceae</i>	36	16	1.65
18	<i>Orobanchaceae</i>	28	2	1.3
19	<i>Campanulaceae</i>	23	2	1.0
20	<i>Violaceae</i>	22	1	1.0
21	<i>Salicaceae</i>	20	2	0.9
22	<i>Geraniaceae</i>	20	2	0.9
23	<i>Gentianaceae</i>	20	6	0.9
	Итого: 11 семейств	318	78 (11.7%)	14.5

Перечень семейств с числом видов от 20 до 50 (их 11) в этих трёх флорах также одинаков, но уже с большей нарушением очередности. В нашем списке нет *Polypodiaceae* в связи с иным объемом принятых семейств папоротников, а также нет *Saxifragaceae* и *Juncaceae*, обитающих в высокогорьях, в нашем районе незначительно представленных.

Семейств с 1 видом — 32, с двумя — 19, с тремя — 13, это, как правило, олиготипные семейств, или такие, которые свойственны иным флористическим областям, и, главным образом, заносные из Америки, Центральной и Восточной Азии и др.

Табл. 3.

Сравнительный состав ведущих семейств флор Верхнекумского района с флорами Безенги и ЗЦК.

Семейства	В. Кум.	ЗЦК	Безенги
<i>Asteraceae</i>	13.3	13.9	12.0
(<i>Compositae</i>)			
<i>Poaceae</i> (<i>Gramineae</i>)	9.6	8.3	9.6
<i>Fabaceae</i>	6.5	6.5	5.5
(<i>Leguminosae</i>)			
<i>Apiaceae</i>	5.0	4.5	3.6
(<i>Umbelliferae</i>)			
<i>Rosaceae</i>	4.6	5.8	6.8
<i>Brassicaceae</i>	4.5	4.6	4.3
(<i>Cruciferae</i>)			
<i>Caryophyllaceae</i>	4.4.	4.8	4.6
<i>Lamiaceae</i> (<i>Labiatae</i>)	4.0	4.2	4.2
<i>Scrophulariaceae</i>	3.8	4.1	5.8
<i>Cyperaceae</i>	3.4	3.8	3.6
<i>Liliaceae</i>	3.1	3.3	—
<i>Ranunculaceae</i>	2.6	2.9	—

Всего родов 666, из них к ведущим семействам относятся 494 рода, или 74.2%.

Двадцать наиболее крупных родов (табл. 4) содержат 486 видов.

Табл. 4.

20 наиболее крупных родов флоры В. Кум. района.

1. <i>Carex</i> — 55	11. <i>Cirsium</i> — 20
2. <i>Hieraciu</i> — 33	12. <i>Polygonum</i> s. — 20
<i>m</i>	l.
3. <i>Veronica</i> — 32	13. <i>Centaurea</i> s. — 20
	l.
4. <i>Astragalu</i> — 28	14. <i>Allium</i> — 19
<i>s</i>	
5. <i>Trifolium</i> — 28	15. <i>Silene</i> — 19
6. <i>Orobanch</i> — 27	16. <i>Potentilla</i> — 19
<i>e</i>	
7. <i>Galium</i> s. — 26	17. <i>Rosa</i> — 19
l.	
8. <i>Viola</i> — 22	18. <i>Vicia</i> — 19
9. <i>Campanu</i> — 22	19. <i>Euphorbia</i> — 19
<i>la</i>	
10. <i>Festuca</i> — 21	20. <i>Geranium</i> — 18
	486 видов
	(22%)

Они все входят в число ведущих семейств. Родов с 1 видом — 311, в основном олиготипные или заносные.

В среднем на 1 род во флоре Верхнекумского района приходится 3.31 вида (родовой коэффициент). Считается, что более высокий коэффициент свойственен флорам, сформировавшимся в условиях меняющегося климата, разнообразия элементов ландшафта, а у молодых равнинных миграционных флор — ниже (разумеется, при условии одинакового понимания объема рода у разных авторов, изучавших сравниваемые флоры, а также при сопоставлении флор, хотя бы сравнимых по размерам территорий). Большой возраст территории, сложный рельеф, разнообразнее экотопы — большой родовой коэффициент. Родовой коэффициент, например, флоры Калмыкии всего 2.37 (Бакташева, 2000), хотя размер территории в 12.5 раз больше территории района КМВ.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Разнообразие экотопов на такой сложной по рельефу территории, как район Кавминвод, велико. Обычно выделяют при анализе флор подобных территорий несколько узловых экотопов: открытые травянистые пространства высокогорий, лесные территории, открытые пространства лесостепи и степи, крутые каменистые склоны и обнажения горных пород (в основном известняка), скалы, осыпи, галечники, засоленные местообитания нижней части высотного профиля (фрагменты сухой опустыненной степи), водоёмы и переувлажнённые места, сорные и мусорные местообитания. Каждый из этих экотопов весьма разнообразен в силу многих обстоятельств, в т. ч. азональных и интрозональных явлений. Распределение видов флоры района по основным экотопам представлено в табл. 5.

Табл. 5.
Распределение видов флоры Верхнекумского района по основным экотопам.

	экотопы	число	% участия
1.	Открытые пространства высокогорий	700	31
2.	Лесные территории	440	20
3.	Открытые пространства лесостепи и степи	1050	48
4.	Крутые каменистые(аридные) склоны	350	15
5.	Скалы, осыпи, галечники	120	6
6.	Засоленные, полупустынные местообитания	106	4.9
7.	Водоёмы, болота, переувлажнённые места	145	6.6
8.	Сорные и мусорные местообитания	250	11.5

По отношению к эдафическим факторам, зависящим в нашем районе в основном от положения на ступенях высотного профиля, виды флоры распределяются в весьма широком диапазоне (табл. 6): от психро- и криофитов альпийской и субальпийских высот до ксерофитов на нижней, равнинной ступени.

Табл. 6.

Распределение видов флоры Верхнекумского района по экологическим типам.

№ п/п	экоципы	Число видов	% видов
1.	Психрофиты, криофиты, оксилофиты (высокогорья)	155	7
2.	Мезофиты (луговые и лесные растения, большинство сорных)	900	41
3.	Ксеромезофиты (степные, луговостепные, вообще засушливых и теплых местообитаний, в том числе часть скальных растений, растений щебнистых и каменистых склонов)	670	30.5
4.	Ксерофиты (растения сухих степей, нередко солонцовых, а также многие ореоксерофиты)	220	10
5.	Галофиты, мезо- и ксерогалофиты	110	5
6.	Гидро- и гигрофиты	145	6.5

Таким образом, видов, так или иначе связанных с условиями достаточного увлажнения около 47%, видов засушливых, сухих местообитаний около 48%. Кроме того, на местообитаниях с достаточным и даже избыточным увлажнением, но мало доступным а) из-за низких температур около 5 %, б) из-за засоления при высоких температурах (галофиты) — 2%.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ СПЕКТР

Состав жизненных форм (по Раункиеру) является также важной характеристикой флоры, показателем природных условий местности.

Наибольшее число — гемикриптофитов, 51.6%, при этом в высокогорьях их еще больше — до 65-69%, в степях значительно меньше, около 45%.

В низкогорьях и на равнинах, более всего сельскохозяйственно освоенных, до 35% терофитов, с каждым годом увеличивающихся за счет адвентиков (табл. 7).

Такой спектр больше напоминает спектр умеренной зоны Европы, однако с признаком спектра Средиземноморья — меньше криптофитов, больше терофитов. Особенности его распределения по высотным поясам и систематическим таксонам, подчиняются таковым, характерны как в целом для Голарктики, так и для Центрального Кавказа (Шифферс, 1953; Галушко, 1976; Портениер, 1993).

Табл. 7.

Спектр жизненных форм флоры Верхнекумского района.

№ п/п	Жизненная форма	Число видов	% видов
1.	Фанерофиты, в том числе	140	6.4
	мегафанерофитов	7	0.3
	мезофанерофитов	19	0.9
	микрофанерофитов	33	1.5
	нанофанерофитов	80	3.7
2.	Хамефиты	145	6.6
3.	Гемикриптофиты	1129	51.6
4.	Криптофиты,	276	12.6
	в том числе геофиты	231	10.5
	гидрофиты	45	2
5.	Терофиты	508	23.3

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Флора исследованного района, как и флора всего Северного Кавказа, является продуктом длительного исторического развития. Если ее автохтонное ядро, согласно многим авторам (Кузнецов, 1909; Толмачев, 1848, 1958; Федоров, 1952; Долуханов, 1946; Харадзе, 1946; Камелин, 1996 и др.), по крайней мере плиоценовое, скорее эоплейстоценовое, то отдельные элементы имеют гораздо более глубокие корни, уходящие в меловой период.

Для раскрытия исторических, временных, географических и морфогенетических связей необходим материал б. м. широких сопоставлений, раскрывающий пути вероятного развития флоры. Такой материал обычно получают, выявляя географические элементы флоры, используя данные фитохорониомического деления земной поверхности.

Мы в своей работе использовали систему географических элементов флоры Кавказа, предложенную Ш. Н. Портениером (2000), воспринявшего при её разработке "... подход, базирующийся на концепции фитохорионов, ... подход впервые чётко сформированный J. Braun-Blanquet (1912, 1923) и Eig (1931)" (цит. по Портениер, 2000). Распределение видов флоры района по географическим элементам представлено в табл. 8. Обращает на себя внимание, что в сложении растительного покрова Верхнекумского района наибольшее участие принимают виды бореальные (1320, около 60%), из них весьма заметен Кавказский географический элемент (458 видов или 20.8%). На долю всех древнесредиземноморских видов приходится 376 видов или 17%.

В пояском распределении географических элементов прослеживается та закономерность, что высокогорьям в сравнении с другими поясами свойственно наибольшее участие кавказского эндемического элемента — из примерно 900 видов до 300 относятся к кавказским эндемикам. Весьма ощутима здесь роль переднеазиатских видов (около 120); виды же средиземноморского элемента

Табл. 8.

Географические элементы флоры района Кавказских
Минеральных Вод (по системе Н. Н. Портенера, 2000).

Географический элемент	Число видов	%
<i>Широко распространенные виды:</i>		
Плюрирегиональный	46	2.09
Голарктический	75	3.40
Палеарктический	144	6.53
Западно-палеарктический	87	3.94
Южно-палеарктический	1	0.05
<i>Бореальные виды</i>		
Панбореальный	55	2.49
Циркумбореальный	17	0.77
Евро-сибирский	251	11.38
Кавказско-европейский	205	9.29
Кавказский	458	20.76
Кавказско-эвксинский	53	2.40
Эвксинский	33	1.50
Крымско-новороссийский	7	0.32
Понтическо-южносибирский	152	6.89
Понтический	79	3.58
<i>Древнесредиземноморские виды</i>		
Общедревнесредиземноморский	166	7.53
Средиземноморский	56	2.54
Восточно-средиземноморский	33	1.50
Ирано-туранский	111	5.03
Армено-иранский	2	0.09
Центральноанатолийско-армено-иранский	1	0.05
Гирканский	0	0
Туранский	7	0.32
<i>Связующие виды</i>		
Европейско-средиземноморский	30	1.36
Субсредиземноморский	25	1.13
Восточно-субсредиземноморский	13	0.59
Гиркано-эвксинский	7	0.32
Кавказско-гирканский	0	0
Кавказско-армено-иранский	34	1.54

к Западному Кавказу	—/ 35
к Центральному Кавказу	—/ 66
без особой приуроченности к той или иной части Б. Кавказа	—/

Вышеприведенные данные свидетельствуют, что на первом месте по числу видов стоят истинные эндемики и что особенно большую долю среди кавказских эндемиков в Верхнекумском районе имеют условные эндемики, то есть имеющие ареалы, связанные с закавказскими и предкавказскими центрами.

Из числа условных эндемиков, принадлежащих эвксинской провинции, на нашу территорию заходят и часто имеют значительное распространение *Festuca woronowii*, *Koeleria albovii*, *Alopecurus ponticus*, *Lilium kesselringianum*, *Ornithogalum woronowii*, *Silene multifida*, *Paeonia kavachensis*, *Cardamine zeidlitziana*, *Rubus caucasicus*, *Alchemilla dura*, *Ligusticum physospermifolium*, *Delphinium schmalhauseni*, *D. pyramidatum*, *Ranunculus subtilis*, *Saxifraga scleropoda*, *Geum latifolium*, *Pachyphragma macrophylla*, *Cnidium pauciradiatum*, *Peucedanum adae*, *Heracleum mantegazzianum*, *H. freynianum*, *Veronica monticola*, *Rhododendron caucasicum*, *Cirsium erythrolepis*, *C. chlorocomos*, *C. svaneticum*, *Centaurea nigrofimbria*.

Из эвксинско-гирканских можно назвать *Vicia ciliatula*; из переднеазиатских — *Papaver commutatum*, *Roemeria refracta*, *Papaver bracteatum* (армено-иранский); *Puccinellia gigantea*, *Papaver ocellatum*, *P. arenarium*, *Taraxacum desertorum* (туранский); из понтических — *Colchicum laetum*, *Koeleria luersenii*, *Gypsophila glomerata*, *Paeonia tenuifolia*, *Crambe cordifolia*, *C. steveniana*, *C. koktebelica*, *Onobrychis dielsii* и др.

Истинных кавказских эндемиков, свойственных всему Большому Кавказу и связанных с ним в происхождении (некоторое число заходит и на Малый Кавказ), — порядка 250. Из видов, имеющих общекавказское распространение, показательны *Tilia caucasica*, *Hablitzia tamnoides*, *Sorbus caucasica*, *Rubus ibericus*, *Heracleum chorodanum*, *Cephalaria gigantea*, *Campanula alliariifolia*, *Valeriana tiliifolia* и многие др.

Кавказских эндемиков, свойственных Большому Кавказу (т. е. эукавказских эндемиков), у нас около 145. Здесь для примера назовем: *Woodsia fragilis*, *Poa caucasica*, *Lilium monadelphum*, *Pseudomuscari pallens*, *Delphinium caucasicum*, *Dentaria bipinnata*, *Astragalus levieri*, *Senecio renifolius*.

Значительное число эукавказских эндемиков принадлежат Северному Кавказу без особой приуроченности к той или иной его

части. Это, к примеру, *Asperula cristata*, *Centaurea cheiranthifolia* subsp. *willdenowii*, *Psephellus salviifolius*.

Из прочих северокавказских эндемиков, растущих на территории Верхнекумского района, можно отметить:

из восточнокавказских: *Astragalus haesitabandus*, *Pedicularis caucasica*, *Calamagrostis caucasica*, *Polygala sosnovskii*, *Festuca caucasica*, *Cotoneaster meyeri*, *Salvia canescens*, *Campanula caucasica*, *Thymus daghestanicus*, *Th. collinus*;

из западнокавказских: *Asphodeline tenuior*, *Genista angustifolia*, *Psephellus leucophyllus*;

из центральнокавказских: *Calamagrostis balkharica*, *Juncus elbrussicus*, *Petrocoma hoefftiana*, *Alchemilla tephroserica*, *Trifolium elisabethae*, *Draba elisabethae*, *Stelleropsis caucasica*, *Pedicularis balkharica*, *Galium valentinae*, *Senecio buschianus*, *Cirsium uliginosum*, *Ranunculus balkharicus*, *Cerastium meyerianum*, *Saxifraga columnaris*, *Pedicularis balkharica*, *Elytrigia dshinalica*, *Centaurea scripczinskyi*.

Анализ родственных отношений зукавказского эндемичного элемента во флоре района Кавминвод. Родственные отношения видов зукавказского эндемичного элемента на территории В. Кум. района с видами прилегающих фитохорионов показаны в табл. 9.

Следовательно, зукавказский эндемизм в Верхнекумском районе значительно превалирует по бореальному родству. На втором месте — виды переднеазиатского родства, и несколько меньшие — происходят от широкораспространенных голарктических и палеарктических. Доля средиземноморского родства — самая незначительная.

Табл. 9.

Родственные отношения видов зукавказского эндемичного элемента на территории Верхнекумского района с видами прилегающих фитохорионов.

Широкого распространения	28	или 19.3 %
в т. ч. голарктических	13	
палеарктических	15	
Бореальных	46	или 52%
в т. ч. общебореальных	16	
европейских	36	
эвксинских	8	
поптически-	7	
южносибирских		

сибирско- центральноазиатских	3		
кавказских (неясного родства)	5		
Средиземноморских	10	или	6.9%
в т. ч. общесредиземноморских	2		
восточносредиземноморск их	8		
Ирано-туранских (Переднеазитских)	31	или	21.4 %
Всего	145	или	100 %

Локальный эндемизм. До самого последнего времени флора района Кавказских Минеральных Вод (Верхнекумский флористический район) считалась высокоэндемичной. А. И. Галушко (1976), исследовавший флору западной части Центрального Кавказа, установил для Кавказских Минеральных Вод Бештаугорский центр видообразования. Для него он приводил 11 эндемичных видов. Впоследствии число описанных из района видов нигде вне этого района не указанных доведено до 29, т. е. уровень эндемизма поднялся до 1.3%! Однако в результате монографических обработок отдельных родов, семейств оказались переведёнными в синонимы или обнаруженными на других территориях большинство из них (Николаев, 1989, 1990; Гладкова, 1994; Оганесян, 1995; Меницкий и Попова, 1996; наши данные). Не развенчанными, но всё же формальными эндемиками Верхнекумского района остаются: *Elythrigia dshinalica*, *Taraxacum divulsiforme*, *Hieracium medianiforme*, *H. caucasiense*, *Papaver alberti*, *P. maschukense*.

Тем не менее, проблема Верхнекумского флористического района как центра видообразования не снята. Характер оставшихся формальных эндемиков (почти все они агамные и автогамные) наводит на мысль, что в образовании имеющихся микровидов из родов *Papaver*, *Hieracium* повинна свойственная району "лакколитов" радиоактивность. Пятигорье с субвулканическими интрузивными приповерхностными телами находится в полосе древнего раскола земной коры — субмеридионального унаследованного Эльбрусско-Ергенинского поднятия герцинской эпохи. На молодой и по рангу микровидовой эндемизм в роде *Centaurea* на Армянском нагорье, связанный с магматизмом и радиацией, указывают Габриэлян и Файвуш (1989).

Субэндемизм Верхнекумского флористического района. Для суждения об оригинальности флоры имеет значение также уровень эндемизма прилегающих территорий.

Такой территорией является Центральный Кавказ, в особенности её западная часть (ЗЦК). Согласно А. И. Галушко (1976) в ЗЦК помимо Бештаугорского центра видообразования "функционируют" с плиоцена ещё пять центров: "Юрской куэсты", "Большой Чегемский", "Эльбрусский", "Сугано-Безенгийский", и "Черекский лесной". Этим центрам присущи 82 эндемичных вида и 24 разновидности. Итого 106 таксонов в "центрах" и 18 рассеяны по всей территории. В результате изучения литературных источников, кроме вышеупомянутых также: Цвелёв, 1976; Ehrendorfer, 1975; Меницкий, 1992, 1998; Михеев, 1992; Хаңджян, 1993; Oganessian, 1995; Davis, Mordak et al., 1996; Никитин, 1998; а также согласно другим нашим данным, из 61 облигатных эндемика территории ЗЦК, 22 оказались синонимами названий других видов, эндемиками более обширных территорий — 8, гибридных образований, не заслуживающих присвоения таксономической категории вид — 5. Остаётся 30 названий.

Некоторые выводы: 1) эндемизм западной части Центрального Кавказа (да и всего ЦК) сильно преувеличен;

2) эндемизм даже ЗЦК представлен слабо, не говоря о Верхнекумском районе, где он практически отсутствует;

3) эволюционные процессы разворачиваются на более обширных территориях.

При этом обращает на себя внимание тот факт, что подавляющая часть эндемиков ЗЦК — молодые образования, едва ли возникшие ранее голоцена. А сам эндемизм для ЦК (особенно для ЗЦК) сравнительно ничтожный и микровидовой.

В первую очередь это относится к видам высокогорных территорий (*Calamagrostis subhalibaea*, *Poa elbrusica*, *Juncus elbrussicus*, *Dianthus elbrussensis*, *Sempervivum ingwersenii*, *Gentiana lipskyi*, *Galium valentinae*, *Campanula besenginica* и др.). Другие — возможно более древние, связанные с: Юрской куэстой, доледниковые (*Saxifraga dimnikii*, *S. columnaris*, *Jurinea dolomitica*, *Stelleropsis caucasica*, *Daphne baksanica*) и др. Их эндемизм вызван физическим разрушением льдами их ареалов, в доледниковые бывших сплошными, обнимавшими Большой и Малый Кавказ, и подверженные в результате изоляции генетико-автоматическим процессам. Эти эндемики по сути есть реликтовые образования.

Сказанное, разумеется, не означает, что флора ЗЦК (тем более ЦК) мало оригинальна. Ареной географического видообразования

являются более обширные территории и большие временные промежутки. ЦК является ареной эволюционных процессов, но микровидового уровня. «Хороших» эндемичных видов здесь немного (например, *Papaver lisae*, *Crambe cordifolia*).

Итак, после критического пересмотра состава эндемичной флоры ЗЦК на основе последних данных по географии и таксономии на этой территории обитает около 30 видов, свойственных только ей. Из них 9 видов встречается и в Верхнекумском районе в качестве наиболее близких условных эндемиков. Это *Stelleropsis caucasica*, *Ranunculus balkharicus*, *Alchemilla ^sdivaricans*, *Pedicularis balkharica*, *Cephalaria balkharica*, *Cirsium uliginosum*, *Draba elisabethae*, *Crambe cordifolia*, *Centaurea scripczinskyi*.

Родственные отношения региональных эндемиков и субэндемиков (ближайшее окружение — в пределах ЗЦК) с флорами окружающих фитохорионов выразается следующими цифрами.

Табл. 10.

Анализ родственных отношений региональных эндемиков и субэндемиков.

С бореальной	11
в т. ч. европейско-сибирской	1
европейско-кавказской	2
понтической	4
эвксинской	2
кавказской	2
С центрально-азиатской	1
С ирано-туранской (переднеазиатской)	3
Всего	15

Из приведенных данных по анализу ближайших субэндемиков Верхнекумского района (в пределах, главным образом, ЗЦК) и их сравнения с данными анализа эукавказского эндемичного элемента (табл. 10) мы видим еще более значительную относительную долю эндемиков, связанных в происхождении с бореальной флорой; соответственно снижено присутствие родственников Переднеазиатского центра.

Реликты во флоре Верхнекумского района и их анализ. К реликтовым видам на территории Верхне-Кумского района мы относим немногие виды. Это либо явно систематически обособленные виды, занимающие незначительный ареал, либо виды,

имеющие дизъюнктивный ареал. малая часть которого находится в нашем районе. К первым в нашей флоре мы относим:

<i>Elyonurus nana</i>	др.-средиз.- восточноазиатский
<i>Papaver bracteatum</i>	ирано-тур. (пер.-аз.)
<i>Crambe koktebelica</i>	кр.-новоросс.
<i>Sternbergia colchiciflora</i>	вост.-средиз.

Виды, имеющие на нашей территории незначительную часть дизъюнктивного ареала, большая часть которого обычно значительно удалена, и где вид имеет вполне благополучное существование:

<i>Artemisia salsoloides</i>	понт.-зап.-казахст.
<i>Anemone nemorosa</i>	европ.
<i>Clausia aprica</i>	понт.-ю.сиб
<i>Zingiber bicbersteiniana</i>	понт.-ю.сиб
<i>Leopoldia tenuiflora</i>	вост.-средиз.
<i>Majanthemum bifolium</i>	палеаркт.
<i>Seseli dichotomum</i>	вост.-средиз.
<i>Asphodeline taurica</i>	вост.-средиз.
<i>A. lutea</i>	вост.-средиз.
<i>Lanyna echinocephala</i>	кр.-новорос.
<i>Hedera helix</i>	атлантическо-европейско- средиз.

Как видно из приведенных данных по реликтовым видам, картина существенно иная, чем по эндемикам (неоэндемикам), хотя и условным.

Здесь видов восточносредиземноморского происхождения — 9	
переднеазиатских	— 1
древне-средиземноморских	— 1
палеарктических	— 1
понт.-южно-сибирских	— 2
европейских	— 1
крым.-новороссийских	— 2.

По сравнению с эндемическим элементом в этой группе растений подавляющее большинство реликтов — средиземноморцы, а бореальных и переднеазиатских видов, преобладающих среди эндемиков, меньше всего, т. е. отношение обратное.

Это может быть объяснено только тем, что связи ЦК со Средиземноморьем — более древние, ныне по сути угасшие (за исключением сорного элемента), а виды, составляющие реликтовый элемент, — консервативные, едва ли способны эволюционировать.

Глава IV. ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ КAVKAZСКИХ МИНЕРАЛЬНЫХ ВОД

Как сказано выше, территория района характеризуется свойственной ей высотной поясностью. В силу особенностей орографии, климата однотипность поясного ряда на территории такого небольшого района как Верхнекумский район, далеко не везде соблюдается, так как довольно сильно варьирует в широтном направлении. В связи с этим представляется необходимым выделение более мелких, чем район, подразделений.

Основываясь на данных типологического деления ландшафтов района (Коновалов, 1999), особенностях флоры, границах основных типов растительного покрова, климата, мы сочли возможным выделение четырех подрайонов. Собственно, само выделение типов ландшафтов основывается на особенностях рельефа, климата, почв, растительности, геологии и других факторах.

По эколого-физиономическому и флористическому характеру растительного покрова мы подразделяем район на четыре подрайона: Кисловодский, Бекешевский, Пятигорский, Минераловодский. Эти подрайоны примерно соответствуют ландшафтному делению этой курортной территории (Б. Т. Коновалов. Ландшафтная характеристика региона КМВ. Ессентуки, 1999, рукопись):

Кисловодский подрайон (Кисл.). Занимает территорию северного пологого склона Скалистого хребта, а также Джинальского и Кабардинского, что соответствует примерно совокупности горных ландшафтов на чертеже 1. Здесь находятся орографические элементы с наивысшими отметками в районе: плоские вершины известняковых блоков наиболее высокого Малого Бермамыта (2644 м), Большого Бермамыта (абсолютная отметка ниже, 2592 м, но вершина его намного шире, чем у Малого Бермамыта). Характеризуется распространением на большей части территории растительности субальпийского характера. На наиболее высоких частях рельефа нередки альпийские виды и их сообщества: *Gentiana pyrenaica*, *G. angulata*, *Primula algida*, *Fritillaria collina*, *Astragalus levieri*, *Campanula ciliata*, *C. tridentata subsp. biebersteinii*, *Rosularia pilosa*, виды *Saxifraga*, *Draba*, *Minuartia* и др. Вместе с тем в этом подрайоне нередко присутствие видов, проникающих по соответствующим элементам рельефа ксерофильных степных и

ореофитных видов (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Brachypodium rupestre*, *Elytrigia stipifolia*, *Carex humilis*). В ущельях рек, рассекающих хребты, — древесно-кустарниковые комплексы из скального дуба (*Quercus petraea*), ясени с лещиной, березы (*Betula litwinowii*, *B. raddeana*), сосны, ольхи, осины.

Бекешевский подрайон (Бек.). Располагается в самой западной части района, от водораздела Кубани и Кумы в основном по Пастбищному хребту, до пос. Ясная Поляна. В системе ландшафтов района располагается в самой северо-западной части системы горных ландшафтов.

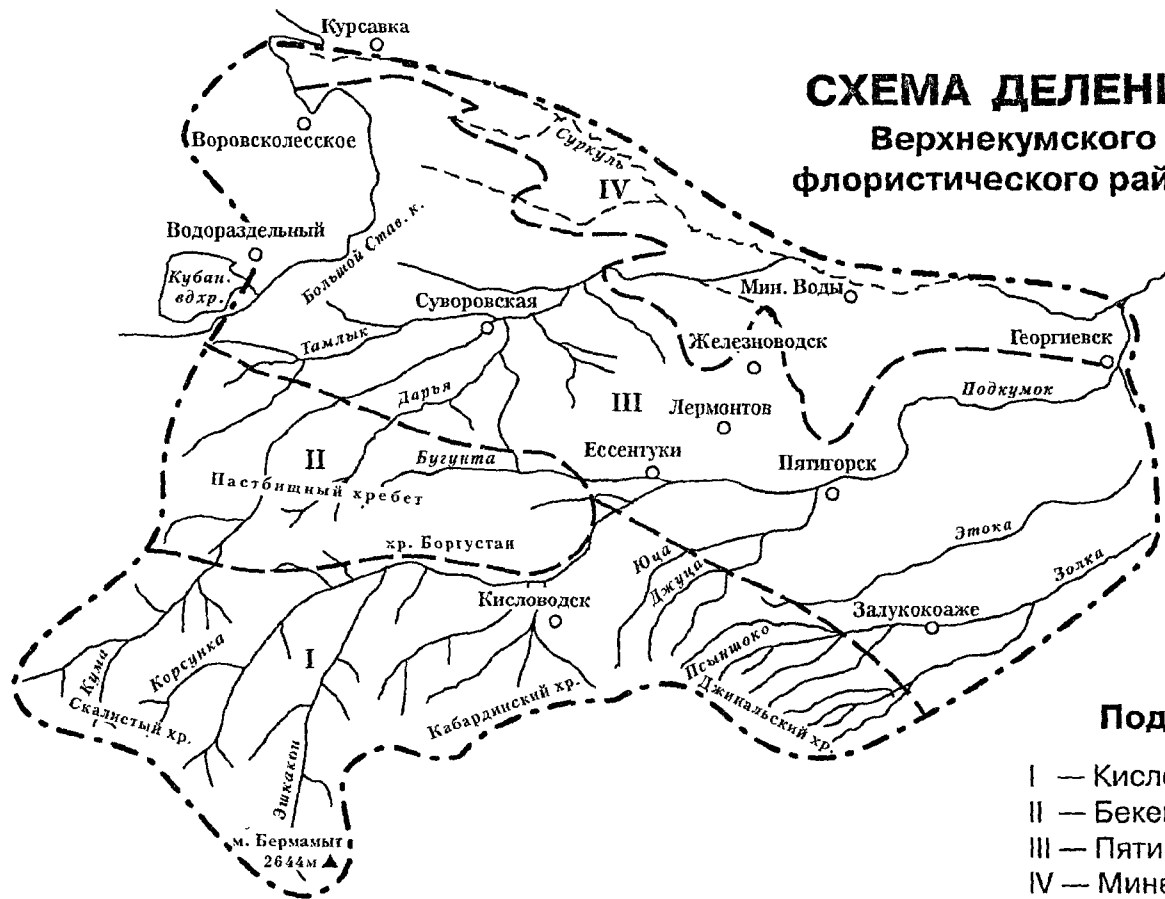
Характерным элементом растительного покрова здесь является широколиственный лес с подлеском из тиса ягодного с видами западнокавказского и даже колхидского лесов в травяном покрове. Лесообразующие породы — *Fagus orientalis*, *Acer pseudoplatanus*, *A. laetum*, *A. platanoides*, в подлеске — *Taxus baccata*, в травяном покрове — *Paeonia kavachensis*, *Delphinium pyramidatum*, *Asperula taurina*, *Asarum intermedium*. Такой лес является следствием большего западного увлажнения. Большинство этих элементов, более соответствующих Западнему Кавказу, восточнее не встречается, хотя в долинах Боргустанских гор еще растут местами тис ягодный, клен светлый (*Acer laetum*).

Пятигорский подрайон (П.). Характеризуется развитием наибольшего количества экотопов. Относится к низкогорным интрузивным (с квазилакколитами) на предгорной аллювиальной террасированной равнине ландшафтам. Наибольшее распространение здесь получили такие типы растительного покрова как луговые степи, богаторазнотравно-ковыльные, разнотравно-ковыльные степи, на диапировых горах — широколиственные леса дубовые, грабовые, буковые, ясеневые. Значительно развитие фригапоидных и томилярных комплексов.

Большая часть территории с коренными типами лесной и лесостепной растительности в настоящее время распахана.

Минераловодский подрайон (МВ, МинВод.) Сюда относится территория с широкоразработанной долиной широтного рукава Палеокубани, по которой протекают Суркуль и частично Кума. Существенным является широкое развитие засоленных грунтов — солончаков, солонцов, солодей, выщелоченных черноземов. Обычно представлены группировки сухостепной и солончаковой растительности: на более сухих местообитаниях (столбчатые солонцы с участием *Artemisia taurica*, *A. santonica*, *Salsola australis*, *Stipa lessingiana*, *Kochia prostrata*, *Agropyron desertorum*, *Elytrigia elongata*, *Fremopyron orientale* и др.), на более влажных с хлоридным

СХЕМА ДЕЛЕНИЯ Верхнекумского флористического района



Подрайоны

- I — Кисловодский
- II — Бекешевский
- III — Пятигорский
- IV — Минераловодский

ригляциальной полосы, освобождающиеся ото льда. По ним могли приходиться очень быстрые и дальние расселения растений. В третьих, может быть это на первый взгляд и незаметно, но тоже эффективно расселение одних видов за счёт других, теряющих позиции в условиях меняющейся экологической обстановки. Неизбежным следствием перемещений флористических комплексов было их взаимное проникновение и интенсивная гибридизация.

Меняющаяся экологическая обстановка, в результате отмеченных выше процессов в истории региона, действующих и ныне, являются основой для таких процессов флорогенеза, как:

- миграция видов и перестройка систематического состава флор и их гибридизация;

- изоляция популяций или их возникновение в результате изоляции, смещение частот генов в результате генетико-автоматических процессов;

- геномные перестройки, сальтации, вследствие воздействия радио-

активных излучений, повышенного содержания УФ в высокогорьях, гибридизации; возникновение новых агамных и автогамных рас (симпатрическое видообразование).

Большое значение для формирования флоры Большого Кавказа имели события конца миоцена — начала плиоцена (мэотис — понт): закрытие мезозойского океана Тетис, формирование Альпийско-Гималайского горного пояса. Кавказ, бывший до этого островом, соединяется с южной сушей (ок. 10 млн. лет назад: Ушаков, Ясаманов, 1984), а в среднем плиоцене (киммерий) и с севернее лежащей южной окраиной Евразийского материка (5 млн. лет назад). К началу плиоцена относят формирование субвулканических габбиссальных тел (“лакколитов”) Пятигорья, а также Ставропольского поднятия, определившего разделение Предкавказского краевого прогиба на Азово-Кубанскую и Терскую части. По А. А. Гроссгейму (1936, 1948) субтропическая флора Кавказа вытеснялась пришельцами южной ксерофильной флоры армено-иранского центра, особенно в восточном секторе, причины чему были, несомненно, климатические, вероятно, начавшаяся регрессия Балаханского бассейна и доступ с востока иссушающих воздушных масс. В результате получили широкое распространение лесные и кустарниковые ксерофильные комплексы. С другой стороны, с севера, в связи с общим прогрессирующим похолоданием в плиоцене и увлажнением, особенно в акчагыле, более теплолюбивая флора вытеснялась пришельцами мезофильной же, но листопадной тургай-

ской флоры. Наиболее характерный дериват тургайской флоры на Кавказе в настоящее время — флора Колхиды в составе каштановых и буковых лесов.

С деградацией теплолюбивой флоры, в том числе и древнего лесного ксерофильного комплекса на Северном Кавказе, происходила ее бореализация, перестройка, формирование новой флоры, дифференцированной по поясам. При этом сильно пострадал и теплолюбивый переднеазиатский ксерофильный комплекс; его травянистые и кустарничковые элементы — ореоксерофиты, заняли позицию в полосе известняков южного каменистого склона Скалистого хребта и на куэстах Меловых хребтов. По И. И. Тумаджанову (1959) последние этапы истории нагорной ксерофитной растительности были связаны с обогащением древнего ядра ее евроазиатским степным элементом, проникавшим высоко в горы. В результате фриганоидный комплекс, что называется, “потерял свое переднеазиатское лицо”.

В настоящее время можно назвать немногих представителей древнего переднеазиатского ксерофильного комплекса, проникших на Центральный Кавказ. В нашем районе это, возможно, такие виды (или их предки) как: *Ceterach officinarum*, *Cleistogenes bulgarica*, *Astragalus aureus*, *A. demetrii*, *A. onobrychioides*, *Zozima absinthifolia*, *Salvia canescens*, *Nepeta cyanea*, *Teucrium orientale*, *Hyssopus angustifolius*, *Scutellaria polyodon*, *Stelleropsis caucasica*, *Crambe orientalis*, *Haplophyllum villosum*, *Cerasus incana*, *Fritillaria caucasica*, *Puschkinia scilloides* и пр.

В периоды глубоких регрессий Понто-Каспия в плиоцене (киммерийская, ачкагыльско-апшеронская) осушались огромные территории шельфа: Черного и Азовского морей до широты южного Крыма, Каспийского — до широты Баку — Красноводска. Тогда были возможны миграции на территорию Северного Кавказа таких средиземноморских ксерофильных видов, а также частично и видов кальцепетрофильного степного комплекса, как *Leopoldia tenuiflora*, *Sternbergia colchiciflora*, *Asphodeline tenuior*, *Seseli dichotomum*, *Lamyra echinocephala*, *Helianthemum grandiflorum*, *Cephalaria coriacea*, *Psephellus marschallianus*, *Centaurea trinervia-kobstanica*, *C. ruthenica* и др. Из Средней Азии было возможно появление *Eremurus spectabilis*, *Stipa caucasica*, *Zygophyllum fabago* (Гроссгейм, 1936, 1948; Тумаджанов, 1959). Таким образом, в плиоцене формировалось основное ядро центральнокавказской флоры, существенным элементом которой была северная, евросибирская

составляющая, а также элементы ксерофильных центров — Передней Азии и Средиземноморья.

Вероятно, уже в самом конце плиоцена сформировался криопетрофитный комплекс с видами родов *Saxifraga*, *Draba*, *Minuartia*, *Primula* и др.

Однако, в конце третичного периода, в апшероне, по данным И. И. Тумаджанова (1959), исследовавшего Тарский торфяник близ Владикавказа, в предгорьях Центрального Кавказа росли *Taxodium*, *Sequoia*, *Tsuga*, *Picea*, *Pinus* (2 вида из секции *Diploxylon*), *Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Nissa*, *Zelkova*, *Fagus*, *Castanea*, *Alnus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Betula* и др. В предгорьях Кавказа по Лабе *Populus*, *Sapindus*, *Liquidambar*, *Acer*, *Pterocarya*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Cassia* и др. (В. А. Гроссгейм, П. А. Мchedlishvili, цит. по: Тумаджанов, 1959).

В четвертичное время рельеф Кавказа сильно изменился в результате усилившегося горообразования, особенно, в среднем плейстоцене, приобрел современный облик. Наибольшие изменения растительного покрова произошли во второй половине плейстоцена. Исчезли виды теплолюбивой флоры, ныне свойственной Восточной Азии и Северной Америке (в Колхиде сохранялись до вюрма: Чочиева, 1983).

Высотные пояса были сильно снижены (на 1100-1300 м) в эпоху среднеплейстоценового оледенения, а по мнению многих авторов — и позднеплейстоценового (Тумаджанов, 1959, 1961; Щербакова, 1973 и др.). Высота древней снеговой границы в Кисловодске была 2300-2400 м над ур. м., а высота орографической границы оледенения (фирновых пятен) — 1050-1150 м. Оледеневали все наиболее высокие вершины Скалистого хребта. По Тумаджанову (1961) в среднегорьях были перигляциальные сообщества, а леса — в пределах современной лесостепи вплоть до Ставрополя. По Щербаковой (1973) «...перигляциальные пространства спускались до подножия гор, лесной пояс был, по-видимому, вытеснен на равнину».

Очевидно, что у подножия гор лакколитов были распространены альпийские сообщества, которые при отступлении ледника сместились, в частности, до вершины Бештау (*Campanula*, *Saxifraga*, *Rosularia pilosa*, *Pedicularis wilhelmsiana*, *Gentiana blepharophora*, *G. septemfida*). Сниженные альпийцы как след ледниковой эпохи, сохраняются до сих пор в ближайших окрестностях Кисловодска на высотах около 1400 м над ур. м. (*Campanula ciliata*, *C. biebersteiniana*, *Dryas caucasica*, *Gentiana pyrenaica*, *Fritillaria collina* и др.). На Бештау по верхней границы леса — высокотравье (*Poa iberica*, *Arrhenatherum elatius*, *Cephalaria*

gigantea, *Aconitum orientale*, *A. nasutum*, *Delphinium flexuosum*, *Chamaenerion angustifolium*) и криво-мелколесье (виды *Betula*, *Salix*, *Sorbus*, *Juniperus*).

Нагорный ксерофильный комплекс Центрального Кавказа по Тумаджанову (1959) мог пережить оледенение в области Бокового хребта в верховьях Кубани. Не исключено, что часть ореоксерофитов могла уцелеть на необледеневавших нунатаках, хотя большинство таких местообитаний было разрушено льдами механически.

Представляется несомненным, что вдоль края ледника при его отступлении могли мигрировать, и довольно быстро, многие субнивальные виды. Так, Прима (1976) приводит более 50 видов верхнеальпийской флоры, общих для Малого Кавказа и западной части Центрального Кавказа, ареалы которых безусловно позднплейстоценовые.

В нашем районе, в области Скалистого хребта таких видов, общих с Малым Кавказом, более 40 (*Gentiana angulosa*, *G. pyrenaica*, *Primula algida*, *Cruciata taurica*, *Oxytropis cyanea*, *Potentilla crantzii*, *Saxifraga exarata*, *Poa alpina*, *Lloydia serotina*, *Oxyria elatior*, *Corydalis alpestris*, *Thalictrum alpinum*, *Dentaria bipinnata* и т. д.).

В диссертации приводится множество доказательств, что в плейстоцене многократно появлялись условия для общения центральнокавказской флоры с более северной — степной, в т. ч. кальцепетрофильной, лесной, криофильной и психрофильной, водноболотной, благодаря чему, вероятно, восстанавливались панмиктические отношения между популяциями видов гор и равнин. Не исключено, что при отступлении горных ледников могли попасть на Северный Кавказ из анатолийско-армено-иранского центра такие загадочные по ареалу виды как *Papaver bracteatum*, *P. orientale*, *P. caucifoliatum*, *P. lateritium*.

Кроме Восточной Европы было общение также и с Западной Европой. В связи с интенсивным горообразованием и началом оледенения еще в зоплейстоцене западноевропейская флора смещалась на юго-восток как по северному Причерноморью (*Galanthus nivalis*, *Asperula taurina*, *Centaurea tanaitica*, *C. nigrofimbria*), так и по южному (*Centaurea triumfettii*, давшая на Анатолийско-Армено-Иранском нагорье *C. cheiranthifolia*, проникший затем на Северный Кавказ). Периодически глубокие регрессии тюркьянская, среднезвксинская, новоэвксинская создавали благоприятные условия для расселения видов разной экологии.

Современные широколиственные леса на территории района (Пятигорские, Бекешевские) — результат деградации лесной растительности, имевшей большее распространение в середине

голоцена («атлантическое время»). По мнению А. И. Галушко (1983) леса Кубано-Кумского водораздела и Ставропольской возвышенности составляли в середине голоцена единый лесной массив западнокавказского типа, с колхидскими элементами (*Fagus orientalis*, *Acer laetum*, *A. pseudoplatanus*, *Taxus baccata*, *Paenonia kavachensis*, *Helleborus caucasicus*, *Galanthus alpinus*, *Anemone blanda*, *Asarum intermedium*, *Delphinium pyramidatum*, *Asperula taurina* и т. п.).

На территории района немало видов с загадочными дизъюнктивными ареалами и родственными связями (аркто-альпийские, кавказско-переднеазиатские, кавказско-центральноазиатские и др.), объяснения которым давались разными учеными по-разному. Основное противоречие во мнениях — разная трактовка палеогеографических условий и соответственно — времени образования дизъюнкций. Недавно Р. В. Камелин (1996) привел список видов ок. 30 названий, касающихся территории Верхнекумского флористического района с центральноазиатскими связями, которые он объясняет геологическими событиями и климатическими условиями третичного периода.

Исходя из вышеизложенного следует, что практически основные флористические комплексы Центрального Кавказа в плейстоцене были сильно изменены, а частью и уничтожены. После отступления ледника сложились новые типы растительного покрова. И новая флора, это уже не плиоценовая и не плейстоценовая флора — это флора голоценовая.

Глава VI. ОПЫТ СИСТЕМАТИКИ РОДОВ *PAPAVER*, *PSEPHELLUS* И ВОПРОСЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ.

При изучении флоры района Кавказских Минеральных Вод нам приходилось неоднократно сталкиваться с решением трудных вопросов систематики, таксономии и номенклатуры в работе над многими таксонами. При этом их обычно приходилось рассматривать на фоне распространения и развития на всём Кавказе, а обычно и шире. Систематические обработки таких таксонов, как, *Rubiaceae*, *Valerianaceae*, *Papaveraceae*, *Centaurea*, *Psephellus* не только помогли решению частных вопросов для территории Кавказских Минеральных Вод, но и вошли составной частью в "Конспект флоры Кавказа", подготавливаемый в настоящее время к изданию акад. А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким. В результате

таких обработок нами было описано 14 новых для науки видов, для нескольких видов мы выявили приоритетные названия, установлены новые секции и подсекции. Значительную трудность представили, в частности, роды *Papaver* и *Psephellus*, работа над которыми потребовала существенно иной оценки их систематической структуры и путей эволюции в сравнении с оценками, принимавшимися более ранними авторами. При этом нами выявлены некоторые особенности, позволившие, на наш взгляд, более правильно представить систематическую структуру изученных таксонов.

РОД *PAPAVER*. СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ.

Более всего внимания в роде *Papaver* мы уделили систематике секции *Rhoeadium* Spach, как наименее изученной.

Секция *Rhoeadium* Spach

Наблюдения в природе за видами секции *Rhoeadium* Кавказа привели нас к следующему выводу:

Виды секции *Rhoeadium* четко делятся по биологическим и сопряженным с ними морфологическим признакам на две группы: автогамные и аллогамные.

Разделение секции *Rhoeadium* на две группы, на наш взгляд, можно обосновать различными эволюционными потенциалами исходных таксонов. Формирование и адаптация видов одной группы (*P. arenarium*, *P. bipinnatum*, *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse, *P. commutatum*, *P. rhoeas*, *P. schelkownikowii* N. Busch) шли на основе аллогамии, преимущественно насекомоопыления, поэтому для них характерны более крупные и яркие долгоживущие цветки (цветет целый день или более), множество тычинок, располагающихся в (6) 9–12 кругов и продуцирующих большое количество пыльцы. Виды этой группы, несомненно, хорошо сформированы и обособлены, более древние. Как правило, они имеют диплоидный набор хромосом ($2n=14$). На аллогамии, например, у *P. rhoeas*, обращали внимание и другие исследователи (McNaughton, Harper, 1959; Lawrence et al., 1978).

Виды другой группы (из родства *P. dubium*), напротив, преимущественно самоопыляющиеся. В связи с этим произошла редукция околоцветника как по величине, так и в большинстве случаев по интенсивности окраски; особенно значительно (до 3 кругов тычинок) редуцировался андроцей. Пыльники вскрываются

еще лежащими на диске в бутоне и, распрямляясь при раскрытии венчика, оставляют на рыльцах пыльцу. Опыление в хорошую погоду завершается рано утром, и лепестки опадают уже вскоре после восхода солнца. Цветение маков из рода *P. dubium* живо напоминает цветение такого самоопылителя, как лен посевной. Эти виды производят впечатление молодых, но достаточно четко обособленных на основе полиплоидии (в том числе автополиплоидии), вероятно, также рекомбинационной гомоплоидии и инбридинга. Их репродуктивная изоляция не вызывает сомнения. Об автогамии *P. dubium* и *P. lecoqii* Lamotte писали также L. McNaughton и J. Harper (1959).

О существовании hiatusа между группами автогамных и аллогамных видов свидетельствуют и цитологические исследования. Так, согласно M. Humphreys (1975), изучавшему *P. rhoeas*, *P. dubium* и *P. lecoqii*, поведение хромосом в мейозе наводит на мысль, что *P. rhoeas* только отдаленно связан с *P. dubium* и *P. lecoqii*, в то время как два последних вида близки между собой в гораздо большей степени.

Автогамные виды подсекции *Dubia* представляют собой не чистые инбредные линии или их простые совокупности, а популяции и системы популяций, в которых время от времени происходит перекрестное опыление (обычно с помощью насекомых, собирающих пыльцу). Об этом свидетельствует появление немногих стерильных гибридов между видами, сосуществующими совместно. Поскольку появление таких гибридов означает утрату репродуктивного потенциала, особенно невыгодную для однолетников, селективное значение для снижения частоты опыления пыльцой чужого симпатричного вида приобретают опознавательные знаки цветков (эффект Уоллеса, по: Грант, 1984). Морфологические различия между внешне наиболее близкими видами, например, *P. alberti* и *P. stevenianum* и заключаются лишь в различных опознавательных знаках их цветков (главным образом конфигурация суммарных антоциановых пятен на лепестках венчика). Ауткроссинг, хотя и незначительный, имеет отчетливое биологическое значение как источник изменчивости и консолидации автогамных видов.

В мире растений автогамные виды, составляющие полиплоидные ряды и нередко симпатрически сосуществующие, известны во многих родах, например, в трибе пшеницевых (Цвелёв, 1991). В. Грант (1984 : 65-66) приводит в качестве примера группу из 5 диплоидных и тетраплоидных автогамных однолетников рода *Gilia*.

Исходя из вышесказанного, группу автогамных видов из секции *Rhoeadium* s. l. мы рассматриваем в качестве особой, новой подсекции *Dubia* (Harper, 1986, 1993). Выделение подсекции *Dubia* делает более однородной и упорядоченной группу оставшихся видов секции *Rhoeadium* (подсекции *Rhoeadium*).

Всего на Кавказе из подсекции *Dubia* в настоящее время известно 8 видов. Все они могут быть отнесены к различным полиплоидным рядам или (при неясном родстве) — к агрегатам, которые при необходимости можно принимать за «хорошие виды» (или агрегаты), хорошо различаемые в природе и в гербарии: *P. laevigatum* Bieb. s. l., *P. dubium* L. s. l., *P. stevenianum* Mikheev s. l., *P. albiflorum* Bess. s. l., *P. maschukense* Mikheev.

К ряду *P. laevigatum* s. l. относятся *P. litwinowii* ($2n = 14$), *P. maeoticum* ($2n = 28$), *P. lacernum* ($2n = 28$), *P. laevigatum* ($2n = 42$). *P. tichomirovii* ($2n = 28$) принадлежит к ряду *P. dubium*, 42-хромосомный член которого (*P. dubium* s. str.) растет в Западной Европе. *P. stevenianum* и *P. alberti* образуют третий полиплоидный ряд; А. Ю. Магулаевым (1979 : 104) из окрестностей Ставрополя собран образец из родства *P. stevenianum* с $2n = 14$. Возможно, при выявлении в природе особых признаков окажется найденным диплоидное звено ряда *P. stevenianum*. *P. raczorskii* ($2n = 28$) — белоцветковая раса, вероятно, родственна белоцветковым *P. albiflorum* ($2n = 28$) с юга Украины и Крыма и *P. austromoravicum* Kubat ($2n = 28$) из Чехословакии. Возможно, являются тетраплоидными рекомбинантами из родства *P. dubium* s. l. Их морфологические отличия в живом состоянии довольно отчетливы.

Остающийся недавно описанный нами вид *P. maschukense* ($2n = 28$), вероятно, является гибридогенным, поздноцветущим, неясного происхождения.

Таким образом, система известных нам из собственного опыта представителей секции *Rhoeadium* принимает следующий вид:

Sect. *Rhoeadium* Spach

Subsect. 1. *Rhoeadium* ($2n = 14$)

1. *P. rhoeas* L.
2. *P. arenarium* Bieb.
3. *P. commutatum* Fisch. et C. A. Mey.
4. *P. bipinnatum* C. A. Mey.
5. *P. schelkownikowii* N. Busch
6. *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse

Subsect. 2. *Dubia* Mikheev (Sect. *Dubia* Mikheev)

7. *P. laevigatum* Bieb., aggr. (полиплоидный ряд)
- 7a. *P. litwinowii* Fedde ($2n = 14$)

7b. *P. maoticum* Klok. (2n = 28)

7c. *P. lacerum* Popov (2n = 28)

7d. *P. laevigatum* Vieb. (2n = 42) (Зап. Европа,

Крым)

8. *P. dubium* L. aggr. (полиплоидный ряд)

8a. *P. tichomirovii* Mikheev (2n = 28)

8b. *P. dubium* L. (2n = 42) (Зап. Европа)

9. *P. stevenianum* Mikheev aggr. (полиплоидный

ряд)

9a. *P. alberti* Mikheev (2n = 28)

9b. *P. stevenianum* Mikheev (2n = 42)

10. *P. albiflorum* Pacz., aggr.

10a. *P. albiflorum* Pacz. (2n = 28), (Украина)

10b. *P. paczoskii* Mikheev (2n = 28)

10c. *P. austromoravicum* Kubat (2n = 28) из Чехословакии

11. *P. maschukense* Mikheev (стоит особняком, родственные связи неясны).

Секция *Argemonidium* Spach

К секции *Argemonidium* на Кавказе относятся *Papaver ocellatum*, *P. hybridum* L., *P. argemone*, *P. desertorum*. Морфологический и биологический анализ этой группы видов выявляет отчетливые черты изменчивости, параллельной видам секции *Rhoeadium*.

Как и в секции *Rhoeadium* виды секции *Argemonidium* делятся на: автогамные, эфемерно- и мелкоцветные: *P. hybridum* (2n = 14), *P. desertorum* (2n = 28), *P. argemone*, - и аллогамные, крупноцветковые с долго живущим цветком — *P. ocellatum*, *P. pavonium* (2n = 14).

Поэтому резонно подразделять секцию *Argemonidium* аналогично секции *Rhoeadium* на 2 подсекции: subsect. *Argemonidium* и subsect. *Pavonina* Mikheev.

Система известных нам видов секции *Argemonidium* выглядит следующим образом.

Sect. *Argemonidium* Spach

Typus: *P. argemone* L.

Subsect. *Pavonina* Mikheev (2n = 14)

1. *P. pavonium* Schrenk (Средняя Азия)

2. *P. ocellatum* Woronow

Subsect. *Argemonidium* Mikheev

3. *P. argemone* L. aggr.

3a. *P. argemone* L. (2n = 14)

3b. *P. desertorum* Grossh. (2n = 28)

4. *P. hybridum* L. (2n = 14).

Явление изменчивости, эволюции, параллельной видам секций *Rhoeadium* и *Argemonidium* рода *Papaver*, свойственно также роду *Roemeria*. Как и у рассмотренных выше секций, виды *Roemeria* делятся на мелкоцветковые автогамные и крупноцветковые аллогамные. В соответствии с этим мы считаем необходимым подразделить этот род на 2 таксона: subsect. *Refractae* Mikheev и subsect. *Roemeria*.

В результате система рода *Roemeria* принимает следующий вид:
Род *Roemeria* Medik.

Sect. *Roemeria*

Subsect. 1. *Refractae* Mikheev

1. *R. refracta* DC.

Subsect. 2. *Roemeria*

2. *R. hybrida* L. aggr.

2a. *R. hybrida* L.

2b. *R. dodecandra* (Forssk.) Stapf.

С точки зрения полученной стройной картины параллельной изменчивости рассмотренных таксонов *Papaveraceae* кажутся неубедительными попытки некоторых систематиков переносить автогамные виды *Papaver* секции *Argemonidium* в род *Roemeria*, а аллогамные *Roemeria* - в род *Papaver*.

Явление параллельной изменчивости в семействе *Papaveraceae* выражается не только в выше приведенных фактах. Оно распространено также и в пределах отдельных видов (прямые или изогнутые плодоножки, отстоящие или прижатые щетинки на цветоносах).

Щетинки цветоносов, прилегающие или отстоящие, имеют (из изучавшихся нами) виды *Papaver* и *Roemeria*: *P. bracteatum* ($2n = 14$), *P. orientale* ($2n = 42$), *P. paucifolium* ($2n = 28$), *P. rhoeas* ($2n = 14$), *R. refracta* ($2n = 14$).

По образцам *P. orientale* с отстоящими щетинками напрасно описан *P. lasiotrix* Fedde, что до сих пор зачастую вносит путаницу в определение других видов секции *Macrantha*, особенно когда гибридогенный широко морфологически флюктуирующий *P. orientale* приближается габитусом то к *P. bracteatum*, то к *P. paucifolium*.

По образцам *P. rhoeas* с отстоящими щетинками напрасно описан *P. strigosum* (Boenn.) Schur: изучение этих двух форм (O. Winge, 1932) показало, что положение щетинок на цветоносах здесь контролируется альтернативными генами.

В популяциях *Roemeria refracta*, массово произрастающих в посевах, наряду с особями с прямыми плодоножками вполне обычны и изогнутые крючком. Это свойственно и роду *Hypocistis*.

Явление параллельной изменчивости в семействе *Papaveraceae* безусловно связано с явлением сетчатой эволюции. Мы вовсе не убеждены, что приведенные полиплоидные ряды является автополиплоидами, а скорее уверены в их аллополиплоидии, на что указывает факт вхождения в такие ряды не по одному виду с равной плоидностью, и что указывает на явление рекомбинационной изменчивости; особенно это касается тетраплоидов. В этом смысле эволюция в семействе *Papaveraceae* напоминает таковую в трибе пшеницевых, описанную Devey (1982, 1984) и Love (1982, 1984, 1986) (цит. по: Н.Н. Цвелев, 1991).

РОД *PSEPHELLUS*. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Примером географического видообразования из изучавшихся нами таксонов флоры Кавказа может служить одна из наиболее трудных групп — род *Psephellus*.

Установленный еще Cassini (1824) этот род впоследствии признавался далеко не всеми, работавшими с ним ботаниками, да и в настоящее время тоже. Действительно, границы между родом *Psephellus* и родом *Centaurea* весьма проблематичны. Формальный признак, указанный Cassini — однорядный легко опадающий хохолок — оказался не выдержанным.

В работах А. А. Алиевой (1979, 1983) обращено внимание на тот факт, что такие восточнокавказские виды, как *Psephellus hymenolepis* (Trautv.) Boiss., *P. schistosus* (Sosn.) Alieva имеют двойной хохолок, а у близких к ним *P. boissieri* (Sosn.) Sosn., *P. galushkoi* Alieva и *P. andinus* Galushko et Alieva внутренний хохолок развит далеко не всегда, да и то в виде отдельных плёнок, вероятно как явление атавизма. Этот признак неустойчив и в других родах *Asteraceae*, например, у *Anthemis* и *Matricaria* даже в пределах одного вида он может варьировать от полного отсутствия до хорошо развитой ушковидной коронки.

Исходя из вышесказанного мы считаем необходимым присоединить к роду *Psephellus* подрод *Heterolophus* в ранге секции. К этой секции помимо *Centaurea marschalliana* относим виды секции *Schistosi* Alieva рода *Psephellus*: *P. hymenolepis* (incl. *P. schistosus*) с двойным хохолоком, а также из секции *Psephellus*: *P. boissieri* s. l. (с неустойчивым внутренним хохолоком) и *P. prokhanovii* Galushko s. l.,

хотя и с простым хохолком и лысеющей семянкой, но чрезвычайно схожий с предыдущими видами по строению обертки, габитусом и стабильностью морфологических признаков по ареалу.

Наиболее примитивные виды (с двойным хохолком) тяготеют в своем распространении с одной стороны к Восточному Кавказу (*P. hymenolepis*), с другой — к Ставропольской возвышенности (*Centaurea marschalliana*), в чем проявляются древние флористические связи этих регионов. Родство *Psephellus hymenolepis* с *Centaurea marschalliana* несомненно, хотя и более отдаленное, чем с *Psephellus prokhanovii* и *P. boissieri*, более молодыми и производными от него, расселившимися от Дагестана до Центрального Кавказа (Безенги).

В последнее время появились описания новых мелких видов, стирающих казавшуюся ранее отчетливой обособленность *P. hymenolepis* и *P. prokhanovii* (Алиева, 1998) (с востока на запад): *P. hymenolepis* — *P. alexeenkoi* — *P. galushkoi* — *P. gamadii* — *P. boissieri* — *P. pseudoandinus* — *P. andinus* — *P. kemulariae* — *P. prokhanovii*.

Кроме того, на основании сходства всей совокупности морфологических признаков с видами *Psephellus*, мы сочли необходимым перенести в его состав в ранге секции подрод *Amblyopogon*, формально отличающийся только наличием не всегда явственного перехвата в основании придатков листочков обертки. Представляется, что подрод *Amblyopogon* весьма близок по происхождению с видами *Heterolophus* и, вероятно, должен быть объединен с ним в один подрод *Heterolophus*.

Другие изменения в систему рода *Psephellus* пришлось внести в связи с выводом, основанном на длительном изучении материалов в Гербариях и природе, что не следует придавать в систематике этого рода столь большого значения степени расчленения листовой пластинки, какое ему придавали предшествующие авторы (Сосновский, 1948, 1963; Галушко, 1976; Галушко, Алиева, 1983; Алиева, 1983 и др.).

Более того, очевидно, что вследствие преувеличения значимости этого признака напрасно описаны некоторые новые виды (Сосновский, 1934; Чухрукидзе, 1976; Галушко, 1976). В связи с интенсивным современным формообразованием особенно большого размаха степень расчленения листовой пластинки достигает у видов секции *Hypoleucus* и *Psephellus* — от лировидных с одной парой боковых листочков и даже цельных — до дважды перисторассеченных.

Как сказано выше, из секции *Psephellus* мы переносим *P. prokhanovii* и *P. boissieri* в секцию *Heterolophus*. В противоположность А. И. Галушко и А. А. Алиевой (1983) усматриваем более слабые связи типовой секции с видами рода *P. humenolepis* (по строению обертки и ее листочков, атавистическим элементам внутреннего хохолка).

В остальном типовая секция практически остается столь же мало изученной, как и прежде. В связи с огромным размахом варьирования её изучение требует специальных значительных усилий по сбору материала в природе, а также изучение его в опыте. Располагаем эту секцию в конце системы рода, как наиболее молодую, интенсивно эволюционирующую.

Секции *Hypoleuci* Sosn. и *Leucophylli* Sosn. по признаку узких придатков листочков обертки, как и А. А. Алиева (1983) объединяем в одну — *Sect. Hypoleuci*, сохранив их однако в ранге подсекций по характеру опушения: *subsect. Hypoleuci* — обычно с серовойлочным опушением снизу листьев и слабо паутинистым сверху, нередко отсутствующим, но почти всегда с более или менее обильными щетинковидными членистыми волосками; *subsect. Leucophylli* — чаще с более густым, беловойлочным опушением листьев, более скудным и иногда даже отсутствующим сверху, без длинных членистых волосков, но нередко с короткими острыми коническими шипиками, зачастую скрытыми под войлочком.

Виды подсекции *Hypoleuci*, очевидно будучи колхидскими по происхождению (Сочава, Липатова, 1947; Галушко, 1983.), распространились на огромной территории Северного Кавказа от плато Лагонаки на западе до Дагестана на востоке и в Колхиде (достигнув восточных районов причерноморской Турции). На периферии ареала этой подсекции в более низких поясах гор возникли виды подсекции *Leucophylli*; их происхождение связано с известняками гор-лакколитов Центрального Кавказа и с известняковыми массивами Скалистого хребта, Абхазии и Новороссийска (и Крымского полуострова), и очевидно Дагестана. При этом очевидно, что *P. declinatus* (Bieb.) С. Koch, *P. leucophyllus* (Bieb.) С. А. Mey. и *P. paucilobus* (Trautv.) Boiss. имеют независимое, параллельное происхождение; они занимают разные территории, а их морфологическое сходство обусловлено сходными климатическими и эдафическими условиями существования.

P. buschiorum Sosn. выделяем в особую секцию *Buschiani* на основании совершенно оригинальных, не имеющих аналогов в роде, листьев ксероморфного облика — кожистых, зимующих, по краям сильно закрученных даже в живом состоянии, с линейными до

ланцетно-линейных сегментами, а также на основании своеобразного габитуса, стабильно проявляющегося на всей территории обитания вида. Этот явный систематический реликт колхидского корня известен пока только для верховий рек Белой, Лабы, Урупа, Геги и Юшары.

Некоторые выводы по генезису рода *Psephellus*. Попытку осветить вопросы филогении рода *Psephellus* предприняли А. И. Галушко и А. А. Алиева (1983).

Согласно этим авторам центром происхождения рода является Кавказ, его аридные области. Время — плиоцен, скорее всего, его конец, который был аридным. Наиболее близким к гипотетическому предку, по их мнению, является *Psephellus boissieri*, обитающий в среднем горном поясе Вост. Кавказа на сухих травянистых и каменистых склонах. Предковые псефеллюсы населяли весь Кавказ. Из этой основы на Зап. Кавказе возникли виды секции *Hypoleuci*, на Восточном — виды секции *Psephellus*. Затем образовавшиеся виды расселялись по Кавказу навстречу друг другу. Виды секции *Psephellus* проникли в Закавказье, где появился вторичный центр видообразования.

Нам представляется, что А. И. Галушко и А. А. Алиева (1983) ошибались в следующем:

1. Они чересчур большое значение в систематике рода придавали степени расчленения листовой пластинки. Основываясь в основном на этом признаке, они строят четырехуровневое древо эволюции этого таксона. По нашему мнению, как говорилось выше, в таких секциях (подсекциях) как *Hypoleuci*, *Leucophylli*, *Psephellus* степень расчлененности листа — внутривидовой признак. Поэтому на наш взгляд, напрасно были описаны *Psephellus czerepanovii*, *P. troitzkyi*, *P. ciscaucasicus*, *P. absinthifolius*, *P. kolakowskyi*.

2. *Psephellus prokhanovii*, *P. andinus*, *P. boissieri*, *P. galushkoi* не относятся к секции *Psephellus*; очень сомнительно, что они вообще имеют отношение и к секции *Hypoleuci*.

Мы представляем себе состав и эволюцию рода несколько по-иному.

1. Центров происхождения было два. Первый центр был на территории евро-сибирской степной области, где сформировалась серия близких географических рас, относимых ранее к роду *Centaurea*, подроду *Heterolophus*: *C. marschalliana*, *C. carbonata*, *C. sumensis*, *C. sibirica*, (*C. marschalliana* переведен нами в род *Psephellus*).

2. Возможно, по высотам древнего Ергенинско-Ставропольско-Эльбрусского субмеридионального поднятия на Ставропольскую возвышенность в составе псаммо-петрофильного комплекса, обособившегося, вероятно, в плиоцене проник *P. marschallianus*. В Пятигорье, на ближайших территориях этого вида нет. Очевидно, дальнейшая экспансия *P. marschallianus* или его дериватов была связана с песчано-каменистыми массивами Восточного Предкавказья (поскольку экологически группа видов родства *P. marschalliana* связана с песками), и далее в Дагестан. В Дагестане мы видим уже другие виды, по нашим представлениям, этого родства — *P. hymenolepis* и близкие к нему *P. boissieri* и *P. galushkoi*. Дагестанский центр — вторичный. От него отошли ветви развития: одна на Восточный Кавказ — группа мелких рас родства *P. prokhanovii*, другая — в Закавказье, Талыш (*P. integrifolius* из sect. *Amblyopogon*).

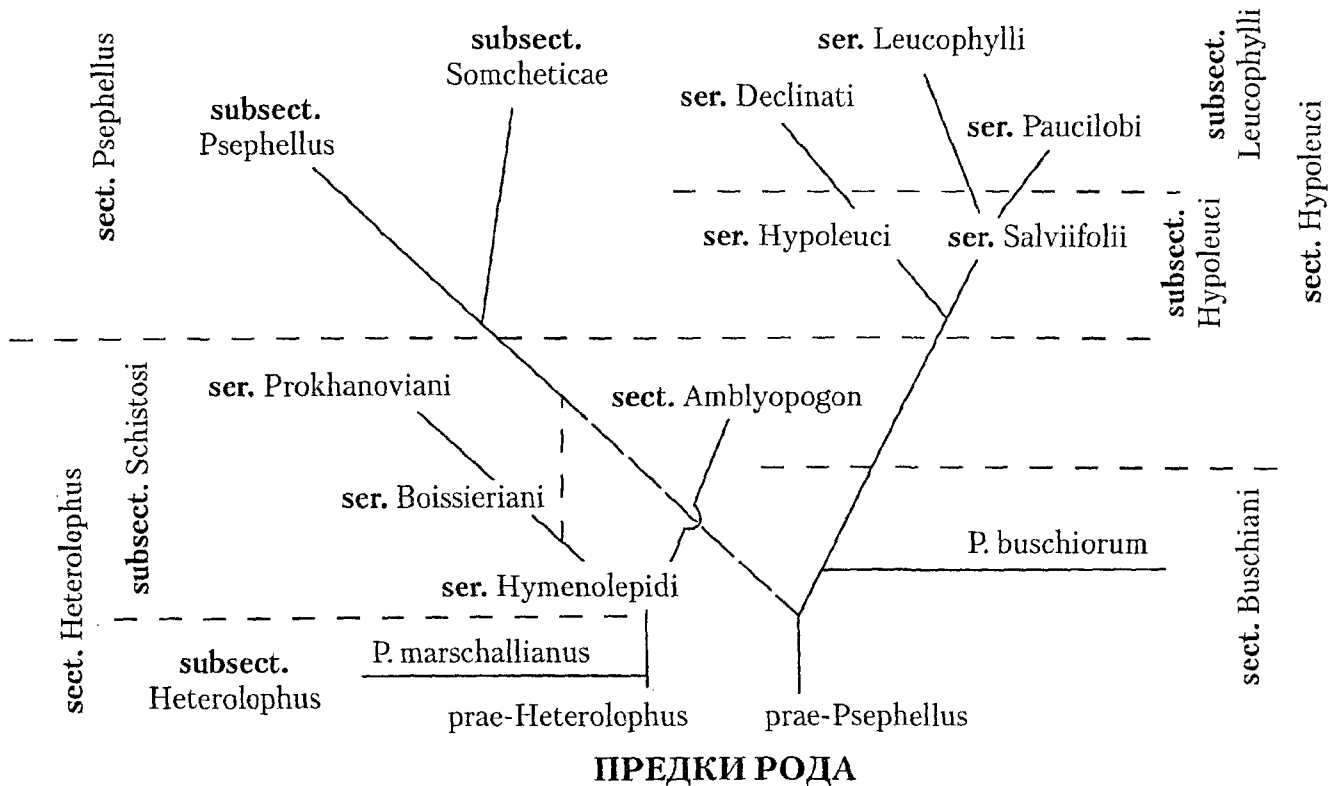
3. Второй первичный центр происхождения — Западный Кавказ, Абхазия и противолежащая на северном макросклоне территория от реки Белой на запад до реки Уруп на востоке. Здесь в глухих ущельях обитает весьма своеобразный вид *P. buschiorum*, который представляется достаточно древним элементом, вероятно, плиоценового времени, может быть не менее древним, чем виды *Heterolopus*, однако, имеющий самостоятельное, параллельное, независимое от них происхождение. Вид, предполагаемый как предковый или близкий к нему, для секции *Hypoleuci*. Возникновение новых видов от этой предковой основы, вероятно, следует отнести к раннему послеледниковью. Одна волна новообразований постепенно заселяла Колхиду и Лазистан (*P. hypoleucus* s. l.), другая — Большой Кавказ, дойдя до Прикаспийского Дагестана (*P. maleevii*, *P. holophyllus*, *P. salviifolius* s. l.).

4. По периферии огромного ареала, занятого видами подсекции *Hypoleuci*, с выходом на известняковые низкоргорья формировались виды подсекции *Leucophylli*: на западе от Абхазии до Крыма — *P. abchasicus*, *P. barbeyi*, *P. declinatus*, на Западном и Центральном Кавказе *P. leucophyllus*, Восточном Кавказе — *P. paucilobus*.

5. Что касается секции *Psephellus*, то возможно, что она произошла от одного корня с секцией *Hypoleuci*. В Закавказье, особенно на Армено-Анатолийско-Иранском нагорье образовался вторичный центр видообразования, там возникло множество трудно различимых рас секции *Psephellus*. Не исключено, что в происхождении секции *Psephellus* могли принять участие более эволюционно продвинутые секции *Heterolophus*, например, *P. prokhanovii* (схема 1).

виды

Схема вероятных родственных связей в роде **Psephellus**



Опыт систематики двух вышерассмотренных таксонов — родов *Paraver* и *Psephellus* позволяет сделать некоторые выводы.

1. Исследована система опыления изучавшихся объектов, установлены группы автогамных и аллогамных видов рода *Paraver*.

2. Обнаружено, что автогамные виды рода *Paraver* одного полиплоидного ряда нередко трудно различимы в обычной таксономической практике, хотя высоко интерстерильны в любых соотношениях; размах варьирования их морфологических признаков несуществен. По этой причине комплексы таких хромосомных рас, даже имеющих различные диплоидные геномы, принимаются нередко за один вид. Примером могут служить виды установленной нами подсекции *Dubia* секции *Rhoeadium* рода *Paraver*.

3. Аллогамные виды рода *Psephellus* имеют различный морфологический облик. Более древние таксоны — представители секции *Heterolophus*, *Amblyopogon*, *Buschiani* довольно устойчивы по морфологии, на всей территории своего обитания. Более молодые таксоны занимают обширные ареалы, исключительно изменчивы морфологически (секции *Hypoleuci*, *Psephellus*); по этой причине было напрасно описано много морфологических форм в качестве самостоятельных видов.

Глава VII. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ОХРАНЫ БОТАНИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ РАЙОНА КAVKAZСКИХ МИНЕРАЛЬНЫХ ВОД

В главе обосновывается актуальность, особая значимость охраны растительного мира, его генофонда для "Особо охраняемого эколого-курортного региона РФ — Кавказские Минеральные Воды" — курортной местности с уникальным природным комплексом, минеральными источниками, лечебными грязями, пользующимися мировой известностью; ее оригинальный ландшафт с особыми формами древнего рельефа, местоположение с видом на Кавказский хребет и особенно Эльбрус, своеобразная флора и растительность исключительно важны в жизни городов-курортов с лечебно-эстетической точки зрения.

Отмечается научная ценность многих видов флоры, реальная значимость естественного растительного покрова для защиты горных склонов от эрозии, для защиты чистоты гидроминеральных

ресурсов — основы существования городов-курортов Кисловодска, Ессентуков, Пятигорска, Железноводска. Подчёркивается значимость самого факта придания региону статуса "особо охраняемого" в деле организации охраны природы.

Указываются основные авторы публикаций, в которых так или иначе обсуждается вопрос защиты растительности мира региона Кавказских Минеральных Вод. Особо отмечена высокая значимость специальных научных конференций, организованных проф. А.И. Галушко под рубрикой "Редкие и исчезающие виды растений, животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, подлежащие охране" (Теберда, Ставрополь, Грозный: 1986 — 1991 гг.).

Приводится список редких и исчезающих видов сосудистых растений района Кавказских Минеральных Вод с отнесением каждого из них к одной из категорий по статусу охраны, принятых МСОП, указанием научной значимости, местонахождений, факторов истребления. Всего приводится 138 видов, из них относятся к категориям: 0 — 14; 1 — 17; 2 — 60; 3 — 43; 4 — 4 вида. Делается вывод, что при сложившемся состоянии растительного покрова практически все сохранившиеся участки природных растительных сообществ в среде влияния городов и крупных поселений требуют изменения организации охраны.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Составлен аннотированный критический список видов сосудистых растений флоры района Кавказских Минеральных Вод, включивший как собственные материалы автора, так и накопленные данные по региону более чем за 200 лет его изучения. Состав флоры исчисляется 2206 названиями, из них 37 выявлено нами впервые на этой территории.
2. Анализ географических элементов характеризует флору района как кавказско-бореальную (60% всех видов бореальные, из них 20.7% кавказские, 6.6 — заукавказские).
3. Установлено, что эндемизм района микровидовой и практически отсутствует; он представлен шестью агамными и автогамными видами, являющимися к тому же по сути формальными, т. к. могут быть обнаружены и на соседних территориях. Уровень формального эндемизма — 0.27%.

4. На основании географического анализа незначительного по числу видов и по рангу эндемизма исследуемого района, а также и западной части Центрального Кавказа (предположительно, и для всего Центрального Кавказа), а также данных палеогеографии показано, что возраст центральнокавказской флоры (но не отдельных её элементов) более молодой, чем ранее считалось многими авторами (голоцен, отчасти плейстоцен).
5. При обработке систематически трудных групп флоры района проведён их критический анализ в масштабе всего Кавказа: семейств *Rubiaceae*, *Valerianaceae*, *Papaveraceae*, родов *Centaurea*, *Psephellus*. При этом с территории района Кавказских Минеральных Вод описано 6 новых для науки видов, а всего с Кавказа - 14 видов,
6. Установлено явление параллельной изменчивости в эволюции секций *Rhoeadium* и *Argemonidium* рода *Papaver*, а также рода *Roemeria* этого же семейства. На основе этого установлено разделение каждого из этих таксонов на аллогамные и автогамные группы в ранге подсекций, а автогамных видов — на полиплоидные ряды.
7. При изучении рода *Psephellus* показано, что формальный подход к систематике этого таксона привёл к тупику: значительное число описанных видов фактически не различаются в природе, в связи с чем переведены в синонимы такие виды, как *P. absinthifolius*, *P. troitzkyi*, *P. kolakowskyi*, *P. ciscaucasicus*, *P. andinus*.
8. Выявлено 138 видов сосудистых растений района, нуждающихся в федеральной и региональной охране, с отнесением их к категориям статуса, принятым МСОП, указанием местонахождения, научной ценности, факторов истребления. Установлено, что при сложившемся состоянии растительного покрова практически все сохранившиеся участки природных растительных сообществ в сфере влияния городов и крупных поселков требуют немедленной организации их охраны.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

По материалам диссертации опубликовано 57 работ, главными из которых являются следующие:

1. Михеев А. Д. *Euphorbia dentata* Michx. — американское сорное растение в Советском Союзе // Бот. журн. 1971. Т. 55, № 11. С. 1643-1644.

2. Михеев А. Д. Дополнение к флоре района Кавказских Минеральных Вод // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 973-979.

3. Михеев А. Д. Некоторые вопросы охраны ботанических объектов района Кавказских Минеральных Вод // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 2. С. 101-110.

4. Михеев А. Д. Два новых вида *Papaver* L. из Центрального Предкавказья // Бюлл. МОИП. 1981. Т. 86, № 3. С. 86-90.

5. Михеев А. Д. Новые флористические находки на Северном Кавказе // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1983. Вып. 4. С. 95-98.

6. Михеев А. Д. Белоцветковая раса из рода *Papaver dubium* s. l. на Северном Кавказе // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. биол. 1985, т. 90, вып. 3, с. 89-93.

7. Кононов В. Н., Танфильев В. Г., Дзыбов Д. С., Михеев А. Д., Воробьева Ф. М. Редкие и исчезающие виды флоры Ставрополя // Растительные ресурсы. Ростов, 1986. С. 238-257.

8. Михеев А. Д. Аистник Стевена. *Erodium stevenii* Bieb., Асфоделина крымская. *Asphodeline taurica* (Pall. ex Sieb.) Kuntz; Асфоделина тонкая. *Asphodeline tenuior* (Bieb.) Ledeb.; Безвременник яркий. *Colchicum laetum* Stev.; Бересклет малый. *Euonymus nana* Bieb.; Ветреница нежная. *Anemone blanda* Schott et Kotschy; Волчник баксанский. *Daphne baksanica* Pobed.; Катран коктебельский. *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch.; Катран сердцелистный. *Crambe cordifolia* Stev.; Мак восточный. *Papaver orientale* L.; Мак Лизы. *Papaver lisae* N. Busch.; Мак прицветниковый. *Papaver bracteatum* Lindl.; Пион кавашский. *Paeonia kavachensis* Aznav.; Подснежник Борткевича. *Galanthus bortkewitschianus* G. Koss.; Подснежник узколистный. *Galanthus nivalis* L. subsp. *angustifolius* (G. Koss) Artjuschenko; Птицемлечник дуговидный. *Ornithogalum arcuatum* Stev.; Рябчик кавказский. *Fritillaria caucasica* Adams; Скабиоза Ольги. *Scabiosa olgae* Albov.; Скрученник спиральный. *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall.; Стеллеропсис кавказский. *Stelleropsis caucasica* Pobed. //

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. С. 35-36, 38-39, 59-61, 99-100, 135-136, 142-143, 164-165, 243-244, 272-273, 282-283, 332-333, 336-337, 343, 345-346, 389-390, 426, 429.

9. Михеев А. Д. Находка на территории района Кавказских Минеральных Вод катрана крупноцветкового, подлежащего охране // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, подлежащие охране. Тез. докл. конф. ЧИГУ. Грозный, 1989. С. 55-56.

10. Михеев А. Д. Об охране уникального природного комплекса района Кавказских Минеральных Вод // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, подлежащие охране. Тез. докл. конф. ЧИГУ. Грозный, 1989. С. 56-58.

11. Михеев А. Д. Конспект видов семейства *Rubiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 10. С. 68-74.

12. Михеев А. Д. Обзор видов семейства *Papaveraceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 5. С. 115-124.

13. Михеев А. Д. Конспект видов семейства *Valerianaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 6. С. 104 — 113.

14. Михеев А. Д. Обзор видов рода *Psephellus* (*Asteraceae*) флоры Северного Кавказа и Западного Закавказья // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 7. С. 110-118.

15. Михеев А. Д. Новый вид рода *Centaurea* (*Asteraceae*) с Северного Кавказа. // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 85-88.

16. Михеев А. Д. Новый вид рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с Северного Кавказа. // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 8. С. 105-107.

17. Михеев А. Д. Обзор видов рода *Centaurea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Подроды *Centaurea* — *Hyalinella* // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 9. С. 101-110.

18. Михеев А. Д. Обзор видов рода *Centaurea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 2. Подроды *Lopholoma* — *Tetramorphaea*. // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 3. С. 116-124.

19. Челомбитько В. А., Михеев А. Д. Материалы к хемотаксономии секции *Argemonidium* Spach рода *Papaver* L. // Растит. ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 1. С. 3-13.

20. Челомбитько В. А., Михеев А. Д. Материалы к хемотаксономии секции *Macrantha* Elkan рода *Papaver* L. Сообщение 1. Алкалоиды *Papaver bracteatum* Lindl. // Растит. ресурсы. 1988. Т. 24, вып. 3. С. 400-410.