На правах рукописи

АСТАМИРОВА
Маржан Абдул-Межидовна

ПЕТРОФИЛЬНАЯ ФЛОРА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

1.6.12. Физическая география и биогеография,
география почв и геохимия ландшафтов

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
доктора географических наук

Ставрополь – 2022

Работа выполнена в Чеченском государственном педагогическом университете

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Тайсумов Муса Анасович

Официальные оппоненты:

Огуреева Галина Николаевна, доктор географических наук, профессор, профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Бармин Александр Николаевич, доктор географических наук, профессор, декан геолого-географического факультета Астраханского государственного университета

Тимухин Илья Николаевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник научного отдела Сочинского национального парка

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 30 сентября 2022 года в 14.00 час. на заседании диссертационного совета 24.2.398.03 на базе Северо-Кавказского федерального университета по адресу: 355017, г. Ставрополь, ул. Пушкина 1, корпус 20, аудитория 312.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Северо-Кавказского федерального университета по адресу: 355017 г. Ставрополь, ул. Пушкина, 1 и на официальном сайте СКФУ: https://www.ncfu.ru/export/uploads/dokumenty-dissertacii/Dissertaciya-Astamirovoi.pdf

Автореферат разослан «____» _____ 2022 года

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат географических наук, доцент Т.В. Дегтярева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Флора высокогорных ландшафтов Российского Кавказа относится к разряду оригинальных как носитель неповторимого генофонда, насыщенного эндемичными видами. В составе этой флоры выделяются высокогорные комплексы, характеризующиеся приуроченностью к каменистым субстратам, отличающиеся уникальным флористическим составом. Эта флора представляет собой значительный интерес как показатель интенсивного видообразования, что проявляется в наличии узколокальных эндемиков и представителей монотипных эндемичных родов, изучение которых способно внести существенный вклад в корректировку модели флорогенеза высокогорной кавказской флоры.

Решение этой задачи носит биогеографический (фитогеографический) характер, находится в рамках реализации актуальной глобальной проблемы современности - изучения и сохранения биологического разнообразия, приобретающей в настоящее время всё большее значение. Инвентаризация и анализ флоры этой территории является основой для оценки состояния фитобиоты, определения тенденций её изменения и влияния на целостность среды обитания данной флоры, составления прогнозов во многих теоретических и практических областях, таких как корректировка схем фитогеографического картографирования, уточнение географии биологического разнообразия (фиторазнообразия), решение проблем заповедного дела и охраны живой природы.

Исследование флоры обозначенной территории с этих позиций имеет важное значение для составления рекомендаций по рациональному использованию растительных ресурсов, а также для прогнозирования последствий влияния человека на фитобиоту высокогорий. С этой точки зрения проведённое диссертационное исследование является актуальным.

Степень разработанности темы. По данной тематике проведено ряд диссертационных исследований: «Петрофиты западной части Скалистого хребта» (Лафишев, 1986), «Петрофиты Скалистого хребта Кабардино-Балкарии и их анализ» (Шхагапсоев, 1994), «Эколого-географическая и биологическая характеристика петрофитов Самурского хребта и Джуфудага в связи с историей формирования флоры Южного Дагестана» (Теймуров, 1998), «Флора Скалистого хребта и Юрской депрессии Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) и её анализ» (Гучасов, 2003), «Петрофиты Транссамурских высокогорий Южного Дагестана и их анализ» (Халидов, 2006), «Эколого-биологический и географический анализ петрофитов Андийского хребта и Салатау» (Джамалдинова, 2012). Однако, до проведения настоящего исследования отсутствовали данные по петрофильной флоре Центрального и Северо-Восточного Кавказа.

Цель и задачи. Цель исследования – инвентаризация и комплексный анализ флоры, выяснение её исторического развития с построением модели флорогенеза, установление географической локализации флористических ком-

плексов, определение перспектив охраны редких видов и ресурсного использования.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Составление аннотированного конспекта петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа.
2. Комплексный стандартный флористический анализ, определяющий таксономический состав, экологические и биоморфологические параметры слагающих флору видов, их положение в системе ботанико-географических выделов земного шара.
3. Определение влияния экстремальных условий высокогорных ландшафтов на анатомо-морфологические признаки флористических компонентов.
4. Корректировка схемы флористического районирования высокогорных ландшафтов.
5. Установление родственных связей эндемичных видов и определение путей и времени миграции анцестральных видов, локализации видообразовательных центров, построение на этой основе общей модели флорогенеза.
6. Составление рекомендаций по охране редких видов и организации ООПТ.
7. Инвентаризация генофонда утилитарных дикорастущих высокогорных видов.

Объект исследования. Объектом исследования явилась петрофильная флора высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа, её таксономический состав, эколого-ценотическая, биоморфологическая и хорологическая структура, географическая локализация эндемичных компонентов, родственные связи отдельных таксонов, общая флорогенетическая модель.

Научная новизна. Несмотря на имеющиеся публикации (Гроссгейм, 1939-1967; Галушко, 1971, 1976, 1980; Прима, 1971 и др.) о высокогорной флоре исследуемых территорий, комплексный анализ петрофильной флоры ранее не проводился. В истории изучения петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа приводятся обобщенные сведения о флористическом составе данного района исследования, эндемичных видах, флорогенетических связях.

Представленная работа является первым специальным исследованием петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа. По результатам исследования впервые составлен конспект сосудистых растений петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа. Определено распространение видов в системе флористического районирования территории, их экологические, биоморфологические и хорологические особенности. Установлено, что изучаемая флора характеризуется специфическим семейственно-видовым

спектром (*Caryophyllaceae* - тип и *Fabaceae* - подтип). Определены этапы видообразования, выявлены основные географические видообразовательные центры - Эльбрусский и Восточно-Кавказский (Самурский), где формировалось основное ядро эндемичных видов, построена модель флорогенеза. Внесены предложения по охране редких видов и организации особо охраняемой природной территории. Для региональной охраны предложено 23 вида, обоснована необходимость создания ботанического заказника в Дагестане.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования позволяют сделать заключение о важности полученных данных для построения модели флорогенеза петрофитов высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа, прежде всего о роли представителей монотипных родов как показателей древнейших путей миграции анцестральных типов из отдалённых районов Средней и Центральной Азии и прилегающих районов Малой и Передней Азии, Европы, ставших участниками автохтонного видообразования.

Полученные данные могут быть использованы в проекте «Конспект флоры Российского Кавказа», а также при проведении сравнительного анализа при изучении аналогичных флор прилегающих и отдалённых территорий. Информация об эндемичных видах является основой для внесения изменений в региональные списки подлежащих охране растений и для ведения Красных книг. Сведения об утилитарных свойствах видов могут найти применение в практике эксплуатации растительных ресурсов, а материалы исследования в целом - в учебном процессе в республиканских государственных университетах при разработке учебных курсов ботанико-географического профиля.

Методология и методы исследования. Методология исследования базировалась на понимании флоры как системы популяций видов, поселившихся на данной территории, имеющих иерархическую структуру, распространённых в условиях, определяющих облик высокогорья в настоящее время, с учетом условий прошедших геологических эпох. Материал для исследования получен в результате наблюдений в природе и сборе гербарного материала во время экспедиций, проводимых с 2003 по 2017 гг., во время которых неоднократно посещались основные высокогорные массивы Кабардино-Балкарии (Эльбрус, Донгуз-орун), Северной Осетии-Алания (Казбек), Чечни, Ингушетии, Дагестана и некоторые районы Северной Грузии. Всего собрано около 2500 гербарных образцов. Проанализированы также гербарные фонды Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета (MW), Южного федерального университета (RWBG), Дагестанского государственного университета (LENUD), Кабардино-Балкарского государственного университета (KBHG-AUBSN), Ингушского государственного университета (INGU), Горного ботанического сада Дагестанского научного центра РАН (DAG), Северо-Осетинского заповедника.

Положения, выносимые на защиту

1. Изучаемой флоре присущи специфические систематические, экологические, биоморфологические и хорологические параметры, выраженные в соответствующих спектрах.

2. У компонентов флоры высокогорных ландшафтов в процессе эволюции выработались специфические анатомо-морфологические признаки, позволяющие существовать в экстремальных условиях.

3. Статистическая обработка флористических списков позволила провести корректировку границ флористических районов петрофильной флоры.

4. Эндемичное ядро петрофильной высокогорной флоры представлено высокоспециализированными ореофитами, формировавшимися по трёхэтапной модели флорогенеза гетерохронно и автохтонно, не имеющих генетических связей с низкогорьями, эволюционировавших на фоне климатических изменений и эпейрогенеза, но не вследствие него.

5. Список подлежащих охране таксонов ранга вида насчитывает 66 наименований, среди которых 46 занесены в региональные и федеральную Красные книги. Флористический комплекс высокогорий правобережья р. Самур нуждается в региональной охране в статусе ботанического заказника.

Степень достоверности и апробация результатов исследования обоснована проработкой проблемы, объемом собранного (с 2003 по 2017 гг.) и обработанного (2500 гербарных образцов) материала.

Материалы диссертации докладывались и обсуждались на Межрегиональном Пагуошском симпозиуме «Наука и высшая школа Чеченской республики - перспективы развития межрегионального и международного научно-технического сотрудничества» (г. Грозный, 2010), I-й Международной научно-практической конференции «Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза» (Астрахань, 2011), Всероссийской научной конференции, посвященной 85-летнему юбилею выдающегося ботаника - исследователя флоры Северного Кавказа Галушко А.И. (г.Грозный, 2011), XIII, XIV, XV, XVI, XX, XXI, XXII Международных конференциях «Биологическое разнообразие Кавказа» (г.Грозный, 2011; г.Махачкала, 2012; г.Махачкала, 2013; г.Магас, 2014; г.Махачкала, 2018; Магас, 2019; г.Грозный, 2020), Всероссийской научно-технической конференции «Современные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии Северного Кавказа» (г.Грозный, 2011), Всероссийской научно-практической конференции «Наука, образование, инновации» (г.Грозный, 2011), региональной научно-практической конференции «Биоразнообразие флоры и фауны Дагестана» (г.Махачкала, 2012), VI Международной научной конференции «Цветоводство: традиции и современность» (г.Волгоград – г.Белгород, 2013), III Всероссийской научно-технической конференции «Современные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии Северного Кавказа» (г.Грозный, 2013), XIII съезде РБО и конференции «Современная ботаника в

России: научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (г.Тольятти, 2013), IV Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы защиты окружающей среды и техносферной безопасности в меняющихся антропогенных условиях» (г.Грозный, 2014), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 50-летию биологического факультета ДГУ «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных» (г.Махачкала, 2014), IV Всероссийской научно-практической конференции (г.Грозный, 2015), XIV Международной научно-практической конференции (г.Барнаул, 2015), X Международной научно-практической конференции (г. Екатеринбург, 2015), XVIII Международной научной конференции (Грозный, 2016), XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых ученых (г.Махачкала, 2017), XIV съезде русского ботанического общества (г.Махачкала, 2018); Advances in Engineering Research, volume 151 / International Conference on Smart Solutions for Agriculture (Agro-SMART 2018), международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Грозный, 2019), Всероссийской научно-практической конференции «Экология: вчера, сегодня, завтра» (г.Грозный, 2019), II Международной научно-практической конференции «Современные проблемы лесозащиты и пути их решения» (Минск, 2020), Proceedings of the International Symposium "Engineering and Earth Sciences: Applied and Fundamental Research" dedicated to the 85th anniversary of H. I. Ibragimov (ISEES 2019), Atlantis Highlights in Material Sciences and Technology (AHMST), International scientific and practical conference (AgroSMART - Smart solutions for agriculture), KnE Life Sciences, (2019), Abstracts of The Second Eurasian RISK-2020 Conference and Symposium RISK-2020 (12th–19th April 2020), Conference Series: Earth and Environmental Science. vol. 579 (2020); International Multi-Conference on Industrial Engineering and Modern Technologies («FarEastCon») (Vladivostok, Russky Island, 2020), IX международном симпозиуме «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2021), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы естественных наук» (г.Грозный, 2021), III Всероссийской научной конференции «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных» (Махачкала, декабрь 2021).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 72 работы, в том числе в журналах, входящих в перечень ВАК – 10, 1 статья в журнале базы цитирования WoS, Scopus – 10 статей и 3 монографии.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы (386 наименований, из них 45 на иностранных языках и четыре интернет-источника) и двух приложений. Работа изложена на

331 страницах машинописного текста, иллюстрирована 29 таблицами, 24 рисунками.

Во введении обосновывается актуальность исследования, его цели и задачи, научная новизна, характеризуется объект исследования, научная новизна, излагаются основные защищаемые положения, теоретическая и практическая значимость работы, апробация, публикации.

В первой главе **«Физико-географическая характеристика высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа»** характеризуется территория обитания представителей высокогорной петрофильной флоры, приводятся сведения об орографических единицах и геологическом строении, положении основных хребтов, речной сети и современном оледенении, климатические данные. Описываются растительные пояса, где распространена петрофильная флора - нивальный, субнивальный и альпийский с указанием их локализации, типов растительности и основных представителей флоры.

Во второй главе **«Исторический обзор»** приводится краткая история изучения петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа, разделённая на три периода. Для каждого периода приводятся наиболее значимые результаты исследований и их авторы. Делается вывод о том, что современной сводки по петрофильной флоре высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа нет, поэтому полная инвентаризация флоры с последующим её анализом является весьма актуальной задачей. В этой же главе также описываются материалы и методы исследования.

В третьей главе «**Анализ петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа**» описываются результаты комплексного анализа изучаемой флоры, включающего в себя систематический, экологический, биоморфологический анализы, географический анализ и анализ эндемизма и реликтовости с установлением генетических связей эндемиков петрофильной флоры высокогорий.

В четвертой главе **«Влияние экстремальных условий высокогорных ландшафтов на анатомо-физиологические адаптации растений»** рассматриваются структуры и механизмы приспособления видов растений к экстремальным условиям существования в высокогорьях, их морфологические и физиологические особенности. На основе собственных исследований и анализа литературных данных констатируется важнейшая отличительная особенность обитателей высокогорий – наличия у них экзоплазматического (апопластного) переноса фотосинтатов в альтернативу эндоплазматическому

В пятой главе **«Флористическое районирование высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа»** определяется позиция изучаемой территории в иерархической системе флористического районирования суши, даётся характеристика флористических районов, прово-

дится статистическая обработка флористических списков, на основе которой устанавливаются коэффициенты сходства флор, корректируется схема флористического районирования территории с выделением трёх флористических районов.

В шестой главе **«Модель флорогенеза петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа»** на основе флорогенетического анализа обосновывается модель поэтапного становления флоры петрофитов, охватывающая время от миоцена до голоцена, определяются условия и движущие силы миграционных волн флористических элементов и комплексов, географическая локализация основных видообразовательных центров.

В седьмой главе «**Вопросы фитосозологии и перспективы использования генофонда петрофильной флоры**» анализируется состояние проблемы охраны эндемичных видов в субъектах Российской Федерации, на территории которых находятся высокогорные ландшафты с петрофильной флорой, даются рекомендации о внесении 22 эндемичных и одного реликтового вида в региональные Красные книги и обосновывается возможность создания ботанического заказника в высокогорной части правобережья р. Самур. В этой же главе приводятся сведения об утилитарной составляющей флоры петрофитов высокогорий – лекарственных, пищевых, кормовых, медоносных и декоративных видах.

В заключении представлены выводы по поставленным задачам.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Содержание диссертационного исследования отражается в основных защищаемых положениях, выносимых на защиту.

1. Изучаемой флоре присущи специфические систематические, экологические, биоморфологические и хорологические параметры, выраженные в соответствующих спектрах.

Процедура стандартного флористического анализа позволяет выявить специфические параметры исследуемой флоры по систематическому, эколого-ценотическому, биоморфологическому, хорологическому критериям. Это составляет основу исследования любой флоры (естественной или искусственной), как полной, так и выделенной по определённому критерию, в данном случае по приуроченности к специфическим каменистым субстратам высокогорных ландшафтов.

В основе такого анализа лежит предварительно составленный конспект флоры, в котором для каждого вида определены вышеперечисленные признаки, включая некоторые дополнительные.

Систематический анализ. Систематическая структура флоры характеризуется определённым количеством и соотношением таксонов рангов вида, рода и семейства, что является её специфической особенностью и отличием от других флор. По нашим данным, приведённым в вышеупомянутом конспекте, изучаемая флора сосудистых растений включает 384 вида, относящихся к 158 родом и 42 семействам.

В таблице 1 представлены соотношения (пропорции) таксонов ранга семейства, рода и вида исследуемой флоры. Из неё следует, что наименьшим числом таксонов представлены голосеменные растения (1 семейство, 1 род, 1 вид). Также одним отделом *Polypodiophyta* представлены высшие споровые, включающие 4 семейства, 9 родов и 13 видов. Доминируют покрытосеменные (96,4 % среди видов, 93,7 % среди родов и 88,2 % среди семейств), где большинство таксонов относится к классу двудольных (80 %). Не представлены отделы *Lycopodiophyta* и *Equisetophyta*. Соотношение однодольных и двудольных составляет 1:4,9, что значительно ниже, чем для всей близкой по составу компонентов к изучаемой флоры петрофитов Российского Кавказа, где это соотношение 1:9,1 (Иванов, Ковалёва, 2014).

В целом сравнительные пропорции этих двух флор свидетельствуют о меньшем участии таксонов ранга семейства в сложении изучаемой флоры.

Таблица 1 – Соотношения таксонов ранга семейства, рода и вида петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

Таксон	Кол-во видов	%	Кол-во родов	%	Кол-во сем-в	%	Пропорции	Род. коэф.
Polypodiophyta	13	3,4	9	5,7	4	8,7	1:2,3:3,3	1,4
Pinophyta	1	0,3	1	0,6	1	2,2	1:1:1	1
Magnoliophyta	370	96,4	148	93,7	37	88,2	1:4:10	2,5
в том числе:								
Magnoliopsida	*307*	*80,0*	*123*	*77,8*	*31*	*73,8*	*1:4,0:9,9*	*2,5*
Liliopsida	*63*	*16,4*	*25*	*15,8*	*6*	*13,0*	*1:4,2:10,5*	*2,5*
Всего	384		158		42		1:3,8:9,1	2,4

Основным показателем таксономической структуры флоры является систематический спектр, представляющий собой ранжированные ряды семейств и родов. Крупнейших семейств, насчитывающих 50 и более видов в исследуемой флоре нет, в отличие от спектра флоры петрофитов Российского Кавказа, где крупнейших семейств 7 (Иванов, Ковалёва, 2014).

Крупных семейств, включающих от 20 до 49 видов 7 (таблица 2), суммарно они насчитывают 205 видов, что составляет более половины флоры (53,4 %). Средних семейств с числом видов от 10 до 19 - 6, количественно это

85 видов, 22,1 %. Вместе крупные и средние семейства насчитывают 290 видов и составляют 75,5 % от петрофильной флоры.

Таблица 2 – Систематический спектр петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

Семейство	Кол-во видов	%
крупные		
1. Asteraceae	37	9,6
2. Poaceae	36	9,4
3. Caryophyllaceae	35	9,1
4. Fabaceae	27	7,0
5. Brassicaceae	25	6,5
6. Scrophulariaceae	24	6,3
7. Ranunculaceae	22	5,7
Итого	205	53,4
средние		
8. Cyperaceae	19	4,9
9. Rosaceae	18	4,7
10. Saxifragaceae	16	4,2
Итого	53	13,1
Всего по 10 семействам	258	67,2
11. Campanulaceae	12	3,1
12. Apiaceae	10	2,6
13. Gentianaceae	10	2,6
Итого	85	22,1
Всего	290	75,5

В систематическом анализе обычно используются показатели по 10 первым (ведущим) семействам систематического спектра. Исходя из данных таблицы 2, первая десятка семейств насчитывает 258 видов, что составляет 67,2 % от всей флоры. В целом в головной части спектра проявляются черты флоры Голарктики, а именно положением на первых местах семейств *Asteraceae* и *Poaceae*. Третья позиция в спектре свидетельствует о том, что исследуемая флора относится с *Caryophyllaceae*-типу, это характерно для арктических территорий и высокогорий без определённой локализации, а *Fabaceae*-подтип говорит о её средиземноморских чертах (Хохряков, 2000). Но отличительной чертой от собственно средиземноморских флор, где семейству *Fabaceae* принадлежит второе место, является его положение на четвёртом.

Также отличием от средиземноморских флор является отсутствие в первой десятке семейств *Lamiaceae* и *Boraginaceae* и присутствие такого бореального семейства, как *Cyperaceae*. Сходный спектр выявлен для флоры петрофитов территории западной части Центрального Кавказа (Шхагапсоев, 2003), где

последовательность первой десятки семейств *Asteraceae – Fabaceae – Caryophyllaceae – Poaceae – Rosaceae – Lamiaceae – Apiaceae – Ranunculaceae – Saxifragaceae – Campanulaceae,* но в отличие от полученного нами спектра в нём нет таких семейств, как *Scrophulariaceae* и *Cyperaceae* и присутствует семейства *Lamiaceae*. Остальные семейства включают от 1 до 9 видов и подразделяются на мелкие (от 5 до 9 видов) и олиготипные (от 1 до 4 видов).

Мелких семейств 9, в их состав входит 58 видов (15,1 %), в порядке убывания они располагаются в следующей последовательности: *Primulaceae* (9 видов), *Lamiaceae* (8), *Polygonaceae, Crassulaceae* (по 7 видов), *Aspidiacea, Rubiaceae* (по 6 видов), *Aspleniaceae, Valerianaceae, Boraginaceae* (по 5 видов). Олиготипных семейств 20: *Violaceae, Juncaceae* (по 4 вида), *Fumariaceae, Ericaceae, Onagraceae, Alliaceae* (по 3 вида), *Papaveraceae, Salicaceae* (по 2 вида), *Ophioglossaceae, Pteridaceae, Cupressaceae, Empetraceae, Cistaceae, Thymelaeaceae, Geraniaceae, Polygalaceae, Dipsacaceae, Plantaginaceae, Liliaceae, Orchidaceae* (по 1 виду).

Больше всего в исследуемой флоре олиготипных родов. Из них родов, насчитывающих от 5 до 2 видов – 55: по 5 видов содержат 8 родов, по 4 – 11, по 3 – 13 и по 2 – 23. На их долю приходится 169 видов (44 %).

Таксономический спектр на уровне рода представлен в таблице 3. Сюда включены крупные рода, насчитывающие 10 и более видов, и средние рода – от 6 до 9 видов. Всего таких родов 13, на долю которых приходится 32,6 % видов от всей флоры.

Больше половины родов в исследуемой флоре содержат по одному виду – 90 (57,0 % от общего количества родов), при этом по-настоящему монотипными, представленными в мировой флоре одним видом, являются шесть родов: *Petrocoma, Charesia, Pseudovesicaria, Symphyoloma, Trigonocaryum* и *Pseudobetckea*, относящиеся к эндемичным кавказским родам.

Ещё одним важным показателем таксономического состава флоры следует считать соотношение монотипных родов в спектре ведущих семейств. По этому показателю крупные и средние семейства выстраиваются в следующей последовательности: *Asteraceae* (12), *Poaceae* (11), *Brassicaceae* (11), *Ranunculaceae* (6), *Caryophyllaceae* (5), *Fabaceae* (5), *Apiaceae* (4), *Gentianaceae* (2), *Scrophulariaceae* (1), *Cyperaceae* (1), *Rosaceae* (1), *Campanulaceae* (1), *Saxifragaceae* (0).

Таблица 3 – Спектр крупных и средних родов петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

Род	Кол-во видов	% от общего числа видов
1. Saxifraga	16	4,2
2. Carex	13	3,4
3. Campanula	11	2,9

Продолжение таблицы 3

4. Ranunculus	11	2,9
5. Minuartia	11	2,9
6. Draba	10	2,6
7. Astragalus	10	2,6
8. Festuca	9	2,3
9. Potentilla	8	2,1
10. Alchemilla	7	1,8
11. Pedicularis	7	1,8
12. Silene	6	1,6
13. Scrophularia	6	1,6
Итого	125	32,6

Этот ряд подчёркивает выдающуюся роль в формировании флоры высокогорных ландшафтов крупных семейств, особенно *Asteraceae, Poaceae* и *Brassicaceae*. Явление монотипности в условиях высокогорий и специфического субстрата, что обеспечивает изоляцию таксона, может служить основой для начала обособления эндемичного рода, как это имеет место на примере эумонотипных родов *Petrocoma, Charesia, Pseudovesicaria, Symphyoloma, Trigonocaryum, Pseudobetckea*.

Завершая таксономический анализ, следует остановиться на родовом коэффициенте, который показывает количество видов, приходящихся на один род. В изучаемой флоре он равен 2,4, т. е. на один род приходится 2,4 вида. Для сравнения: во флоре петрофитов западной части Центрального Кавказа он равен 2,7 (Шхагапсоев, 2003), а во флоре петрофитов Российского Кавказа - 3,3 (Иванов, Ковалёва, 2014). Родовой коэффициент служит косвенным показателем интенсивности конкуренции близкородственных видов в различных экологических условиях (Елумеева и др., 2007), свидетельствует об особенностях физико-географической среды, в которой формировалась флора и всегда ниже во флорах, формировавшихся в условиях однообразного климата и рельефа (Галушко, 1976), что относится к высокогорьям и закономерно выявлено в пропорциях изучаемой флоры.

Таким образом, в систематическом отношении изучаемая флора характеризуется доминированием двудольных, специфическим семейственно-видовым спектром (*Caryophyllaceae*-тип и *Fabaceae*-подтип), большим количеством псевдомонотипных родов в ведущих семействах и наличием эумонотипных родов, низким родовым коэффициентом.

Экологический анализ. В пределах высокогорных ландшафтов может быть выделено несколько типов местообитаний, показывающих разнообразную экологическую обстановку исследуемой территории. Это скалы, осыпи, щебнистые и каменистые склоны, морены и галечники.

Наибольшее развитие выше перечисленные местообитания получили в высокогорных областях Главного и Бокового хребтов, в меньшей степени – в области Скалистого хребта, вдоль его южных склонов, значительные скальные обнажения также имеются по ущельям рек, разрезающих этот хребет.

Исходя из вышесказанного, виды растений, обитающие в таких условиях, относятся к петрофитам, которые классифицируются исходя из характеристики субстрата, на котором они обитают. Они подразделяются на три группы (Иванов, Ковалёва, 2014):

- ✓ *облигатные виды* - петрофиты, обитающие только на перечисленных местообитаниях и в пределах субнивального пояса, иногда опускаясь в альпийский в том случае, когда в нём имеется соответствующий субстрат. Подразделяются на хасмофиты (растения скал), лапидофиты (растения россыпей), шистофиты (растения осыпей), моренофиты (растения освобождённых от ледников территорий), гляреофиты (растения галечников);
- ✓ *факультативные виды* – могут вести себя как петрофиты, поселяясь на всех перечисленных выше субстратах, дополнительно выделяется группа лапишистофитов (растения каменистых и щебнистых местообитаний). Эти виды могут встречаться и внекаменистых субстратах, в составе луговых фитоценозов;
- ✓ *случайные виды* – непетрофильные растения, обитающие в субнивальном поясе на задернованных субстратах или во влажных местообитаниях.

Ещё одним экологическим показателем обитания растений в высокогорьях является отношение к кислотности субстрата, определяемое процентным содержанием окиси кремния в породе. Здесь также выделяют три группы видов: оксилофилы, обитающие на кислых кристаллических породах; кальцефилы, обитающие на основных породах; и оксило-кальцефилы, которые могут встречаться на любой из них. Распределение видов по экологическим группам по отношению к кислотности субстрата приведено в таблице 4.

Таблица 4 – Экологические группы растений петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа по отношению к кислотности субстрата

Экологическая группа	Количество видов	%
Оксилофилы	314	81,8
Оксило-кальцефилы	45	11,8
Кальцефилы	25	6,5
Итого:	384	100

Из неё видно, что значительно больше 2/3 видов (81,8 %) относятся к оксилофилам, незначительную часть (6,5 %) составляют кальцефилы. Видов, индеферентных к кислотности субстрата, насчитывается 45 (11,8 %).

Распределение видов по отношению к физическому состоянию субстрата приведено в таблице 5.

Таблица 5 – Экологические группы растений флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа по отношению к физическому составу субстрата

№	Экологическая группа по приуроченности к типу субстрата	Количество видов			
		ОБ[1]	ФК	СЛ	Всего
1.	**Рупестрофиты**	**45**	**1**	**2**	**48**
2.	Рупестро-лапидофиты	3	-	-	3
3.	Рупестро-шистофиты	10	1	-	11
4.	Рупестро-моренофиты	10	-	-	10
5.	Рупестро-лапидо-шистофиты	5	-	-	5
6.	Рупестро-лапидо-шисто-моренофиты	1	-	-	1
7.	Рупестро-лапишистофиты	4	1	-	5
8.	Рупестро-лапидо-моренофиты	4	-	-	4
9.	Рупестро-шисто-моренофиты	5	-	-	5
	Всего рупестрофитов	*87*	*3*	*2*	*92*
10	**Лапидофиты**	**5**	**6**	**1**	**12**
11	Лапидо-шистофиты	9	1	-	10
12	Лапидо-моренофиты	2	1	-	3
13	Лапидо-шисто-моренофиты	13	3	-	16
	Всего лапидофитов	*29*	*11*	*1*	*41*
14	**Шистофиты**	**28**	**-**	**3**	**31**
15	Шисто-моренофиты	17	11	-	28
16	Шисто-гляреофиты	2	-	-	2
17	Шисто-морено-гляреофиты	1	-	-	1
	Всего шистофитов	*48*	*11*	*3*	*62*
18	**Лапишистофиты**	**38**	**71**	**32**	**141**
19	Лапишисто-моренофиты	12	23	4	39
20	Лапишисто-гляреофиты	1	6	-	7
	Всего лапишистофитов	*51*	*100*	*36*	*187*
21	**Моренофиты**	**-**	**1**	**-**	**1**
22	Морено-гляреофиты	1	-	-	1
	Всего моренофитов	*1*	*1*	-	*2*
	Итого	**215**	**128**	**41**	**384**

Из неё видно, что больше всего на этой территории лапишистофитов (187 видов, 50 %). На втором месте стоят рупестрофиты (92 вида, 24 %), на третьем – шистофиты (62 вида, 16 %). Немного меньше лапидофитов (41 вид, 11 %). Меньше всего моренофитов (2 вида, 0,6 %). Стенотопные виды (эу) выстраиваются в следующей последовательности: лапишистофиты (141) – рупестро-

[1] ОБ – облигатный; ФК – факультативный; СЛ – случайный

фиты (48) – шистофиты (31) – лапидофиты (12) – моренофиты (1). Стенотопных гляреофитов в изучаемой флоре нет.

Таким образом, в петрофильной флоре высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа по отношению к кислотности субстрата доминируют оксилофиты, а по приуроченности к физическому состоянию – лапишистофиты. В целом по последнему признаку виды флоры представляют собой достаточно сложный комплекс, образованный как стенотопными видами, так и экологически пластичными, поселяющимися на двух-трех, реже четырёх типах субстрата.

Биоморфологический анализ. Жизненные формы растений (биоморфы) формируются в конкретных условиях среды, большое их разнообразие есть результат длительной эволюции различных экологических групп растений. Состав биоморф в определённой флоре является показателем условий обитания растений, а в условиях высокогорий – агрессивности среды обитания, подавляющей развитие древесных форм, смещением пропорций биоморфологического спектра в сторону наиболее приспособленных к таким условиям обитания жизненных форм.

В петрофильной флоре высокогорий Центрального и Северо-Восточного Кавказа нами выделено 5 биоморф по классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1934), спектр которых представлен в таблице 6. Из таблицы видно доминирующее положение гемикриптофитов, насчитывающих более ¾ видов флоры, пропорционально спектр выражается следующей формулой: 1.00НК: 0,08К: 0,07Ch: 0,04Т: 0,01Ph. (на 1 гемикриптофит приходится 0,08 криптофита, 0,07 хамефита, 0,04 терофита и 0,01 фанерофита) Всего же травянистые растения (с учётом криптофитов и терофитов) насчитывают 356 (исходя из таблицы 8) видов, что составляет 93 % от всей флоры.

Таблица 6 – Биоморфологический спектр петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

БИОМОРФА	Ph[2]	Ch	НК	К	Т
Кол-во видов	4	24	315	26	15
% от общего числа	1,0	6,3	82,0	6,8	3,9

Нами проведён анализ жизненных форм растений по Г. И. Серебрякову, результаты которого представлены в таблице 7. Из таблицы видно, что в изучаемой флоре отсутствуют представители отдела «Водные травы», а в отделе «Древесные растения» отсутствуют деревья.

Таким образом, доминирующее участие в сложении петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа при-

[2] Ph – фанерофиты; Ch –хамефиты; НК – гемикриптофиты; К - криптофиты; Т - терофиты

надлежит гемикриптофитам по классификации К. Раункиера и травянистым поликарпикам по классификации Г.И. Серебрякова. Это наиболее продвинутые в эволюционном плане биоморфы растений. Для изучаемой флоры характерно незначительное участие в её сложении древесных и полудревесных биоморф.

Таблица 7 - Биоморфологический спектр петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа по Г. И. Серебрякову

Отделы	Типы	Кол-во	%
Древесные растения	деревья	-	-
	кустарники	4	1,0
	кустарнички	5	1,3
Полудревесные растения	полукустарники и полукустарнички	9	2,3
Наземные травы	поликарпические	343	89,3
	монокарпические	23	6,0
Водные травы	земноводные	-	-
	плавающие и подводные	-	-
Итого:		384	100

Географический анализ. Виды растений, слагающие высокогорную флору Центрального и Северо-Восточного Кавказа, имеют различные ареалы, в большинстве случаев выходящие за пределы изучаемой территории. Анализ этих ареалов позволяет выявить хорологический характер изучаемой флоры, определить преобладающие геоэлементы, что даёт материал в первую очередь для корректировки схем ботанико-географического районирования территории, а также для решения вопросов, связанных с историей флоры.

Основу географического анализа составляет географический спектр флоры, построенный на выявлении иерархической соподчинённости видов, отнесённых к соответствующему географическому элементу. Для определения принадлежности видов к определённому географическому элементу нами принята система ботанико-географического районирования земного шара А. Л. Тахтаджяна (1974, 1978; Takhtajan, 1986), в основе которой лежит концепция фитохорионов, разработанная многими предшествующими исследователями (Eig, 1931; Вульф, 1933; Попов, 1950 и др.).

В качестве классификационной схемы нами использована система геоэлементов Н. Н. Портениера (1993, 2000, 2012), разработанная для флоры Кавказа, основанная на соотношении геоэлементов между собой также, как и фитохорионов, где каждый географический элемент является характерным представителем флоры и растительности определённого фитохориона, на территории которого он имеет основную часть своего ареала. Исключение составляют так

называемые плюрирегиональные геоэлеметы, ареалы которых относятся к разным флористическим царствам.

В исследуемой флоре нами выделено 11 геоэлементов, представленные в географическом спектре (таблица 8).

Таблица 8 - Географический спектр петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

№ п/п	Геоэлемент	Кол-во видов	%
Группа бореальных геоэлементов - 343 (89,3 %)			
1	Кавказский	274	71,4
2	Голарктический	30	7,8
3	Евро-Кавказский	15	3,9
4	Евро-Сибирский	7	1,8
5	Панбореальный	6	1,6
6	Эвксинский	6	1,6
7	Палеарктический	5	1,3
Группа древнесредиземноморских геоэлементов – 38 (9,9 %)			
8	Ирано-Туранский	30	7,8
9	Общедревнесредиземноморский	5	1,3
10	Армяно-Иранский	3	0,8
Группа плюрирегиональных геоэлементов – 3 (1,3 %)			
11	Плюрирегиональный	3	0,8
	Итого:	384	100

Из таблицы 8 видно, что подавляющее большинство в изучаемой флоре составляют бореальные геоэлементы (343 вида, 89,3 %), среди которых доминируют кавказские (274 вида, 71,4 %). Второе место принадлежит древнесредиземноморским геоэлементам (38 видов, 9,9 %), среди них больше всего ирано-туранских (30 видов, 7,8 %). Плюрирегиональные геоэлементы играют незначительную роль (3 вида, 0,8 %). По преобладающим геоэлементам петрофильная флора высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа является кавказско-голарктически-ирано-туранской. Эта доминирующая тройка геоэлементов насчитывает 334 вида, что составляет 87,0 % от всей флоры, но с явным преобладанием кавказских геоэлементов. Пропорциональное отношение геоэлементов в первой тройке - 1:0,1:0,1, т. е. кавказских геоэлементов на порядок больше. Установлено также, что головной части географического спектра соответствует последовательность семейств *Apiaceae – Cyperaceae – Poaceae*, последовательность родов – *Campanula – Carex – Ranunculus и Minuartia*.

Анализ эндемизма. Нами в данном исследовании использованы взгляды на эндемизма А.А. Гроссгейма и классификация эндемичных видов по А. И.

Толмачёву (1974). То есть эндемиками исследуемой флоры следует считать виды, ареалы которых лежат в пределах Большого Кавказа, а тип эндемизма зависит от размера его ареала: выделяются локальные эндемики (стеноэндемики), ареалы которых ограничены одним флористическим районом, иногда одним речным ущельем или горным массивом; эвриэндемики – виды, ареалы которых расположены в двух и более флористических районах, но не выходят за пределы территории изучаемой флоры; субэндемики - виды, ареалы которых выходят за границы северной части Центрального и Восточного Кавказа на Западный Кавказ, на сопредельную территорию Азербайджана или на южный макросклон Большого Кавказа. Такие виды, несомненно, эндемичные, но для изучаемой флоры являются условными эндемиками.

Чем больше процент эндемиков во флоре, тем выше степень её оригинальности (Васильев, 1963). Исследуемая флора содержит 109 эндемичных видов (27,9 %). Собственно, эндемиков 33 (22 стеноэндемика и 11 эвриэндемиков, остальные 76 видов - субэндемики), что составляет 8,9 %, и это следует считать степенью её оригинальности.

Анализ эндемизма проводится с целью получения данных о генетических и хорологических связях эндемичных видов, что в теоретическом плане даёт материал для восстановления истории флоры, построения модели флорогенеза, а в прикладном – возможность корректировать схемы ботанико-географического районирования и формулировать рекомендации по охране видов растений (Камелин, 1973; Заверуха, 1985; Иванов, 1998 и др.).

Прежде всего, представляет интерес выяснение представительства эндемичных видов в таксономическом сложении флоры, позволяющее судить о роли ведущих семейств в видообразовательном процессе. Результаты такого анализа представлены в таблице 9.

Из таблицы следует, что все категории эндемиков, входящих в состав крупных и средних семейств, насчитывают 87 видов, что составляет 22,7 % от общего числа видов флоры.

Ранжированный ряд семейств по процентному содержанию эндемичных видов значительно отличается от ряда в систематическом спектре. Первое место занимает семейство *Campanulaceae*, почти целиком состоящее из эндемичных видов (83,3 %), далее идут *Caryophyllaceae* (48,6 %), *Brassicaceae* (48,0 %), *Fabaceae* (44,4 %), *Apiaceae* (30 %). Семейство *Asteraceae* занимает лишь девятое место (18,9 %). Вместе все 13 семейств систематического спектра насчитывают в своём составе более четверти эндемичных видов (30 %).

Таблица 9 - Представительство эндемиков в систематическом спектре семейств петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

Семейство	Ранг по % содержанию эндемиков	Кол-во видов		% участия эндемиков	
		всего	эндемиков	во флоре	в семействе
1. Asteraceae	9	37	7	1,8	18,9
2. Poaceae	8	36	9	2,3	25,0
3. Caryophyllaceae	2	35	17	4,4	48,6
4. Fabaceae	4	27	12	3,1	44,4
5. Brassicaceae	3	25	12	3.1	48,0
6. Scrophulariaceae	10	24	4	1,0	16,7
7. Ranunculaceae	11	22	3	0,8	13,6
8. Cyperaceae	-	19	-	-	-
9. Rosaceae	6	18	5	1,3	27,8
10. Saxifragaceae	7	16	4	1,0	25,0
11. Campanulaceae	1	12	10	2,6	83,3
12. Apiaceae	5	10	3	0,8	30,0
13. Gentianaceae	12	10	1	0,3	10,0
Итого:		290	87	22,7	30,0

Генетические связи эндемиков. Основу анализа эндемизма составляет определение генетических и географических связей эндемичных видов. Методика этого определения основана на выяснении положения каждого вида в филогенетической системе растений, где таксоны расположены в порядке возрастания продвинутых эволюционных признаков. В данном случае первостепенное значение имеет положение вида в системе рода, его секционная приуроченность (а также вхождение в состав подсекций, рядов, серий), ареалы ближайших родственников.

С этой целью нами использованы обработки родов и видов во Флоре СССР (1934-1964), флоре Кавказа А. А. Гроссгейма (1939-1967), Конспекте флоры Кавказа (2003-2012) и информация в первоисточниках по описанию отдельных видов, а также монографические обработки отдельных родов. В результате установлены генетические и географические связи 21 стеноэндемика, 14 эвриэндемиков и 72 субэндемиков

Этим анализом установлено, что подавляющее большинство эндемиков петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа относятся к неоэндемикам, формировавшимся на кавказской генетической основе, ареалы родственных им видов находятся также на Большом Кавказе, являются эукавказскими эндемиками.

Таких видов 36 (33,6 % от всех эндемиков), из них 8 стеноэндемиков (*Viola meyeriana, Saxifraga dinnikii, Galium pseudopolycarpon, Campanula besenginica, C. valentinae, C. galushkoi, Pyrethrum galushkoi, Allium samurense*),

7 эвриэндемиков (*Saxifraga columnaris, S. columnaris, C. andina, Pyrethrum daghestanicum, Potentilla ghalghana, Oxytropis meyeri, Jurinea filicifolia*) и 21 субэндемик (*Viola minuta, Saxifraga subverticillata, S. meyeri, S. ruprechtiana, S. pseudolaevis, S. scleropoda, Campanula bellidifolia, C. fominii, C. petrophila, Potentilla divina, Jurinea coronopifolia, Silene pygmaea, S. humilis, Draba supranivalis, D. mollissima, D. longisiliqua, D. incompta, D. ossetica, Astragalus kazbeki, Thymus nummularius, Poa caucasica*).

С Западным Кавказом связаны 9 видов (8,4 %), все они субэндемики (*Minuartia inamoena, M. brotheriana, Astragalus oreades, A. humilis, Oxytropis owerinii, Carum alpinum, Ziziphora puschkinii, Campanula ciliata, Elymus buschianus*).

С Закавказьем (Малый Кавказ, Талыш) имеют родственные связи 10 видов (9,3 %), среди них 4 стеноэндемика (*Ranunculus tebulossicus, Erysimum subnivale, E. babadagensis, Festuca inguschetica),* один эвриэндемик (*Astragalus supinus*) и 5 субэндемиков *(Astragalus beckerianus, Minuartia buschiana, Apterigia pumila, Campanula argunensis, C. meyeriana*);

Всего неоэндемиков насчитывается 61 вид, что составляет 57 % от всех эндемичных видов.

Вторую группу составляют палеоэндемики, родственные связи которых находятся за пределами Кавказа. Большинство их связано с Малой и Передней Азией. Малоазиатские связи проявляют 9 видов (8,4 %): 1 эвриэндемик (*Alchemilla chlorosericea*) и 9 субэндемиков (*Primula bayernii, Astragalus levieri, Vavilovia formosa, Symphyoloma graveolens, Veronica petraea, V. propingua, Cerastium daghestanicum, C. polymorphum*).

Видов, родственники которых имеют общекавказский ареал, всего 6 (5,6 %), из них 2 стеноэндемика (*Sempervivum ingwersenii, Pedicularis balkharica*), два эвриэндемика (*Papaver lisae, Sobolewskia truncata*), два субэндемика (*Dentaria bipinnata, Valeriana daghestanica*);

Переднеазиатских связей больше, их проявляют 17 видов (16,8 %): 4 стеноэндемика (*Bupleurum subnivale, Veronica bogosensis, Poa primae, Vicia larissae*) 2 эвриэндемика (*Gypsophila imbricata***,** *Melica minor*) и 11 субэндемиков (*Delphinium caucasicum, Arenaria lychnidea, A. holostea, Cerastium kasbek, C. multiflorum, Sedum stevenianum, S. involucratum, Astragalus polyphyllus, Vicia caucasica, Campanula charadzeae, Festuca caucasica*).

Со Средней Азией (Гиссаро-Алай, Тянь-Шань, Памир, Тибет, Гималаи) проявляют родственные связи 9 видов (8,4 %), это 3 стеноэндемика (*Cruciata elbrussica, C. valentinae, Erigeron schalbusii*) и 6 субэндемиков (*Woodsia fragilis, Ranunculus arachnoideus, Minuartia biebersteinii, Silene lychnidea, Comastoma dechyanum, Senecio karjaginii*);

В Восточной Азии родственные связи есть у одного вида – субэндемика *Dryas caucasica*, в Европе – 3 субэндемичных вида - *Sempervivum caucasicum, Thymus caucasicus, Th. buschianus.*

К палеоэндемикам относятся также систематические реликты, утратившие родственные связи. Это представители монотипных родов - *Petrocoma hoefftiana, Pseudobetckea caucasica, Trigonocaryum involucratum, Pseudovesicaria digitata, Charesia akinfievii, Symphyoloma graveolens,* монотипной секции *Potentilla brachypetala* и монотипного ряда *Scrophularia minima.* Все они, за исключением эвриэндемика *Petrocoma hoefftiana,* – субэндемики.

Немаловажным также представляется выяснение пространственного распределения эндемичных видов по флористическим районам. Результаты такого анализа нанесены на картосхему флористического районирования территории, разработанную для «Конспекта флоры Кавказа» Ю. Л. Меницким (1991).

Особенный интерес представляет локализация стеноэндемиков. Наибольшее их количество локализовано в Малкинском (9) и Манас-Самурском (7) флористических районах, меньше в Ассо-Аргунском районе (4) по 1 виду в Верхне-Терском и Верхне-Сулакском районах, в Верхне-Кумском районе стеноэндемиков нет. Эндемики всех категорий распределяются следующим образом (в порядке убывания): Ассо-Аргунский (76), Верхне-Терский (68), Манас-Самурский (65), Малкинский (59), Верхне-Сулакский (58), Верхне-Кумский (45).

Полученные данные о пространственном распространении эндемичных видов коррелируют с имеющимися сведениями о видообразовательных центрах петрофильной флоры (Иванов, Ковалёва, 2014), где наиболее ярко оригинальность петрофитов выражена в Дагестане и на Эльбрусском горном массиве.

Таким образом, изучаемая флора обладает достаточно высокой степенью оригинальности, почти каждый десятый её вид эндемичен для данной территории. Выдающуюся роль в формировании эндемичной составляющей флоры играют ведущие семейства систематического спектра, на их долю приходится около четверти эндемиков всех категорий, главенствующая роль принадлежит тройке семейств *Campanulaceae-Caryophyllaceae-Fabaceae*. Формирование эндемичного ядра флоры следует территориально связывать с Эльбрусским горным массивом и горными массивами правобережья Самура, суммарно же наибольшее количество эндемиков всех категорий сосредоточено во флористических районах Восточного Кавказа. Подавляющее большинство собственно эндемичных видов относятся к неоэндемикам, которые формировались на кавказской генетической основе, четвёртую часть видов составляют палеоэндемики, проявляющие армяно-ирано-туранские связи, слабые связи прослеживаются с центрально-азиатскими территориями.

Анализ реликтовости. Анализом реликтовости установлено, что в верхнеальпийской скально-осыпной флоре Центрального и Восточного Кавказа

практически нет реликтовых ботанико-географических видов, и в этом отношении она не оригинальна. Что же касается систематических реликтов, то в ней насчитывается 6 эндемичных для Кавказа монотипных родов *Petrocoma, Charesia, Pseudovesicaria, Symphyoloma, Trigonocaryum, Pseudobetckea*, показывающие степень систематической реликтовости флоры.

2. У компонентов флоры высокогорных ландшафтов в процессе эволюции выработались специфические анатомо-морфологические признаки, позволяющие существовать в экстремальных условиях.

Анатомия и биоэкология многих кавказских видов растений, в том числе и криофильных, к сожалению, крайне слабо изучены, хотя несомненна ценность подобных исследований для решения вопросов систематики, экологии и адаптации растений к экстремальным условиям высокогорий, а также для познания динамики высокогорных ландшафтов. С учетом сказанного, нами, наряду с комплексными биоэкологическими исследованиями, были исследованы особенности анатомического строения вегетативных органов криофильных видов, обитающих в пределах высокогорного лугового типа ландшафтов.

По результатам исследования анатомических структур представителей флоры высокогорных ландшафтов выяснено, что на макроанатомическом уровне не существует каких-либо принципиальных отличий высокогорных растений от низкогорных.

Отличия между ними выявляются электронно-микроскопическими исследованиями. Они заключаются в структуре терминальной флоэмы в листьях, а именно граница с мезофиллом у обитателей низкогорных ландшафтов имеет множество плазмодесменных полей, а у высокогорных - апопластных лабиринтов (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 1974).

Эти отличия легли в основу концепции двух вариантов углеводного пищевого тракта: подвижного эндоплазматического – у омброфитов и экзоплазматического (апопластного) – у криофитов (Gamalei, 1989; 1991). Она стала результатом развития представлений Э. Мюнха (1930) о транспорте углеводов как «массовом токе растворов сахаров под давлением». Эндоплазматическая сеть оттока фотосинтатов формируется хлоропластами одновременно с фотосинтезом. При индукции фотосинтеза светом на базе внешней мембраны оболочки пластид формируются трубки эндоплазматической сети («стромулы» пластид), а между клетками – их продолжения в виде пульсирующих плазмодесм. И стромулы, и плазмодесмы относятся к структурам углеводного пищевого тракта. К нему же относятся и полости ситовидных трубок флоэмы, ограниченные тонопластом. Благодаря использованию флуоресцентных красителей развитие пищевого тракта внутри цитоплазмы клеток и его межклеточный переток прослежены детально от мезофилла до магистральной флоэмы. В зоне потребления фотосинтатов флуоресцентный след заканчивается в эндоплазматической сети меристематических клеток или вакуолях запасающих клеток

паренхимы. Пропускная способность эндоплазматического пищевого тракта полностью контролируется соотношением внутреннего осмотического давления раствора фотосинтатов в сети и внешнего сопротивления, развиваемого цитоскелетом. Оба параметра зависимы от температуры экспортируемой жидкости.

Растения высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа характеризуются не только крупными размерами клеток мезофилла, но и более мясистыми тканями, обычно составленными из многочисленных клеток крупных размеров. Принципиальных отличий от равнинных растений нет. Но высокогорные виды характеризуются значительной редукцией размеров листовой пластинки, мелкоклеточностью эпидермы с многочисленными устьицами, изолатеральным или дорсовентральным типом строения мезофилла листа, хорошо развитой палисадной паренхимой, развитием у некоторых видов склеренхимных волокон и водозапасающей ткани, что является прямым воздействием экстремальных условий высокогорных ландшафтов на формирование анатомо-морфологических структур обитающих здесь видов.

По результатам сравнительно-анатомического анализа некоторых высокогорных видов можно заключить, что в ходе эволюции они приспосабливались к экстремальным условиям высокогорных ландшафтов, приобретая признаки ксероморфной структуры, проявляющиеся в значительной редукции листовой пластинки, мелкоклеточности, обилии мелких устьиц, в изолатеральном или дорсовентральном строении мезофилла листа с четко выраженной палисадной паренхимой, хорошо развитой проводящей системе, у некоторых видов со склеренхимными волокнами и водозапасающими тканями.

Немаловажным представляется и физиологический аспект существования растений в высокогорных условиях. Исследования в этом направлении выявили особенности основных процессов метаболизма растений высокогорий, в частности, специфику фотосинтеза при помощи разработанного и впервые в мире применённого на растениях в местах их естественного произрастания метода определения интенсивности фотосинтеза с помощью радиоактивного углерода C^{14} (Заленский и др., 1955; Заленский, 1963). Что касается других физиологических функций растений, то кроме более высокой интенсивности фотосинтеза высокогорных видов констатируется их высокая интенсивность дыхания; очень низкое содержание хлорофилла, повышенное содержание каротиноидов, значительная морозоустойчивость, разнообразие углеводного состава в листьях, чрезвычайная долговечность полукустарничков и многое другое (Семихатова, Юдина, 2013).

В ходе исследования процесса фотосинтеза высокогорных растений было установлено, что механизм переноса полученных продуктов определяется действием низких температур и давлением (Филиппова, 1959). При увеличении высоты над уровнем моря оба эти показатели понижаются, но действуют на

отток ассимилятов по-разному: снижение давления оптимизирует этот процесс, а понижение температуры тормозит, т.к. холод уменьшает пластичность цитоскелета и подавляет транспорт, а накапливающиеся продукты фотосинтеза снижают его интенсивность. По этой причине в клетках мезофилла высокогорных растений наблюдается высокий уровень растворимых сахаров и крахмала, что используется растениями на дыхание самих фотосинтезирующих органов, а это, в свою очередь, поддерживает внутриклеточную температуру на уровне, обеспечивающем существование в холодных условиях. Внутриклеточный механизм этого процесса основан на том, что структуры эндоплазматической сети, распределяющей ассимиляты, не формируются при температуре ниже +10ºС, в полном объёме они начинают функционировать выше +15ºС, когда цитоскелет становится более пластичным и не препятствует расширению транспортного канала (Geiger, 1975; Гамалей, 2004).

По результатам электронно-микроскопических исследований было установлено, что структура терминальной флоэмы в листьях криофитов резко отличается от таковой омброфитов, у которых на границе с мезофиллом находятся плазмодесменные поля, участвующие в транспорте продуктов фотосинтеза, а у криофитов эту функцию выполняют апопластные лабиринты (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 1974).

У травянистых растений, формировавшихся в холодном климате, в контактной структуре не имеется плазмодесм, или они встречаются крайне редко, поскольку низкая температура передвигающихся ассимилятов охлаждает цитоскелет, межклеточная подвижность эндоплазматической сети утрачивается полностью, и транспорт органических веществ по ней становится невозможен. Возникает принципиально новый путь их передвижения - по апопласту, как по альтернативному транспортному каналу, что сопровождается развитием лабиринтов клеточной оболочки. Наличие такого «апопластного пищевого пути» подтверждается биохимическими тестами: количеством сахаров в апопласте листа, доминированием сахарозы во флоэме, локализацией белков-переносчиков на мембранах (Voitsehovskaja et al., 2000). Процесс перехода продуктов фотосинтеза - моносахаров в апопласт возможен только после их трансформации в сахарозу, на перенос каждой молекулы которой требуется молекула АТФ. Поэтому апопластный транспортный канал с энергетической точки зрения малоэффективен, но передвижение по нему растворов не зависит от температуры. В связи с этим криофиты постоянно испытывают энергетический дефицит, с чем связана их низкая продуктивность, медленный рост и небольшие размеры (Гамалей, 2015б).

Таким образом, у растений, обитающий в высокогорных ландшафтах Центрального и Северо-Восточного Кавказа, в процессе эволюции выработались многообразные морфолого-физиологические приспособления: миниатюрность, розеточный, полурозеточный или компактный подушкообразной

формы рост; у большинства видов – мощно развитая стержневая корневая система**;** раннее (до зимнего покоя) заложение в почках цветков и соцветий; активно функционирующие после цветения полициклические побеги, накапливающие достаточный запас пластических веществ для ранневесеннего развития растений.

Сформировавшийся комплекс физиологических и морфолого-анатомических адаптаций обеспечивает устойчивое существование и развитие растений в экстремальных условиях высокогорных ландшафтов. Высокогорные растения в процессе длительной эволюции выработали высокую адаптивную способность существовать при крайне неблагоприятных условиях среды.

Самым главным эволюционным приобретением, за счёт которого криофиты получили возможность существовать в экстремальных условиях высокогорных ландшафтов, это возникновение у них экзоплазматического (апопластного) переноса фотосинтатов в альтернативу эндоплазматическому у омброфитов.

3. Статистическая обработка флористических списков позволила провести корректировку границ флористических районов петрофильной флоры.

Районирование горных территорий на флористической основе представляет особую проблему, требующую учета многих факторов, в том числе геоморфологии региона и современного состояния флористических комплексов. При исследовании любой флоры важным аспектом является выяснение вопроса её положения в различных системах флористического (и ботанико-географического) районирования поверхности суши земного шара. В настоящем исследовании мы использовали схему районирования территории Кавказа, в основе которой лежит схема А. А. Гроссгейма (1939-1967), где проведены выделы фитохорионов до флористических округов. Эта схема усовершенствована Ю. Л. Меницким (1991) в плане дробного районирования до флористических районов. Для выяснения фитогеографического положения высокогорий Центрального и Северо-Восточного Кавказа нами также проанализированы глобальные схемы районирования земного шара: А. И. Толмачёва (1974), А. Л. Тахтаджяна (1974, 1978), Р. В. Камелина (2012), а также разработанную для Кавказа схему Р. И. Гагнидзе (1974, 2004).

Границы флористических районов высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа показаны на рисунке 1. Границы эти в нашем исследовании условные, поскольку проведены с учётом флор более значительных территорий, включающих среднегорья, низкогорья и равнинные участки. Корректировка этих границ возможна после статистической обработки флористических списков.

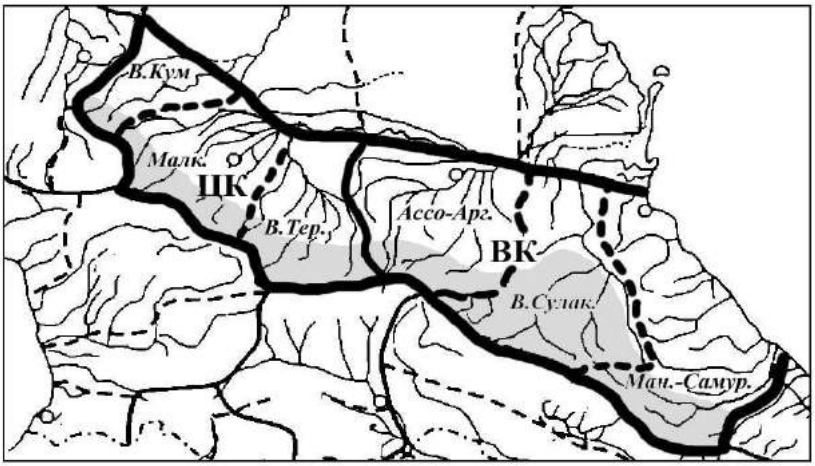

Рисунок 1 - Флористические районы высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа (по Ю.Л. Меницкому, 1991)

В таблице 10 приведены сравнительные данные о количественном составе флор разных районов, включая эндемичные виды.

Таблица 10 - Сравнительные данные по петрофильной флоре высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа

№	Флористический район	Количество видов			
		всего видов	стеноэн-демики	эвриэн-демики	субэн-демики
1	Верхне-Кумский	244	-	5	42
2	Малкинский	279	9	5	48
3	Верхнетерский	305	1	11	58
4	Ассо-Аргунский	321	4	11	60
5	Верхнесулакский	275	1	5	59
6	Манас-Самурский	281	7	5	56
Общее для всех районов число видов - 179					

Количество видов, общих для всех районов, составляет 179, что не превышает половины значения количества видов ни для одного района, что может свидетельствовать об относительно небольшой величине оригинальности флор исследуемых районов по отношении друг к другу (но не относительно к флорам других территорий).

Важным показателем флористического богатства является количественная характеристика флоры, что обычно используется для сравнения разных флор (в данном случае флор разных флористических районов) и уточнении границ выделов на флористической основе. Основной метод такого сравнения – статистическая обработка флористических списков, при помощи которой могут быть получены достоверные математические характеристики, показывающие степень сходства одной флоры с другой и в целом по отдельным флористическим районам всей изучаемой территории. Конечным итогом такого сравнения может быть графическое выражение соотношений степени сходства районов друг с другом (дендрит) и внесение коррективов в схему флористического районирования.

При проведении такого сравнения флористического состава разных районов петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа применена методика подсчёта коэффициентов сходства по Жаккару и Сёренсену-Чекановскому (Шмидт, 1984):

В полученных дендритах (рис. 2, 3) ход их расщепления показывает, что наибольшее сходство по флористическому составу показывают районы Ман.-Самур.-В.Сул. и Малк.-В.Кум., к первой паре районов близок Ассо-Арг. Наименьшее сходство наблюдается между плеядами второго уровня.

Исходя из результатов статистической обработки флористических списков и хода расщепления дендритов нами скорректирована схема флористического районирования территории петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа.

Рисунок 2 - Дендрит, построенный методом максимального корреляционного пути на основе коэффициента сходства флористических списков Жаккара K_j

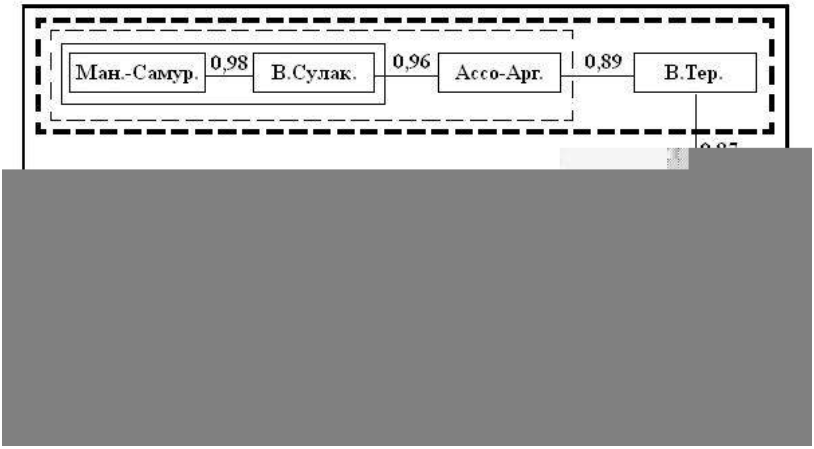

Рисунок 3 - Дендрит, построенный методом максимального корреляционного пути на основе коэффициента сходства флористических списков Сёренсена-Чекановского K_{SC}

В результате выделено три флористических района. Скорректированная схема показана на рисунке 4.

1. Эльбрусский район. Занимает территорию высокогорий от Кубано-Малко-Кумского водораздела до водораздела рек Чегем и Урух, т. е. объединяет высокогорные части Верхне-Кумского и Малкинского районов, петрофильные флоры которых проявляют высокую степень сходства (коэффициенты сходства Жаккара и Сёренсена-Чекановского равны соответственно 0,83 и 0,90). Также объединяющим фактором являются общие ареалы 10 видов - *Minuartia brotheriana, Saxifraga scleropoda, Oxytropis meyeri, Eritrichium caucasicum, Euphrasia hirtella, E. petiolaris, Rhinanthus schischkinii, Carex capillaries, Briza marcowiczii, Festuca sommieri.*

2. Казбекский район простирается далее на восток до Тереко-Ассинского водораздела и соответствует высокогорной части Верхнетерского района в схеме районирования территории Кавказа (Меницкий, 1991). Проявляет наименьшую степень сходства с соседними районами (коэффициенты сходства с Малкинским 0,72 и 0,87, с Ассо-Аргунским – 0,81 и 0,89). Этим районом ограничен ареал лишь одного вида - *Campanula besenginica.*

3. Тушетско-Дагестанский район объединяет высокогорные части трёх районов – Ассо-Аргунского, Верхне-Сулакского и Манас-Самурского, которые имеют наибольшие значение коэффициентов сходства (соответственно 0,96 и 0,92, 0,98 и 0,96). Эти районы объединяют также и общие ареалы 27 видов, таких как *Ranunculus arachnoideus, R. caucasicus, Cerastium cerastioides, Silene*

humilis, S. caucasica, Arabis farinaceae, Didymophysa aucheri, Draba longisiliqua, D. incompta, Sobolewskia caucasica, Sedum involucratum, Potentilla multifida, Astragalus sanguinolentus, Vavilovia formosa, Pseudobetckea caucasica, Galium fistulosum, Cynoglossum holosericeum, Scrophularia olympyca, Dracocephalum botryoides, Campanula caucasica, Artemisia splendens, Erigeron venustus, Pyrethrum kotschyi, Podospermum meyeri, Allium oreophilum, Sesleria phleoides, Trisetum transcaucasicum.

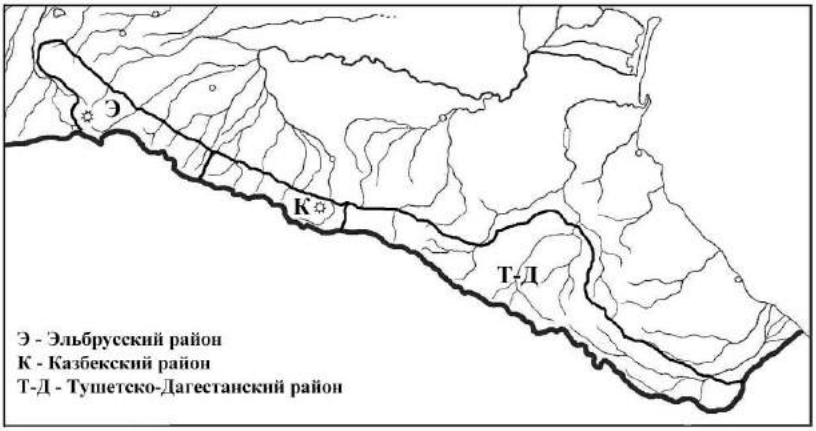

Рисунок 4 - Флористические районы высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа (ориг.)

Таким образом, проведённый анализ сходства петрофильных флор территории высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа показывает, что для неё необходимо скорректировать границы имеющейся схемы флористического районирования, т.к. коэффициенты сходства флористических списков свидетельствуют о возможности объединения ряда районов на основании малой степени отличия флор друг от друга и наличии достаточного количества видов, ареалы которых являются объединяющими.

4. Эндемичное ядро верхнеальпийской петрофильной флоры представлено высокоспециализированными ореофитами, формировавшимися по трёхэтапной модели флорогенеза гетерохронно и автохтонно, не имеющих генетических связей с низкогорьями, эволюционировавших на фоне климатических изменений и эпейрогенеза, но не вследствие него.

Вопросы генезиса флоры Кавказа поэтапно разработаны в трудах А.А. Гроссгейма (1936, 1948), где показано исторические изменения территории в кайнозойской эре в течение геологических периодов и эпох, и изменения флоры, проходившие на этом фоне. На этой основе проведён подробный флороге-

нетический анализ части изучаемой территории – западной части Центрального Кавказа (Галушко, 1976).

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 отдалённых территорий, а также происходит эволюция самой фитобиоты, что выражается в процессе видообразования, и вместе с этим трансформации фитоценозов и биоты в целом (Иванов, 1998).

Методологическая основа решения флорогенетических проблем изложена в работе Р. В. Камелина «Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии» (1973), заключающаяся в наложении предполагаемого хода эволюции видов на предполагаемый ход изменений физико-географической среды обитания данной флоры. Исходя из этого, флорогенез понимается нами как процесс, свойственный определенному пространству, в данном случае высокогорьям Центрального и Северо-Восточного Кавказа, протекающий автохтонно независимо от автохтонности или аллохтонности слагающих флору элементов, в ходе которого выделяется древнее ядро и различные реликты, происходит обогащение мигрантами и новообразованиями (Камелин, 1973; Иванов, 1998), 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 определённых географических локусах, становящихся рефугиумами. Оба эти процесса являются показательными для региональных флор, в том числе и для изучаемой флоры.

Флорогенез предполагает изменение в течение длительного геологического времени количественного и качественного состава флоры в процессах вымирания видов и образования новых, миграции видов из прилегающих и отдаленных территорий. Эти процессы происходят 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 (Галушко, 1976).

Основное ядро петрофильной высокогорной 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. У эндемичных видов в составе петрофильной флоры горных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного

Кавказа нет родственников в низкогорьях, а это свидетельствует о том, что высокогорные таксоны формировались на иной, чем низкогорная, генетической основе и не являются следствием эволюции на основе эпейрогенеза, т.е. модель флорогенеза для изолированного горного поднятия (Агаханянц, 1981), по которой видообразование происходит на фоне постепенного врастания 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, анализом генетических связей видов не подтверждается (Тайсумов, 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 отдалённых 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 петрофильных видов высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа.

Наиболее древними типами являются представители эндемичных монотипных родов, среди которых только *Petrocoma hoefftiana* относится к эвриэндемикам, остальные – субэндемики (для изучаемой территории), распространённые в высокогорьях не только северной, но и южной части Центрального и (или) Восточного Кавказа.

Ареалы подавляющего большинства видов монотипных родов лежат в высокогорьях восточной части Большого Кавказа. Это *Alliaria brachycarpa, Mandenovia komarovii, Pseudobetckea caucasica, Symphyoloma graveolens*. Частью они общие с Центральным Кавказом у таких видов, как *Petrocoma hoefftiana, Pseudovesicaria digitata, Trigonocaryum involucratum, Vavilovia formosa*. Лишь один вид монотипного рода на территорию Восточного Кавказа не заходит - *Charesia akinfievii*.

Анализ генетических связей видов монотипных родов свидетельствует о том, что большей частью ареалы родственников находятся на территории Древнего Средиземья, а именно его восточной части, что соответствует Центральной, Средней, Передней и Малой Азии. Это анцестральные виды таких родов, как *Alliaria, Charesia, Pseudovesicaria, Symphyoloma*. Из них дальше всего на восток закрывшегося Тетиса продвинуты родственники рода *Charesia*, а утраченные связи имеют виды родов *Pseudobetckea, Petrocoma, Trigonocarium, Vavilovia*. К этой же группе относятся и представители не монотипных родов, также эндемичные виды, имеющие родственные связи с восточными территориями (Сибирь, Гималаи) - *Cruciata elbrussica, C. valentinae*.

Для прохореза на Кавказ из отдалённых восточных территорий должны были существовать пути миграции анцестральных форм, с соответствующей экологией, а именно климатом, субстратом и гипсометрией. Возможность такого пути обоснована палеогеографическими исследованиями, на основании которых утверждается, что в Кайнозойскую эру существовал Альпийско-Гималайский пояс, в состав которого входили покровно-складчатые горные сооружения, сформированные в пределах Тетиса, который охватывал юг Европы, крайний северо-запад Африки, Юго-Западную, Южно-Центральную и запад Юго-Восточной Азии, протяжённостью 16 тыс. км от Гибралтара до Индонезии (Хаин, 2001). Кавказ в это время был частью системы островных архипелагов Тетиса геоантиклинальных зон Альп, Динарид, Кавказа, Эльбурса, Тавра, Загроса. Обширные массивы суши находились также на месте современного Средиземного моря, особенно крупными были Тирренида и Адриатическая суша (Синицин, 1965). Со второй половины третичного периода происходит увеличение Яфетиды и к Сарматскому веку она достигает наибольших размеров (Гроссгейм, 1936).

По А.А. Гроссгейму (1948) проникновение флористических элементов на Кавказ в третичное время началось в верхнем миоцене, на протяжении второй половины сарматского и меотического веков, когда Яфетида становится полуостровом, соединившись с южным материком. Этим путём могли мигрировать виды и флористические комплексы как из Передней Азии, так и из Европы по открывшемуся пути через Эгеиду и Балканы.

В этот период на Кавказе и в Передней Азии существовали значительные горные массивы с высотами до 1500 м над у.м., а в Центральной и Средней Азии они были более крупными, свыше 1500 м над у.м. Эти орографические комплексы совпадали с современными как по общей конфигурации, так и по направленности развития. Показано, что все современные горные системы наследуют пояса возвышенностей палеогенового рельефа, а современные плато, нагорья и высокие равнины развивались из равнин и низменностей того времени, иной была только гипсометрия рельефа, а также степень его тектонического и эрозионного расчленения, резко возросшая в течение неогена и четвертичного периода. Движущей силой миграционных процессов флористических комплексов и отдельных флористических элементов могло быть усиление континентальности климата в конце миоцена, причиной которого послужили регрессия водного пространства и общее увеличение площади Евразии, возрастание общего гипсометрического уровня континента, похолодание климата (Синицин, 1965).

К этому времени следует относить начало формирования ядра эндемичной высокогорной флоры Кавказа на основе изоляции ареалов, вызванной начавшимся эпейрогенезом, усилившимся в плиоцене, следствием которого

явилось образование высокогорий с высотами до 4000 м над у.м. (Галушко, 1976).

Всё вышесказанное свидетельствует о том, что в связи с регрессией Тетиса и возникновением на его месте значительных массивов суши, сформировавшиеся на этих массивах флористические комплексы иррадиировали 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, видов монотипных эндемичных родов. Их формирование началось на рубеже миоцен-плиоцена, а возможно и ранее, с границы среднего и верхнего миоцена.

Вторая волна видообразования проходила на основе миграции анцестральных форм эндемичных видов из близких территорий, прилегающих к Кавказу с юга. Как установлено анализом эндемизма, родственники палеоэндемиков находятся за пределами Кавказа, они проявляют армяно-иранотуранские генетические связи (8 видов).

Третья волна видообразования привела к формированию неоэндемиков, к которым относится подавляющее большинство стено- и эвриэндемиков петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа. Они формировались на кавказской генетической основе, ближайшие родственники этих видов – также эукавказские эндемики (около 20 видов) и общекавказские эндемики (6 видов). Вторая и третья волны видообразования проходили внутри политипных родов и не привели к обособлению систематических реликтов.

Плейстоценовые миграции флористических элементов могли осуществляться 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 такие криофильные и психрофильные элементы, как *Poa alpina, Trisetum spicatum, Luzula spicata, Lloydia serotina, Saxifraga flagellaris, Potentilla gelida, P. nivea, Astragalus alpinus, Gnaphalium supinum* (Галушко, 1976). Этим же путем, по-видимому, пришли *Cerastium cerastioides, Minuartia verna, Thalictrum alpinum, Potentilla crantzii, P. multifida, Gentiana aquatica*.

Большое влияние на высокогорную флору Северо-Восточного Кавказа оказывает флора центральной части, в том числе Эльбрусский район, откуда проникли *Astragalus oreades, A. supinus*. Однако аркто-бореальная инвазия на Восточный Кавказ, что вытекает из современного распространения характерных видов аркто-горного комплекса в верхнеальпийской флоре нашего района, имела влияние не на всю территорию. *Lloydia serotina, Oxyria elatior, Trisetum spicatum* доходят только до верховий Самура, и их нет в системе г. Базар-дюзи

– г. Баба-даг. Это объясняется, по-видимому, тем, что восточная часть исследуемого региона всегда была континентальнее. Другие причины – орография.

Петрофильная флора высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа имеет много общих видов, характерных и для других горных массивов (Сванетия – 67, Большая Лиахва – 109, западная часть Центрального Кавказа – 130), что свидетельствует о недавнем расселении многих её элементов, а также о том, что последняя в современном виде сформировалась в конце плейстоцена – голоцене.

Южным путём в конце плиоцена-плейстоцене, отчасти в голоцене, проникали на Большой Кавказ криофильные элементы переднеазиатской флоры. И если для видов первой группы (бореальные) коллектором мог послужить Эльбрус (Галушко, 1976), то некоторые виды второй группы (переднеазиатские) могли проникать в пределы Восточного Кавказа, минуя Центральный Кавказ. Примеры тому – *Alissum gehamense, Erysimum subnivale, Didymophysa aucheri, Cicer minutum, Vicia larissae, Dracocephalum botryoides, Cynoglossum holosericeum, Pyrethrum kotschyi, P. aromaticum, P. daghestanicum*, распространенные в высокогорьях Северо-Восточного Кавказа.

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 обмена высокогорных флор Малого и Большого Кавказа. Молодые пришельцы с юга в нашей флоре – *Alyssum gehamense, Astragalus sanguinolentus, Cicer minutum* (Прима, 1972), *Pyrethrum kotschyi*, а также *Cynoglossum holosericeum*. Эти миграции были вызваны ледниковыми периодами и постгляциалами, т.е. климатическими факторами.

В ксеротермические эпохи, особенно в раннем голоцене, гемиксерофильная флора устремлялась на запад. Следы ее мы видим в высокогорьях Чечни, Ингушетии, Тушетии, Хевсурии: *Silene humilis* (верх. р. Армхи; верх. р. Тюалой; Пирикительская цепь), *Silene caucasica* (у перевала Качу; верх. р. Пирикительская Алазани), *Pseudobetckea caucasica* на Пирикительском хребте, *Vavilovia formosa* и *Trigonocaryum involucratum* на Боковом хребте в пределах Чечни и Ингушетии, некоторых – даже в районе Приэльбрусья.

Подтверждением того, что миграции совершались в раннем голоцене, а также в период постгляциалов плейстоцена, является отсутствие характерных гемикриофитов Восточного Кавказа в Кельском Нагорье (Долуханов, 1969), Сванетии (Харадзе, 1944). Путь их лежал через перевалы (Дагестан – Чечня и Ингушетия – Приэльбрусье) по северным отрогам Главного хребта.

Таким образом, петрофильная флора высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа содержит таксоны, имеющие важное значение для флорогенетических построений. Это, прежде всего, палеоэнде-

мики, представители монотипных родов *Petrocoma, Charesia, Pseudovesicaria, Symphyoloma, Trigonocaryum* и *Pseudobetckea,* схизоэндемики *Alliaria brachycarpa* и *Vavilovia formosa*, все они служат показателями древнейших путей миграции анцестральных видов из отдалённых районов Азии. Другая группа палеоэндемиков формировалась на основе анцестральных форм, мигрировавших из прилегающих районов Малой и Передней Азии. У этой группы видов прослеживаются слабые центрально-азиатские связи и более чёткие передне- и малоазиатские. Неоэндемики 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, причём наиболее интенсивно в северной части Восточного Кавказа.

Подытоживая вышесказанное, мы предлагаем следующую модель флорогенеза петрофильной флоры изучаемой территории:

1. Следует принять как постулат то обстоятельство, что вся высокогорная петрофильная флора Большого Кавказа является аллохтонной, её анцестральные виды формировались большей частью в восточных видообразовательных центрах, откуда началась регрессия Тетиса и формирование высокогорий, в меньшей степени в западной части. Время начала функционирования этих центров – средний, а возможно и нижний миоцен, когда Кавказ ещё представлял собой систему островов, оформившуюся впоследствии в Яфетиду.

2. Образование перешейка и превращение Яфетиды в полуостров в верхнем миоцене привело к возникновению прямого пути первой волны миграции петрофильных элементов с юга под влиянием дальнейшей регрессии Тетиса, увеличения общей гипсометрии и площади Древнего Средиземья и начавшегося похолодания климата. Обозначились два пути миграционных потоков: восточный через Загрос и Эльбурс на малый Кавказ, через него – на Большой Кавказ, и западный - через Горный Крым непосредственно на Большой Кавказ и через Эллиниды и Балканиды в Малую Азию, затем через Малый Кавказ на Большой Кавказ. Проникшие этими путями на Большой Кавказ анцестральные флористические элементы стали основой для древнейшего видообразования и обособления видов, ставших представителями эндемичных кавказских родов. Параллельно этому процессу проходило формирование вторичных древнесредиземноморских видообразовательных центров петрофильной флоры в Передней и Малой Азии;

3. Вторая миграционная (плиоценовая) волна привела к образованию палеоэндемиков, ближайшие родственники которых находятся во вторичных видообразовательных центрах Передней и Малой Азии. Движущие силы - нарастающий эпейрогенез с образованием высокогорий до 4000 м над у.м. Это

время начала формирования эндемичного ядра петрофильной высокогорной флоры Центрального и Северо-Восточного Кавказа.

4. Третья миграционная волна – плейстоцен-голоценовая – способствовала формированию неоэндемиков на кавказской генетической основе. Обмен флористическими элементами осуществлялся между различными территориями Большого Кавказа, а также между Большим Кавказом и прилегающими территориями Малого Кавказа, Передней и Малой Азии. Движущие силы миграционных процессов – климатические факторы, определяемые ледниковыми периодами и интергляциалами. Сформировались два мощных видообразовательных центра – Эльбрусский и Восточно-Кавказский и несколько малых центров. Окончательно сложилось эндемичное ядро петрофильной флоры.

5. Список подлежащих охране таксонов ранга вида насчитывает 66 наименований, среди которых 46 занесены в региональные и федеральную Красные книги. Флористический комплекс высокогорий правобережья р. Самур нуждается в региональной охране в статусе ботанического заказника.

Изучаемая территория находится в пределах южных частей 5 субъектов федерации: Карачаево-Черкесской республики, Кабардино-Балкарской республики, Республики Северной Осетии-Алании, Республики Ингушетии, Чеченской республики и Республики Дагестан. Все они имеют региональные Красные книги, в которые занесены, в том числе, и скально-осыпные виды, всего 48**,** из них в Федеральную Красную книгу (2008) занесено 12 видов.

По результатам анализа изучаемой флоры установлено, что в охране подлежит значительно большее количество видов с ограниченными ареалами, которые являются редкими и существует угроза их исчезновения под влиянием антропогенных факторов, это эндемики и реликты. Они подлежат первоочередной охране ещё и потому, что являются носителями уникального генофонда (первые в результате видообразовательных процессов, вторые – в силу географической изоляции), а это имеет большое теоретическое значение и большую научную ценность, поскольку сам факт нахождения таких видов в составе флоры – это основа для построения модели флорогенеза.

Нами рекомендуются для внесения в региональные Красные книги (Кк) 23 эндемичных вида и один реликтовый. Это такие виды как:

Стеноэндемики. 1. *Ranunculus tebulossicus* Prima, *Erysimum subnivale* Prima – эндемики горного массива Тебулос-мта (Кк ЧР); 2. *Viola meyeriana* (Rupr.) Klok. – эндемик северных склонов г. Эльбрус (Кк КБР); 3. *Erysimum babadagensis* Prima, *Vicia larissae* Prima – эндемики верховий Самура и Бабадагского горного массива (Кк РД); 4. *Sempervivum ingwersenii* Wale - эндемик ущелья р. Адыр-Су (Кк КБР); 5. *Bupleurum subnivale* (Galushko*)* Galushko – эндемик верховий р. Малки (Кк КБР); 6. *Cruciata elbrussica* (Pobed.) Pobed – эндемик Эльбрусского горного массива (Кк КЧР, КБР); 7. *C. valentinae* (Ga-

lushko) Galushko – эндемик истоков р. Хызны-Су (Кк КБР); 8. *Galium pseudopolycarpon* Somm. et Levier – эндемик верховий р. Баксан (Кк КБР); 9. *Campanula galushkoi* Fed. et Prima – эндемик верховий р. Асса (Кк ЧР); 10. *Campanula valentinae* Galushko – эндемик Эльбрусского массива (Кк КЧР, КБР); 11. *Campanula fominii* Grossh. – эндемик верховий р. Самур (Кк РД); 12. *Erigeron schalbusi* Viehr., *Pyrethrum galushkoi* Prima et Tzvel. – эндемики Восточного Кавказа с ареалом от верховий р. Андийское Койсу до верховий р. Самур (Кк РД); 13. *Festuca inguschetica* E. Alexeev. - эндемик верховий р. Шондон (Кк РИ); 14. *Poa primae* Tzvel. – эндемик верховий р. Кериго (Кк ЧР).

Эвриэндемики. 1. *Sobolewskia truncata* N.Busch – эндемик Восточного Кавказа, известный из верховий Андийского Койсу и верховий Самура (Кк РД); 2. *Alchemila chlorosericea* (Buser) Juz., *Astragalus supinus* C.A. Mey. Ex Bunge – эндемики центральной и восточной частей Северного Кавказа, ареал которых занимает высокогорья от верховий Баксана до верховий Самура (Кк КЧР, КБР, РСО-А, РИ, ЧР, РД); 3. *Pyrethrum daghestanicum* (Rupr. ex Boiss.) Rupr. ex Fler. – эндемик Восточного Кавказа с ареалом от верховий Терека до верховий Самура (Кк РСО-А, РИ, ЧР, РД); 4. *Melica minor* Hack. – эндемик Восточного Кавказа, известный из верховий Терека и верховий Аварского Койсу (Кк РСО-А, РД); 5. *Festuca primae* E. Alexeev. – эндемик Восточного Кавказа, ареал которого занимает высокогорья от верховий р. Ассы до верховий Самура (Кк РИ, ЧР, РД).

Кроме того, предлагается расширить представительство охраняемых видов в других региональных Красных книгах:

1. *Alliaria brachycarpa* Bieb. - эндемик центральной и восточной частей Большого Кавказа, распространённый в высокогорьях от Ардона до Бабадага в Азербайджане, ареал заходит на южный макросклон. Помимо Кк РД рекомендуется внести в Кк РСО-А, РИ, ЧР; 2. *Gypsophila imbricata* Rupr. – эндемик Скалистого хребта с ареалом от верховий р. Кумы до ущелья Аваркого Койсу. Помимо Кк РСО-А занести в Кк КЧР, КБР, РИ, ЧР, РД; 3. *Jurinea filicifolia* Boiss. – эндемик высокогорий центральной и восточной частей Северного Кавказа с ареалом от верховий р. Урух до верховий р. Аварское Койсу. Кроме Кк РД занести в Кк РСО-А, РИ, ЧР; 4. Реликтовый характер носит ареал *Cirsium cephalotes* Boiss. Это ксеротермический реликт, основной ареал которого находится в Западном Закавказье и Турции, рекомендуется для занесения в Красную книгу КБР.

Второй уровень охраны растений реализуется в системе ООПТ, территории которых частично или полностью изъяты из хозяйственной деятельности. Согласно Экологической доктрине РФ (Распоряжение Правительства…, 2002) «создание и развитие особо охраняемых природных территорий разного уровня и режима…, сохранение уникальных природных комплексов» рассматривается как основное направление государственной политики в области экологии.

На изучаемой территории существует система ООПТ трёх уровней: заповедники, национальные парки, заказники.

Высший уровень охраны принадлежит государственным заповедникам, их насчитывается 3: Кабардино-Балкарский высокогорный, охватывающий высокогорья Главного и Бокового хребтов от верховий р. Чегем до границы с Северной Осетией; Северо-Осетинский, расположенный в бассейнах р. Ардон и левобережья р. Фиагдон (Скалистый, Боковой и частично Главный хребты), и «Эрзи», находящийся на в Джейрахско-Ассиновской котловине и прилегающих к ней с севера горах Скалистого хребта Республики Ингушетии. Федеральных национальных парков два: «Приэльбрусье» (КБР), расположенный в горной системе Эльбруса, в бассейнах верховий рек Малка и Баксан; «Алания» (РСО-А), расположенный на северном склоне Центрального Кавказа от верховий бассейна р. Урух до границы Северо-Осетинского заповедника (Крохмаль, 2006).

В Кабардино-Балкарии несколько заказников республиканского значения, все они биологические, задачей которых является сохранение растительного и животного мира в естественной среде обитания: Нижне-Малкинский, Верхне-Малкинский, Чегемский, Кара-Су.

Северная Осетия-Алания. Федеральный комплексный ландшафтный заказник Цейский расположен в междуречье рек Ардон и Фиагдон Алагирского района. Заказник создан с целью сохранения и восстановления эталонных природных ландшафтов северного макросклона Центрального Кавказа.

Республика Ингушетия. Ингушский государственный природный заказник расположен в бассейнах рек Армхи, Асса, Фортанга, на территории Сунженского и Джайрахского районов (зоологический).

Чеченская республика. На территории высокогорий расположен биологическиий заказник «Веденский», граница которого занимает пространство от ущелья р. Шароаргун до границы с Дагестаном в районе оз. Кезеной-Ам (Чатаева и др., 2015).

В высокогорьях Дагестана, в верховьях бассейнов рек Каракойсу, Аварское Койсу и на западных склонах Богосского хребта располагаются четыре государственных природных заказника – федеральный Тляратинский и региональные Бежтинский, Кособско-Келебский и Чародинский, но все они имеют зоологический профиль. На этой базе планируется создание Тляратинского высокогорного участка Дагестанского государственного природного заповедника, где под охрану будет взяты высокогорные ландшафты со всей биотой. Более того, рассматривается возможность создания на Восточном Кавказе при поддержке Фонда дикой природы (WWF) трансграничной ООПТ «Восточно-Кавказский высокогорный государственный природный заповедник» на базе заповедников «Закатальский» (Азербайджан), «Лагодехский» (Грузия), заказника федерального значения «Тляратинский» (Российская Федерация), части

заказников республиканского значения «Гутонский» и «Кособско-Келебский», а также высокогорного участка Богосского хребта, что будет способствовать сохранению ландшафтного и биологического разнообразия восточной части Большого Кавказа, защите эндемичных, редких и исчезающих видов животных и растений (Атаев, 2007).

Исходя из географического анализа изучаемой флоры, а именно локализации эндемичных видов, а также отсутствия в восточной части охраняемых территорий ботанического профиля нами предлагается внести предложения в Правительство Республики Дагестан о рассмотрении возможности создания ботанического заказника в высокогорной части юга республики, на правобережье Самура, включая горные массивы Бабадаг и Шалбуздаг, где получат защиту такие виды, как *Alissum gehamense, Erysimum subnivale, Didymophysa aucheri, Cicer minutum, Vicia larissae, Vavilovia formosa, Dracocephalum botryoides, Cynoglossum holosericeum, Pyrethrum kotschyi, P. aromaticum, P. daghestanicum, Erigeron schalbusi,* представители монотипных эндемичных родов *Pseudobetckea caucasica* и *Trigonocaryum involucratum* и многие другие.

В состав изучаемой флоры входят виды, имеющие утилитарное значение, используемые человеком в тех или иных целях. Применительно к флоре Кавказа эта проблема разрабатывалась с начала XIX века, что отражено в нескольких монографиях (Роллов, 1908; Воронов, 1937; Гроссгейм, 1942, 1952). Современное состояние изученности полезных свойств растений и их химического состава изложено в фундаментальном многотомном издании «Растительные ресурсы СССР (1984-1996) и «Растительные ресурсы России» (2008-2016).

На основе анализа изучаемой флоры нами выделено пять основных групп полезных растений: лекарственные, кормовые, пищевые, медоносные и декоративные, часть из которых обладает несколькими полезными свойствами, одновременно являясь декоративным, медоносным, лекарственным и т.д. Общее количество утилитарных видов составляет 229 (таблица 11).

Таблица 11 - Полезные виды растений верхнеальпийской скально-осыпной флоры северной части Центрального и Восточного Кавказа

	лекарственные	кормовые	пищевые	медоносные	декоративные
Кол-во	8	57	6	99	59
%	2,1	14,8	1,6	25,8	15,4
Итого			229		
%			59,6		

Таким образом, около 60 % видов исследуемой флоры обладают теми или иными полезными свойствами. В количественном отношении больше всего медоносных, кормовых и декоративных растений, мало лекарственных и ещё меньше пищевых.

Выводы

1. Петрофильная флора высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа насчитывает 384 вида сосудистых растений, относящихся к 158 родом и 42 семействам.

2. По результатам комплексного анализа установлено, что:

- в систематическом отношении изучаемая флора характеризуется доминированием двудольных, специфическим семейственно-видовым спектром (*Caryophyllaceae*-тип и *Fabaceae*-подтип), большим количеством псевдомонотипных родов в ведущих семействах и наличием эумонотипных родов, низким родовым коэффициентом;

- по отношению к кислотности субстрата доминируют оксилофиты, а по приуроченности к его физическому состоянию – лапишистофиты;

- доминирующее участие в сложении флоры принадлежит гемикриптофитам (по классификации К. Раункиера) и травянистым поликарпикам (по классификации Г.И. Серебрякова). Для изучаемой флоры характерно незначительное участие в её сложении древесных и полудревесных биоморф;

- по преобладающим географическим элементам исследуемая флора является кавказско-голарктическо-ирано-туранской, головной части её географического спектра соответствует последовательность семейств *Apiaceae* – *Cyperaceae* – *Poaceae*, последовательность родов – *Campanula* –*Carex* – *Ranunculus* и *Minuartia*;

- почти каждый десятый вид флоры относится к разряду эндемиков. Формирование эндемичного ядра флоры следует территориально связывать с Эльбрусским горным массивом и горными массивами правобережья Самура, суммарно же наибольшее количество эндемиков всех категорий сосредоточено во флористических районах северной части Восточного Кавказа. Подавляющее большинство собственно эндемичных видов относятся к неоэндемикам, которые формировались на кавказской генетической основе, четвёртую часть видов составляют палеоэндемики, проявляющие армяно-ирано-туранские связи, слабые связи прослеживаются с центрально-азиатскими видами;

- исследуемая флора в отношении ботанико-географических реликтов не оригинальна, а систематическая реликтовость проявляется в наличии в её составе 6 эндемичных для Кавказа монотипных родов: *Charesia, Petrocoma, Pseudobetckea, Pseudovesicaria, Symphyoloma, Trigonocaryum.*

3. Высокогорные растения в процессе длительной эволюции выработали высокую адаптивную способность существовать при крайне неблагоприятных условиях среды, это, в первую очередь, экзоплазматический (апопластный) перенос фотосинтатов в альтернативу эндоплазматическому.

4. На основе проведённого анализа сходства флористических списков откорректированы географические границы и выделено три флористических района петрофильной высокогорной флоры.

5. Автохтонные видообразовательные процессы в исследуемой флоре проходили на основе гетерохронных волн миграции из отдалённых и прилегающих территорий Древнего Средиземья. Модель флорогенеза включает три этапа, сопровождавшихся миграционными волнами и видообразовательными процессами. Миграционный путь флористических элементов пролегал через Малый Кавказ на исследуемую территорию и трансформировался в двух крупных видообразовательных центрах – Эльбрусском и Самурском и нескольких малых.

6. Для внесения в региональные Красные книги предложено 22 эндемичных и один реликтовый вид. Обоснована необходимость организации ботанического заказника в высокогорьях правобережья р. Самур.

7. В исследуемой флоре около 60 % видов обладают полезными свойствами. В количественном отношении больше всего медоносных, кормовых и декоративных растений, мало лекарственных и ещё меньше пищевых.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки Российской Федерации:

1. Астамирова, М.А-М. Флороценотипический анализ видов флоры скалистого хребта в пределах Чеченской Республики / М.А-М. Астамирова, Б.А. Хасуева, А.С. Абдурзакова, Ф.С. Омархаджиева // Вестник Красс. ГАУ. – 2010. – №7. – С. 54-58. – 0,58 / 0,23 п.л.

2. Тайсумов, М.А. Флористическое районирование высокогорных ландшафтов Восточного Кавказа / М.А. Тайсумов, М.А-М. Астамирова, А.А. Абумуслимов, Ф.С. Омархаджиева // Вестник КрасГАУ. – 2010. – № 9. – С. 49-54. – 0,69 / 0,23 п.л.

3. Астамирова, М.А-М. Вопросы формирования видового состава рода Primula L. Кавказа / М.А-М. Астамирова, А.С. Абдурзакова // Естественные и технические науки. – 2010. – №2. – С. 127-131. – 0,58 / 0,46 п.л.

4. Астамирова, М.А-М. Таксономический анализ скально-осыпных видов восточной части Скалистого хребта / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, А.С. Абдурзакова, С.А. Исраилова и др. // Вестник КрасГАУ.– 2011. – № 9. С.83-89. – 0,8 / 0,46 п.л.

5. Астамирова, М.А-М. Формирование скально-осыпной флоры верхнеальпийского пояса Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова, А.С.Абдурзакова, Р.С. Магомадова, Р.С. Умаева и др. // Научные ведомости Белгородского госу-

дарственного университета. Естественные науки. – 2011а. – Вып. 15. – № 9 (104). –С. 5-13. – 0,98 / 0,7 п.л.
6. Астамирова, М.А-М. История изученности скально-осыпной флоры и растительности верхнеальпийского пояса Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова, А.С. Абдурзакова, Р.С. Магомадова, А.М. Умаева и др. // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Естественные науки. – 2011б. – № 9 (104). – Вып. 15/2. – С. 178-187. – 1,1 / 0,8 п.л.
7. Астамирова, М.А-М. Анализ географических элементов петрофильных видов Восточной части скалистого хребта / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, А.С. Абдурзакова, С.А. Исраилова и др. // Вестник КрасГАУ. – 2011. – № 8. – С.128-135. – 0,9 / 0,17 п.л.
8. Астамирова, М.А-М. Растительные сообщества верхнеальпийского пояса Центрального и Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова // Вестник ДГУ. – 2013б. – Вып. 1. – С. 148-153. – 0,69 п.л.
9. Астамирова, М.А-М. Анатомические особенности древесины Rhododendron Caucasicum Pall. / М.А-М. Астамирова // Известия ДГПУ. – 2016. – №1. – С. 23-26. – 0,46 п.л.
10. Астамирова, М.А-М. Физико-географические условия формирования растительного покрова альпийского пояса высокогорных ландшафтов Центрального и Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, З.В. Атаев, Э.Р. Байбатырова // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2021. – Т.15. – № 2. – С. 35-45. – 0,69 / 0,5 п.л.

Статьи, опубликованные в издании, входящем в базу данных Web of Science

11. Тайсумов, М.А. Декоративные растения Чечни и сопредельных территорий / М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, М.А-М. Астамирова и др. // Юг России: экология, развитие. – 2018. – Т. 13. – № 1. – С. 73-87. – 1,68 / 0,5 п.л.

Статьи, опубликованные в изданиях, входящих в базу данных Scopus

12. Астамирова, М.А.-М. Анализ эндемизма верхнеальпийской скально-осыпной флоры центрального и восточного Кавказ / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, Р.С. Магомадова // Устойчивое развитие горных территорий. – 2019. – Т. 11. – № 2 (40). – С. 125-133. – 1,04 / 0,8 п.л.
13. Тайсумов, М.А. Ксерофильные эндемы флоры Российского Кавказа и их родственные связи / М.А. Тайсумов, Р.С. Магомадова, М.А.-М. Астамирова, М.У. Умаров // Устойчивое развитие горных территорий. – 2020. – Т.12. – № 4

(45). – С.532-541. – 1,16 / 0,3 п.л.
14. Астамирова, М.А-М. О генезисе высокогорной флоры Северного Кавказа / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, М.У. Умаров и др. // Ботанический журнал. – 2020. – Т. 105. – № 1. – С. 32-45. – 1,6 / 1,3 п.л.
15. Astamirova, M.A-M. Analysis of the plant cover of the Upper Alpine belt of the northern part of the Central and Eastern Caucasus / M. A-M. Astamirova, M. A. Taysumov, M. U. Umarov et al. // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – Paris, 2021. – Vol. 579. – P. 1-7. – 0,8 / 0,58 п.л.
16. Astamirova, M. A-M. Environmental analysis of Upper Alpine rock-and-talus flora of central and eastern parts of the Russia's Caucasus Region. / M. A-M. Astamirova, M. A. Taysumov, F. S. Omarkhadzieva and S. A, Israilova // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – Paris, 2020. – Vol. 579. – P. 1-6. – 0,69 / 0,4 п.л.
17. Taysumov, M. A. Analysis of the Flora of the Vedensky Biological Reserve / M. A. Taysumov, M. U. Umarov, M A.-M. Astamirova, Z. I. Shakhgirieva, A. M. Umaeva, E R Baybatyrova // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 666. – Paris, 2021. – P. 1-11. – 1,27 / 0,3 п.л.
18. Magomadova R. S. The Russian Caucasus Xerophyte Gene Protection. / R. S. Magomadova, M. A.-M. Astamirova, A. S. Abdurzakova, E. Sh. Dudagova, S. A. Israilova, Kh. R. Khanaeva, B. A. Khasueva // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 666. – Paris, 2021. – P. 1-6. – 0,69 / 0,1 п.л.
19. Taisumov, M. A. Analysis of Oreoxerophite Flora within Chechnia / M. A. Taisumov, M. U. Umarov, M. A.-M. Astamirova, A. S. Abdurzakova, R. S. Magomadova, E. R. Baybatyrova // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 666. – Paris, 2021. – P. 1-5. – 0,58 / 0,1 п.л.
20. Taisumov, M. A. Relicts of the forest cenoflora in the eastern Russian Caucasus / M. A. Taisumov, M. U. Umarov, E. R. Baybatyrova, M. A-M. Astamirova, A. S. Abdurzakova, R. S. Magomadova // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 817. – Paris, 2021. – P. 2-6. – 0,58 / 0,1 п.л.
21. Астамирова, М.А.-М. Brief analysis of the vegetation cover native to the Russian Caucasus / М.А.-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, Э.Р. Байбатырова, Р.С. Магомадова, А.С. Абдурзакова // Материалы IX международного симпозиума: Степи Северной Евразии. Международный степной форум русского географического общества. – Оренбург, 2021. – С. 902-903. – 0,23 / 0,11 п.л.

Статьи, опубликованные в других научных изданиях:

22. Астамирова, М.А-М. Анализ высотно-поясного распространения видов *Primula* L. Терского Кавказа и Дагестана / М.А-М. Астамирова // Вестник АН

ЧР. – Грозный, 2010. – Вып. №1. – С. 11-15. – 0,58 п.л.
23. Тайсумов, М.А. Редкие виды Цейлама и Цорей-лама и их охрана. / М.А. Тайсумов, М.А-М. Астамирова // Наука и высшая школа Чеченской Республики: перспективы развития межрегионального и международного научно-технического сотрудничества: материалы Межрегионального Пагуошского симпозиума (24-25 апреля). – Грозный, 2010. – С. 445-448. – 0,46 / 0,17 п.л.
24. Астамирова, М.А-М. Генезис верхнеальпийской скально-осыпной флоры Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова // Материалы I-й Международной научно-практической конференции «Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза» (7-10 августа). – Астрахань, 2011. – С.130-140. –1,16 п.л.
25. Тайсумов, М.А. Редкие эндемичные виды Скалистого хребта и их охрана / М.А. Тайсумов, М.А-М. Астамирова, А.С. Абдурзакова, С.А. Исраилова // Материалы II Международной научной конференции, посвященной 30-летию Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (20-25 июня). – Улан-Удэ, 2011. – С. 259-26. – 0,29 / 0,05 п.л.
26. Астамирова, М.А-М. Вопросы охраны и перспективы использования генофонда флоры Чеченской Республики / М.А-М. Астамирова, М.А.Тайсумов // Известия ЧГПИ № 1 (№5). – Грозный, 2011. – С.253-260. – 0,93 / 0,46 п.л.
27. Астамирова, М.А-М. Распределение видов рода Primula L. по флористическим районам Терского Кавказа и Дагестана / М.А-М. Астамирова // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2011, №1 (14). – С. 57-61. – 0,52 п.л.
28. Астамирова, М.А-М. Экологические адаптации высокогорных растений Центрального и Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова // XV-я международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России» (5-6 ноября). – Махачкала, 2013а. – С. 238-241. – 0,4 п.л.
29. Астамирова, М.А-М. Полезные виды растений альпийского пояса Центрального и Восточного Кавказа. / М.А-М. Астамирова // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2013. – Вып №1 (18). – С. 26-31. – 0,69 п.л.
30. Астамирова, М.А-М. Состояние исследований криофильной флоры Центрального и Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2014а. – Вып. №1(22). – С. 16-28. – 1,5 п.л.
31. Астамирова, М.А-М. Генезис флоры некоторых районов Центрального Кавказа. / М.А-М. Астамирова // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы III Всероссийской научно-практической конференции (13-14 июня). – Грозный, 2014. – С. 16-26. – 1,27 п.л.
32. Тайсумов, М.А. Флористические районы петрофитов восточной части скалистого хребта в пределах Чечни и Ингушетии / М.А. Тайсумов, М.А-М.

Астамирова, М.У. Умаров, Ф.С. Омархаджиева // Современные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии Северного Кавказа: материалы III Всероссийской научно-технической конференции. – Грозный, 2014. – С. 266-270. – 0,58 / 0,34 п.л.

33. Астамирова, М.А-М. Анатомические особенности некоторых высокогорных видов растений центральной и восточной части главного Кавказского хребта / М.А-М. Астамирова // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 50-летию биологического факультета ДГУ «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных» (13-14 октября 2014). – Махачкала, 2014. – С. 23-26. – 0,46 п.л.

34. Астамирова, М.А.-М. Охрана и рациональное использование некоторых высокогорных видов растений центральной и восточной части главного Кавказского хребта /М.А-М. Астамирова, А.Х. Абдулкахирова // XVI-я международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России» (13-15 ноября). – Магас, 2014. – С. 271-274. – 0,4 /0,34 п.л.

35. Астамирова, М.А.-М. Флорогенетические районы криофильных видов флоры центральной и восточной части Главного Кавказского хребта / М.А-М. Астамирова, М.У. Умаров // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2015. – №2 (27). – С. 102-110. – 0,9 / 0,8 п.л.

36. Астамирова, М.А.-М. Морфологические особенности криофильных растений центральной и восточной части главного Кавказского хребта / М.А.-М. Астамирова, М.У. Умаров, М.А. Тайсумов и др. // Вестник КрасГАУ. – Красноярск, 2015. – № 5. – С. 135-143. – 0,98 / 0,2 п.л.

37. Астамирова, М.А.-М. Анатомо-физиологические адаптации криофильных растений центральной и восточной части Главного Кавказского хребта / М.А.-М. Астамирова, М.У. Умаров, М.А. Тайсумов // Вестник КрасГАУ. – Красноярск, 2016. – № 11. – С. 114-122. – 1,04 / 0,69 п.л.

38. Тайсумов, М.А. Флора медоносных растений Чеченской Республики и календарь их цветения / М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, М.А.-М. Астамирова // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: материалы 212 XVIII Международной научной конференции (4-5 ноября). – Грозный, 2016. – Ч.2. – С. 43-56. – 1,6 / 0,5 п.л.

39. Астамирова, М.А-М. Некоторые вопросы из истории изучения криофильной флоры Центральной и Восточной части главного Кавказского хребта / М.А-М. Астамирова // Вестник АН ЧР.– Грозный, 2017а. – №2 (35). – С. 19-26. – 0,87 п.л.

40. Астамирова, М.А-М. Флора редких ранневесенних растений высокогорий Чечни и Ингушетии / М.А-М. Астамирова // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: материалы XIX Международной научной конференции с элементами научной школы молодых ученых. – Махачкала, 2017. – Ч.1. – С. 158-163. – 1,04 / 0,93 п.л.
41. Дудагова, Э.Ш. Высотно-поясное распределение белоцветковых гвоздик (Dianthus L.) Северного Кавказа / Э.Ш. Дудагова, М.А. Тайсумов, М.А-М. Астамирова // Вестник КрасГАУ. – Красноярск, 2018. – № 2. – С. 177-182. – 0,7 / 0,2 п.л.
42. Астамирова, М.А-М. Анализ реликтовости верхнеальпийской скально-осыпной флоры центрального и восточного Кавказа / М.А.-М. Астамирова // Ботаника в современном мире: труды XIV съезда русского ботанического общества и конференции (г. Махачкала,18-23 июня 2018) – Махачкала, 2018а. – Т.1. – С. 104-105. – 0,17 п.л.
43. Тайсумов, М.А. Редкие виды субнивального пояса Чечни и Ингушетии / М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, М.А-М. Астамирова // Ботаника в современном мире: Труды XIV съезда русского ботанического общества и конференции (г. Махачкала, 18-23 июня 2018). – Махачкала, 2018б. – Т.1. – С. 199-201. – 0,29 / 0,05 п.л.
44. Астамирова, М.А-М. К флоре альпийского и субальпийского пояса Чеченской республики / М.А-М. Астамирова // Известия Чеченского государственного педагогического университета. Серия 2. Естественные и технические науки. – 2018б. – № 1 (18). – С. 35-44. – 1,16 п.л.
45. Тайсумов, М.А. Условия и этапы флорогенеза ксерофильной флоры Российского Кавказа / М.А. Тайсумов, Р.С. Магомадова, М.У. Умаров, М.А-М. Астамирова и др. // Устойчивое развитие горных территорий. – 2018. – № 103 (Приложение 8). – С. 19-37. – 2,2 / 0,23 п.л.
46. Taysumov, M.A. On The History of Formation and Ways of Penetration of the Relict Dendroflora into Chechnya and Adjacent Territories / M.A. Taysumov, M.A.-M. Astamirova, A.M. Umaeva et al. // Advances in Engineering Research: International Conference on Smart Solutions for Agriculture (Agro-SMART 2018a). – Paris, 2018. – Vol. 151. – P. 958-962. – 0,58 / 0,05 п.л.
47. Taysumov, M.A. Forage Plants of Chechnya and Classification of Natural Forage Lands / M.A. Taysumov, M.A.-M. Astamirova, R.M. Umarov et al. // Advances in Engineering Research: International Conference on Smart Solutions for Agriculture (Agro-SMART 2018b). – Paris, 2018. – Vol. 151. – P. 952-957. – 0,69 / 0,05 п.л.

48. Dudagova, A.S. A Systematic Review of Albiflorous Carnations of North Caucasus / A.S. Dudagova, A.M. Umaeva, Z.I. Shakhgirieva, M.A-M. Astamirova // Advances in Engineering Research. Smart Solutions for Agriculture: International Conference on (Agro-SMART 2018). – Paris, 2018. – Vol. 151. – P. 923-931. – 1,04 / 0,05 п.л.
49. Astamirova, M.A.-M. Problems of the Protection of Flora in Chechen Republic / M.A.-M. Astamirova, A.S. Abdurzakova, R.S. Magomadova et al. // Advances in Engineering Research: International Conference on Smart Solutions for Agriculture (Agro-SMART 2018). – Paris, 2018. – Vol. 151 – P. 880-884. – 46 / 0,05 п.л.
50. Тайсумов, М.А. Дикорастущие пищевые растения во флоре Чечни и перспективы их практического использования / М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, М.А-М. Астамирова и др. // Вестник КрасГАУ. 2018. № 4. – С. 228-235. – 0,8 / 0,05 п.л.
51. Тайсумов, М.А. Анализ распределения видов флоры по высотным поясам восточной части Скалистого хребта между реками Терек и Аргун /М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, М.А-М. Астамирова, Л.В. Багмет, Э.Р. Байбатырова // Полевой журнал биолога. – Белгород, 2019. – Т.1. – № 3. – С. 110-122. – 1,39 / 0,5 п.л.
52. Астамирова, М.А.-М. Флора Андийского хребта и перевала Харами / М.А-М. Астамирова // Экология: вчера, сегодня, завтра: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (г. Грозный, 30 октября 2019). – Грозный, 2019. – С. 34-43. – 1,1 п.л.
53. Astamitova, M.A.-M. Geographical Analysis of Upper-Alpine Rock-Scree Flora of Central And Eastern Caucasus / M.A.-M. Astamirova // Engineering and Earth Sciences: Applied and Fundamental Research: Proceedings of the International Symposium dedicated to the 85th anniversary of H.I. Ibragimov. – Paris, 2019. – Vol. 1. – P. 549-552. – 0,46 п.л.
54. Astamitova, M.A.-M. Systematic Analysis Towards Highland Alpine Rocky-Scree Vegetation of Central and Eastern Caucasus / M.A.-M. Astamirova // Engineering and Earth Sciences: Applied and Fundamental Research: Proceedings of the International Symposium dedicated to the 85th anniversary of H.I. Ibragimov (ISEES 2019). – Paris, 2019. – Vol. 1. – P. 553-556. – 0,46 п.л.
55. Астамирова, М.А.-М. Таксономический анализ пищевых растений Чеченской Республики / М.А-М. Астамирова, Ф.С. Омархаджиева // Грозненский естественнонаучный бюллетень. – 2020. – Т. 5. – № 1 (19). – С. 36-43. – 0,93 / 0,87 п.л.
56. Тайсумов, М.А. История изучения флоры горных районов Чечни и смежных территорий Северного Кавказа / М.А. Тайсумов, М.У. Умаров, М.А-М.

Астамирова, А.С. Абдурзакова // Вестник Академии наук Чеченской Республики. – Грозный, 2020. – № 1 (48). – С. 112-120.
57. Astamirova, M. A-M. Brief Analysis of the Soil Cover of the Upper Alpine Belt of the Northern Part of the Central and Eastern Caucasus / M. A-M. Astamirova, A.S. Abdurzakova, R.S. Magomadova et al. // Abstracts of The Second Eurasian RISK-2020: Conference and Symposium RISK-2020 (12th–19th April 2020). – Tbilisi, 2020. – P. 21-22. – 0,23 / 0,1 п.л.
58. Astamirova, M.A-M. Climate, modern glaciation and river network of the northern part of the Central and eastern Caucasus / M. A-M. Astamirova, M.A. Taysumov, M.U. Umarov et al. // Abstracts of The Second Eurasian RISK-2020: Conference and Symposium RISK-2020 (12th–19th April 2020) / Editors: R.K. Brummitt, C.E. Powell. – Tbilisi, 2020. – P.92-93. – 0,23 / 0,1 п.л.
59. Астамирова, М.А.-М. Биоэкологический анализ высокогорной флоры центральной и восточной части Кавказского хребта // Известия ЧГПУ. – Грозный, 2020. – Т.9. – № 1 (22). – С.23-31. – 0,98 п.л.
60. Астамирова, М.А.-М. История изучения высокогорной флоры центральной и восточной частей Российского Кавказа / М.А-М. Астамирова, Ф.С. Омархаджиева // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2020. – №2 (49). – С. 96-103. – 0,93 / 0,8 п.л.
61. Астамирова, М.А.-М. К вопросу истории формирования флоры скалистого хребта и юрской депресии / М.А.-М. Астамирова, М. У. Умаров, М.А. Тайсумов, А.С. Абдурзакова, Э.Р. Байбатырова // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2020. – №3 (50).– С. 97-103. – 0,8 / 0,5 п.л.
62. Астамирова, М.А.-М. Физико-географическая характеристика верхнеальпийского пояса северной части Центрального и Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, М.У. Умаров // Современные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии Северного Кавказа. – М.: ИИЕТ РАН, 2020. – Т. X. – Ч. 2. – С. 234-240. – 0,69 / 0,52 п.л.
63. Астамирова, М.А.-М. Анализ растительного покрова субнивальной полосы в пределах Чеченской Республики / М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов, М.У. Умаров // Материалы XXII международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». (4-6 ноября) – Грозный, 2020. – С. 90-96. – 0,69 / 0,34 п.л.
64. Астамирова, М.А-М. Анализ растительного покрова скал и осыпей центрального Кавказа / М.А-М. Астамирова // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием: «Актуальные проблемы естественных наук» (15 октября). – Грозный, 2021. – С. 224-229. – 0,69 п.л.

65. Астамирова, М.А.-М. О состоянии редких видов петрофильной флоры высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа / М.А-М. Астамирова // Тезисы докладов III Всероссийской научной конференции: «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных», посвященной 90-летнему юбилею Дагестанского государственного университета и 90-летию со дня рождения профессора Юсуфова Абдулмалика Гасамутдиновича (20-22 октября) – Махачкала, 2021. – С. 31-33. – 0,29 п.л.
66. Астамирова, М.А.-М. История исследований флоры и растительности Северного Кавказа (конец XIX в. – начало XX в.) / М.А.-М. Астамирова // Вестник АН ЧР. – Грозный, 2021. – № 1 (52). – С. 86-95. – 1,1 п.л.
67. Астамирова, М.А-М. Жизненные формы растений высокогорных ландшафтов Центрального и Северо-Восточного Кавказа // М.А-М. Астамирова, М.А. Тайсумов // Тезисы докладов III Всероссийской научной конференции: «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных», посвященной 90-летнему юбилею Дагестанского государственного университета и 90-летию со дня рождения профессора Юсуфова Абдулмалика Гасамутдиновича (20-22 октября) – Махачкала, 2021. – С.33-35. – 0,29/0,16 п.л.
68. Тайсумов, М.А. Реликты во флоре ксерофитов Российского Кавказа / М.А. Тайсумов, М.А-М. Астамирова, Р.С. Магомадова, Э.Р. Байбатырова // Тезисы докладов III Всероссийской научной конференции: «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных», посвященной 90-летнему юбилею Дагестанского государственного университета и 90-летию со дня рождения профессора Юсуфова Абдулмалика Гасамутдиновича (20-22 октября) – Махачкала, 2021. – С. 69-72. – 0,4 / 0,05 п.л.
69. Тайсумов, М.А. Конспект весенней флоры Чечни. Справочник. // М.А. Тайсумов, М. У. Умаров, М.А-М. Астамирова, А.С. Абдурзакова, Э.Л. Тасуева // ИП Овчинников М.А.– Махачкала: Изд-во «Алеф», 2021. – 336 с. – 19,53 / 0,98 п.л.

Монографии:

70. Астамирова М.А-М. Род *PRIMULA L. (PRIMULACEAE VENT.)* во флоре Терского Кавказа и Дагестана. Научная монография. – Назрань, 2010. – 143 с. – 8,3 п.л.
71. Астамирова, М.А.-М. Конспект верхнеальпийской флоры центральной и восточной части главного Кавказского хребта / М.А.-М. Астамирова. – Грозный, 2014. – 124 с. – 7,2 п.л.
72. Тайсумов, М.А. Анализ утилитарной флоры Чечни / М.А. Тайсумов, А.С. Абдурзакова, М.А-М. Астамирова, М.У. Умаров. – Махачкала: Изд-во «Алеф», 2021. – 292 с. – 16,9 / 1,2 п.л.

Подписано в печать 24.06.2022
Формат 60х84 1/16 Усл. печ. л. 2,9
Бумага офисная Тираж 100 экз.

Издательство ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет»
Адрес издательства: 364037 ЧР, г. Грозный, ул. Киевская, 33