

А. С. ШХИЯН

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВОРСЯНКОВЫХ
(DIPSACACEAE JUSS.) КАВКАЗА

Кавказские роды семейства Ворсянковых (Dipsacaceae) [§] не-равноценны по своему развитию и степени дифференциации. Роды *Cephalaria* и *Scabiosa*, получившие на Кавказе широкое развитие, отличаются большим разнообразием. Остальные роды Dipsacaceae бедны на Кавказе по своему составу и лишены эндемичных форм, исключая род *Knautia*.

Попробуем проанализировать состав родов Dipsacaceae на Кавказе и филогенетические связи их видов.

Род *Dipsacus* L. насчитывает около 15 видов, распространенных в Средней Европе, странах Средиземноморья, в Южной и Восточной Азии. Род обнаруживает сильную морфологическую дифференциацию в Гималаях, где произрастает целый ряд характерных, морфологически резко изолированных эндемичных видов (*D. asper* Wall., *D. inertis* Wall., *D. leschenaultii* Coult., *D. walkeri* Arn.) с узкими ареалами, в отдельных горных массивах Гималайской цепи (Шиллонг, Сикким, Кумаон). Кроме того, своеобразные условия сухого абиссинского нагорья также способствуют формированию видов рода *Dipsacus* в северо-восточной Африке. Этот центр видообразования может рассматриваться как самостоятельный, где выработались особые роды и виды этого семейства (род *Simania*, виды рода *Cephalaria*).

На Кавказе род *Dipsacus* не получил развития и представлен здесь широко распространенными видами *D. laciniatus* L., *D. pilosus* L., *D. strigosus* (Willd.) ex Roem. et Schultes, приуроченными ко вторичным местообитаниям. *D. laciniatus* и *D. pilosus* характеризуются западно-евразийским ареалом, а *D. strigosus* относится к характерной группе армено-иранских видов (Тахтаджян, Федоров, 22), ареалы которых охватывают Восточную Анатолию, Ар-

[§]Список принятых нами для Кавказа таксонов сем. Dipsacaceae приводится в автореферате (Шхиян, 28).

мянский Курдистан, Кавказ и горный Туркестан (Копет-даг). Этот вид, морфологически близкий к *D. pilosus*, может рассматриваться в качестве юго-восточной географической расы европейского вида *D. pilosus*.

Одним из крупных и сложных родов в семействе *Dipsacaceae* является род *Cephalaria* Schrader. Он насчитывает более чем 60 видов, 16 из которых, составляющих подрод *Lobatoscarpus*^ж (Szabo, 49), обособлены в тропической и южной Африке (Конго, Ангола, Капская область, Трансвааль, Наталь и др.). Новейшие данные Нешпера (Nappet, 43) несколько меняют представление о положении подрода *Lobatoscarpus*, как об обособленной морфологически и географически группе. Автор указывает на наличие тесных связей между видами этого подрода с видами подрода *Fimbriatoscarpus*, распространенными в Средиземной Африке. Выявленная нечеткость признаков, служащих основанием для разграничения этих двух подродов, приводит Нешпера к решению объединить их под названием *Lobatoscarpus*.

Основная масса видов рода *Cephalaria*, составляющая подрод *Cephalaria* = *Denticarpus*, населяет горные регионы Древнего Средиземноморья (Пиренеи, Южная Европа, Северная Африка, Балканы, Кавказ, Анатолия, Иранское нагорье, Средняя Азия), а также степные пространства Европейской части СССР, при этом отдельные виды достигают и юга Иранского нагорья.

Балканы и, особенно, Передняя Азия являются центрами видообразования этого рода. Другим центром является Кавказ, где род представлен 19 видами, из которых больше половины составляют эндемики, свойственные в основном скальным местообитаниям средне- и верхнегорных поясов Большого Кавказа. Так, с автохтонным центром Большого Кавказа связаны *C. calcareea* Albov, *C. balkharica* E. Busch и *C. sosnowskyi* Kolak., которые представляют две самостоятельные линии развития. Ряд

Ряд *Brevipaleae* Schchian представлен одним древним видом *C. calcareea*, связанным с реликтовой областью Западного Кавказа.

Приуроченность реликтовых видов Западного Кавказа к известняковым хребтам Малеев (21) объясняет причинами флорогенетического порядка. Автор рассматривает эти виды в качестве реликтов особой колхидской высокогорной флоры, развитие которой было связано не с Главным Кавказским хребтом, а с параллельными ему известняковыми хребтами. Вид *C. calcareea* может быть отнесен к этой группе реликтов, формирование которого протекало в недрах колхидской флоры.

Ряд *Balkharicae* Schchian составлен близкородственными видами

^жЗдесь приводится классификация рода, предложенная Szabo (49).

(*C. sownowskyi*, *C. balkharica*) с локальными ареалами, ограниченными отдельными горными массивами Большого Кавказа (Татриносский хр., Скалистый хр.).

Значительно более обширный ряд *Tataricae* Bobr. представлен близкими замещающими видами, обнаруживает разносторонние связи с соседними областями Кавказа. Ряд включает, с одной стороны, широко распространенный по всему горному Кавказу эндемичный вид *C. gigantea*, тесно связанный с формациями высототравья, с другой — недостаточно четко дифференцированный кавказско-анатолийский *C. procera*. К этому же ряду относится морфологически близкий к *C. gigantea*, эндемичный для меловых обнажений Европейской части СССР (Нижний Дон) вид *C. litvinowii* Bobr. И, наконец, ряд *tataricae* пополнен нами близким к *C. procera* видом из Северной Сирии — *C. amala* Rech. (Rechinger fil., 47). Следует отметить, что ареалогически и экологически ряд *Tataricae* отличается от других рядов р. *Cephalaria*.

C. gigantea (Ledeb.) Bobr., обладающая наиболее широким ареалом в субальпских Кавказа, по своим морфологическим признакам представляется нам одним из наиболее древних видов в этом ряду (особое устройство покрывальца). Высототравье, характерным компонентом которого является *C. gigantea*, само по себе представляет древнее образование, относящееся к реликтовым формациям третичного периода (Федоров, 23). Довольно широкая морфологическая изменчивость этого вида может говорить о продолжавшемся у него процессе формирования, почему древний по происхождению вид *C. gigantea* не может считаться в полной мере консервативным реликтом.

Связанная с Окско-Донскими меловыми обнажениями *C. litvinowii* Bobr., близкая к *C. gigantea*, рассматривается также в качестве реликта древней флоры, остатки которой сохранились здесь с конца третичного периода (Литвинов, 17, 18, 20; Козо-Полянский, 12).

Древность кавказского вида *C. gigantea* и окско-донского *C. litvinowii* подтверждается кроме того древней разорванностью их ареалов, о чем писал еще Литвинов (20), который считал, что "...альпийцы среди степей центральных губерний... являются остатками сообществ еще более древней флоры, доледниковой, через эволюцию которой произошли нынешние степная и альпийская флоры..."

Наличие тесных связей между географически сильно разобщенным видом *C. litvinowii*, свойственным реликтовым стадиям лесостепной полосы Европейской части СССР, и кавказским — *C. gigantea* может служить еще одним подтверждением древности обособления этих видов.

Нерезко морфологически обособленная от *C. gigantea* и не имеющая самостоятельного ареала *C. procera*, по-видимому, является так-

ее древним реликтовым видом. Это отчасти подтверждается еще и тем, что пана-анатолийский коррелирующий вид *C. amana* Rech. (Rechinger, 47) произрастает на хр. Аманус в условиях типа колхидского рефугиума. Так Дэвис (Davis, 33) указывает на нахождение здесь остатков некогда широко распространенной колхидской флоры, а также на высокое содержание эндемиков в этой горной флоре. Надо полагать, что здесь шло автохтонное развитие и вычленение эндемиков из элементов колхидской флоры.

Другая группа эндемичных видов рода *Cephalaria* из секции *Cephalaria*, свойственная восточной части Большого Кавказа, тесно связана с ксерофитным центром Внутреннего Дагестана и Центрального Кавказа. Эти виды (*C. dagestanica* Bobr., *C. charadzeae* Schchian) принадлежат к самостоятельным циклам, представляющим как бы отдельные, возможно разновозрастные ветви развития.

Монотипный ряд *Charadzeanae* Schchian обладает узколокальным ареалом (Гимри, замкнутое ущелье Аварского Койсу), и в системе секции *Cephalaria* занимает обособленное положение. Свообразный в морфологическом отношении вид (форма цветочной головки, резко отличная от остальных видов *Cephalaria*, прутьевидные стебли), *C. charadzeae*, всем своим обликом, подчеркивающим ксероморфную структуру, не обнаруживает близких связей с остальными видами данной секции. Дифференциация данного вида, по-видимому, тесно связана с древним очагом ксерофитной растительности Внутреннего Дагестана.

Более широко распространенным из этой пары видов является вид *C. dagestanica* - тесно связанный с фриганоидными группировками, широко развитыми в среднегорном поясе Дагестана. Этот вид произрастает и в субальпах Дагестана. Весьма интересно совершенно изолированное местонахождение *C. dagestanica* в одном из горных ущелий Центрального Кавказа - Чегем-Балкария (Шхиян, 26), позднее обнаруженного в том же ущелье А.И. Галущко (3). И.Я. Акинфиев (1) придавал важное значение кавказскому автохтонному центру и считал, что "формация горно-степных кустарников одновременно развивалась на всем Кавказе с Дагестаном включительно, в одну из предыдущих геологических эпох и сохранилась на тех местах со времени своего образования, где мы теперь находим..." К этому мнению приходит и А.Л. Харадзе (24), на основании изучения элементов ксерофитных флор Скалистого хребта, которая подтверждает реликтовый характер горно-ксерофильной растительности, формирование которой, помимо Дагестана, захватывает передовые хребты Центрального Кавказа. На основании всего сказанного мы можем рас-

смаатривать вид *C.dagestanica*, имеющий дизъюнктивный ареал (Дагестан — Балкария), как реликт древней ксерофитной флоры Центрального Кавказа.

Секция *Sephalaria*, широко представленная рядом автохтонных серий на Большом Кавказе, получила некоторое развитие и на Малом Кавказе. Небольшую группу эндемичных высокогорных видов Малого Кавказа составляет пара видов *C.armeniaca* Bords. и *C.nachiczewanica* Bobr. Экологически связанные с формациями горных остепненных лугов, эти близкие взаимнозамещающие виды имеют локальные ареалы (Севанский бассейн и горная часть Нахичеванской АССР). Эта пара видов тяготеет к переднеазиатскому флористическому центру. Вид *C.sparisipilosa* Matthews (Matthews, 41), населяющий Восточно-анатолийское нагорье и вид *C.microcephala* Boiss., связанный с горно-степными группировками сухого Иранского нагорья, вместе с кавказскими видами *C.armeniaca* и *C.nachiczewanica* представляют отдельные звенья цепи родственно близких видов, составляющих самостоятельный моноклитный ряд *Microcephalae* Bobr.

Ирано-анатолийский ряд *Hirsutae* Bobr. из секции *Sephalaria* представлен двумя видами — *C.tchihatchewii* Boiss. и *C.kotschyi* Boiss. et Hohen. Эти виды, связанные в своем развитии с нагорно-ксерофильной и горно-степной растительностью Восточной Анатолии и Северного Ирана, на Кавказе, в пределах Южного Закавказья и Талыша, достигают северного предела своего распространения.

Остальные многолетние виды рода *Sephalaria*, населяющие Кавказ, относятся к секции *Leucoscephalae* Szabo, представленной на Кавказе двумя сериями — *Coriaceae* Bobr. и *Corniculatae* Bobr.

Особое место в системе кавказских видов рода *Sephalaria* занимает крымско-кавказский эндемик *C.coriacea* (Willd.) Steud. Этот вид, характерный для скалистых обнажений приморской зоны Крыма и Черкессии, произрастает также в среднем поясе гор Центрального Кавказа. Своеобразный в морфологическом отношении вид, не обнаруживающий какую-либо близость к кавказским видам *Sephalaria* является одним из звеньев той цепи близких видов, дизъюнктивные ареалы которых занимают небольшие изолированные территории в пределах бассейна Черного моря, начиная от Крыма, кончая Анатолией. Эти виды составляют слитный естественный ряд *Coriaceae*. Сюда относится вид *C.demetrii* Bobr., произрастающий в Крыму, нерезко обособленный от *C.coriacea*, обнаруживающий более отдаленные связи с паннонским видом *C.laevigata* (Waldst. et Kit.) Schrader, согласно Боброву (2), составляющим вместе с *C.demetrii* ряд *Laevigatae* Bobr.

Ряд *Coriaceae*, кроме того, содержит близкие анатолийские виды. В горах Пафлагонии (г.Ак-даг) обособлен вид *C.raphlagonica* Bobr. По отношению к крымско-кавказскому виду *C.coriacea*, дан-

ный вид представляется оросифитизированной расой. Значительно более резко очерченным морфологически, более ксерофитизированным является восточно-анатолийский вид *C. anatolica Schchian* (Шхиян, 27), обособленный в условиях сухих замкнутых ущелий бассейна р. Олту-чай. Рассмотренные здесь близкие виды естественно укладываются в границы филогенетического ряда *Coriaceae*. Можно утверждать, что этот ряд представляет особое направление в эволюции рода *Cephalaria*. Составленный географически замещающими видами с узколокальными ареалами, этот ряд связан, по-видимому, в своем развитии с циркумэвкоинской флористической провинцией (Малеев, 21; Meusel, Jäger, Weinert, 43; Харадзе, Тагнидзе, 25).

Следующий ряд из секции *Leucoserphalae* - *Corniculatae* составлен видами *C. uralensis* (Murray) Rosmer et Schultes, *C. media* Litv., *C. velutina* Bobr. Наиболее широко распространенным в пределах Кавказа оказывается эндемичный вид *C. media*, характерный для сухих ксерофитных формаций Центрального и Восточного Закавказья. Этот вид иррадирует глубоко на юг (Южная Армения) и на север (Дагестан). Родственные связи простираются к степному уральскому виду *C. uralensis*. Последний на Кавказе представляет редкое явление, известен из Ставрополя и низменного Дагестана.

Знабо (49) указывает на общность происхождения видов секции *Leucoserphalae*. Однако, на наш взгляд, ряд *Coriaceae* из этой секции имеет отдаленные связи с рядом *Corniculatae*. Скорее можно предположить, что кавказские виды ряда *Corniculatae* являются близкородственными частично замещающими видами. Вид *C. uralensis* можно рассматривать в качестве исходного для вида *C. media*, дифференцированного в условиях сухих ксерофитных формаций Закавказья. В пределах известнякового Дагестана выработался узко эндемичный вид *C. velutina*, обнаруживающий тесные связи с центрально-закавказским - *C. media*. Ограниченный ареал данного вида охватывает известняки Центрального Дагестана и примыкающую к нему окраину северо-восточного Азербайджана.

Восточно-средиземноморская секция *Echinoserphalae* Lange, обнимающая однолетние виды рода *Cephalaria*, на Кавказе представлена четырьмя видами, составляющими три ряда. Ряд *Transsylvanicae* представлен широко распространенным по Кавказу степным ланово-понтическим видом *C. transsylvanica* сюда же относится центрально-закавказский эндем *C. microdonta* с характерным для этой группы ареалом, приуроченным к южному склону Большого Кавказа, к востоку от Сурамского перевала (Гроссгейм, 6). Этот вид, свойственный в основном фриганоидным и степным группировкам среднего пояса гор Центрального Закавказья, иррадирует и в Предкавказье. Ряд *Phalacrogastria* на Кавказе представлен одним видом восточно-

анатолийского корня - *C. aristata*. Широко распространенный в пределах Северо-восточной и Центральной Анатолии этот вид, в основном, связанный с нарушенными местообитаниями, на Кавказе спорадически встречается как сорное в посевах в Юго-западном и Южном Закавказье. Наконец, последний вид из цикла однолетников Кавказа - это восточно-средиземноморский вид *C. syriaca* (L.) Schradet, представленный на Кавказе двумя подвидами *subsp. transcaucasica* Bobr. и *subsp. turanica* Bobr., произрастающими исключительно в посевах, как сорное. Географические границы распространения этих подвидов нечеткие. Так, ареал подвида *turanica* на Кавказе занимает Южное Закавказье, однако в пределах Южного Закавказья наблюдаются образцы, сильно склоняющиеся к *subsp. transcaucasica*. Вид *C. syriaca* близок к переднеазиатскому виду *C. setosa* Boiss. et Hohen.

На основании кратко изложенного здесь филогенетического анализа состава видов рода *Sephalaria* на Кавказе можно заключить следующее.

В развитии рода *Sephalaria* на Кавказе большую роль сыграл Большой Кавказ - центр аутохтонной флоры. В пределах Большого Кавказа различаются два центра формирования эндемичных видов рода *Sephalaria* - Западный и Восточный Кавказ, где он представлен аутохтонными видовыми сериями.

Кавказские виды рода *Sephalaria* (*C. calcareea*, *C. balkharica*, *C. sosnowskyi*, *C. dagestanica*, *C. charadzeae*) морфологически обособлены и не обнаруживают родственных связей с видами, населяющими другие области. Наиболее древними являются виды, по-видимому, связанные со скально-лесным комплексом Западного Кавказа (*C. calcareea*). Развившаяся в верхнем горном поясе Западного и Центрального Кавказа группа эндемичных видов (*C. sosnowskyi*, *C. balkharica*, *C. gigantea*) могла обособиться от какой-то предковой формы *C. gigantea*. Четкая морфологическая обособленность, характерная для видов данной группы, при наличии здесь широко представленного вида *C. gigantea* говорит о глубокой древности их дивергенции.

Формирование вида *C. dagestanica* связано с древним ксерофитным центром Центрального Кавказа.

Высокогорные виды Малого Кавказа - *C. armeniasa* и *C. natchevanica* генетически связаны с горными видами аридных переднеазиатских нагорий. Дифференциация и изоляция этих замещающих видов шла под влиянием переднеазиатского флористического центра.

Секция *Leucoserphalae* содержит ряд эндемичных видов, выработавшихся в ксерофильных условиях Восточного Закавказья и Дагестана (*C. media*, *C. velutina*). Наличие на Кавказе вида *C. coriacea*, связанного в своем развитии с циркумэвксинской флористи-

ческой провинцией, указывает на древность формирования этого вида. Современное распространение близкородственных видов ряда *Cotyleae* с локальными дизъюнктивными ареалами, занимающими отдельные участки бассейна Черного моря (Крым, Западный Кавказ, Анатолия), может свидетельствовать о древности этих элементов.

Развитие цикла однолетних видов связано с армено-иранской флористической провинцией (Тахтаджян, 22). Виды этой группы, населяющие Кавказ, обнаруживают тесное родство с отдельными видами из различных областей этой обширной провинции.

Западно-средиземноморско-переднеазиатский род *Pteroccephalus* Adams. поражает исследователя многообразием своих обособленных форм. Род насчитывает немногим более двадцати видов, подавляющее большинство которых является узко локальными эндемиками отдельных регионов Средиземноморья. Род этот, сохраняя, в основном, однородную структуру цветка, проявляет сильную морфологическую дифференциацию вегетативной сферы, что выражается в характере роста, ветвления, опушения, в форме и характере расчлененности листьев и т.д. Характерным для рода *Pteroccephalus* является наличие нескольких небольших, обособленных по своему происхождению очагов развития. В Западном Средиземноморье (Лузитания, Пиренеи, Канарские острова, Марокко) род насчитывает ряд изолированных, морфологически таких оригинальных форм, как марокканский вид *P. depressus* Coss. et Bal., особенно выделяющийся своим обликом, или же лузитанский — *P. diandrus* Lag. и т.п.

Основной очаг формирования рода находится в Передней Азии, где в условиях аридных нагорных пространств, дифференцировалось большинство многолетних видов рода *Pteroccephalus*. Эта группа распадается на ряд циклов, объединяющих близкие, узко локальные виды, обособленные в горных поднятиях Ирана, Анатолии и в пустынных плато Аравии и Сирии. Достаточно назвать из этого цикла сравнительно недавно описанные виды — *P. gedrosiacus* (Rechinger, 46) и *P. latus* (Ferguson, 37) один из родства с группой *P. strictus* Boiss. et Hohen., *P. persicus* Boiss., другой — близкий к горно-курдистанскому *P. pyrethrifolius* Boiss. et Hohen.

На Кавказе в этом полиморфном роде не выработались эндемичные формы, и он представлен всего одним однолетним видом *P. plumosus* (L.) Coulter²², обладающим широким ареалом, характерным для вос-

²²Фerguson во Флоре Европы (Ferguson, 38) для этого вида предпочел название *P. parvosus* (L.) Coulter. Однако Meikle (42), основываясь на веских данных Бартта (Burt, 32), указал на неправомерность последней комбинации.

точно-средиземноморских видов (Греция, Крит, Крым, Кавказ, Передняя и Средняя Азия). В пределах Кавказа *P. parvius* связан с ксерофильными кустарниковыми формациями и с формациями полупустынь. Этот вид обнаруживает сходство с восточно-средиземноморским видом *P. brevis* Coulter, населяющим острова Эгей, Кипр, Сирию и Палестину.

Роды *Succisa* и *Succisella* насчитывают в своем составе небольшое число видов (Baksay, 29, 30).

Европейский род *Succisa* Haller обладает сравнительно более обширным ареалом и представлен кроме широко распространенного бореального вида — *S. pratensis* Moench. еще двумя эндемичными видами, один — *S. pinnatifida* Lange для Португалии (Лузитания), другой — *S. trichotocephala* Baksay для западной экваториальной Африки.

Средиземноморско-среднеевропейский род *Succisella* G. Beck, кроме широко распространенного западно-бореального вида *S. inflexa* (Kluk.) G. Beck, насчитывает два обособленных вида в Пиренеях с весьма ограниченными ареалами, один эндемичный для Португалии — *S. carvalcana* (Mariz) Baksay, второй изолирован в Центральной Испании — *S. microcephala* (Willk.) G. Beck и, наконец, третий вид — *S. petteri* (Kerner et Murb.) G. Beck. Является эндемичным для Далматинского побережья Адриатики.

Эта пара родов, тесно связанная морфологически, обнаруживает и общее анатомическое строение (Baksay, 29, 30).

Наличие узко локальных видов родов *Succisa* и *Succisella* во флоре изолированного Пиренейского полуострова, известной высоким содержанием палеоэндемичных форм, может свидетельствовать о древности этих родов. Обособленный в горных условиях Камеруна, ореофитизированный вид *Succisa trichotocephala* Baksay, имеющий родственные связи с западно-средиземноморскими видами, может рассматриваться как реликтовый, что также свидетельствует о древности образования одного из этой пары близких родов.

Виды *Succisa pratensis* и *Succisella inflexa* в пределах Кавказа распространены в Западном Предкавказье и Западном Закавказье, будучи приурочены к болотистым местообитаниям нижнего и среднего лесного пояса. Можно отметить, что оба вида мало характерны для флоры Кавказа.

Одним из наиболее крупных родов семейства *Dipsacaceae* является род *Scabiosa*, насчитывающий около 100 видов, населяющих преимущественно горные страны, окружающие Средиземноморье. Отдельные виды достигают северо-запада Атлантической Европы. Кроме того, имеются изолированные регионы на востоке — в Японии, на юге в го-

рах Абиссинии и на Африканском материке — в Капской области. Небезынтересно указать, что в составе южно-африканских видов рода *Scabiosa* (sect. *Scabiosa*) выделяется группа видов, близкая к средиземноморским видам рода (Burt, 32).

Этот род, отличающийся на Кавказе разнообразием форм и богатством эндемиков, представлен здесь 25 видами, половина из которых автохтонного происхождения.

Секция *Trochoserphalus* Mert. et Koch (Syn: секция *Asteroserphalus* Coulter) содержит ряд кавказских видов (*S. olgae* Albov, *S. gumbetica* Boiss., *S. caucasica* Bieb.), сильно разобщенных морфологически и генетически. Родственные связи этих скабиоз носят различный характер, выделение их в самостоятельные видовые ряды вполне оправдано. На западе в известняковой области Западного Кавказа выработался особый северо-колхидский эндем *S. olgae*, связанный со скальными известняковыми местобитаниями. Резко обособленный морфологически и географически, этот вид в системе кавказских скабиоз занимает обособленное положение, обнаруживая родственные связи со значительно более отдаленными географически видами, имеющими также фрагментарные ареалы. Эндемичный для небольшой территории в пределах Западного Кавказа (Причерноморье) вид *S. olgae* обнаруживает наибольшую близость к виду *S. cretica* L., населяющему острова Эгей[§], Сицилию, Крит, Балеары. Кроме того, *S. olgae* по характеру опушения и строения цветочных головок обнаруживает также сходство с горным видом Южных Альп (Южный Тироль, Аппенины) *S. graminifolia* L.

На востоке Кавказа, в своеобразных ксерофильных условиях известняковой области Внутреннего Дагестана, дифференцировался особый вид — *S. gumbetica*, представляющий самостоятельную серию *Gumbeticae*. По наличию безлистных стеблей, по характеру опуше-

[§] Скабиозовая флора Эгейских островов не раз привлекала внимание исследователей. Дэвис (Davis, 33), изучив группу видов, близких к *S. cretica*, объединил их в один политипический вид — *S. cretica* L., представив их в ранге подвигов, в их числе и вполне самостоятельный вид *S. variifolia* Boiss. Грейтер (Greuter, 39), подвергнув ревизии средиземноморские скабиозы из критской группы, критически пересмотрел классификацию Дэвиса. Более высоко оценивая значение центра развития этой группы скабиоз на Эгейских островах, Грейтер иначе трактует таксономическое значение форм, близких к *S. cretica*, рассматривая их в ряде случаев как самостоятельные виды.

ния и по форме листьев данный вид наиболее сходен с видом *S. hy-mettia* Boiss. et Spruner, населяющим южную оконечность Балканского полуострова (Пелопоннес, Афины). Но более отдаленное сходство он проявляет с *S. caucasica*. Эта пара видов (*S. gumbetica*, *S. caucasica*), принадлежащих к различным видовым рядам, может представлять независимые друг от друга линии развития рода, дифференцированные в различное время.

Широко распространенный по всему горному Кавказу анатолийско-кавказский вид *S. caucasica* явно тяготеет к двум близким в морфологическом и генетическом отношении видам — один вид, свойственный горным лугам Центральной Азии — *S. alpestris* Kar. et Kir. (Тянь-Шань), другой, *S. soongorica* Schrenk. — поясу разнотравно-злаковых степей (Джунгарский Алатау, Памиро-Алай). Эта пара видов замещает друг друга в пределах западной и восточной частей данной области.

Секция *Trochoserphalus*, а именно многолетние ее виды, получили развитие и в нагорных пространствах Анатолии, где распространены близкие виды — *S. balianii* Diratz. (Beguinet e Diratzouyan, 31), *S. sulphurea* Boiss. et Huet. Связи кавказских многолетних видов с анатолийскими обнаруживаются при сравнении *S. caucasica* с этой парой видов.

Среди многолетних видов секции, произрастающих на Кавказе, особое место занимает вид *S. isetensis* L., составляющий вместе с южно-алатайским видом *S. austro-altaica* Bobr. особый видовой ряд *Isetensis* Bobr. Этот вид, широко распространенный на степных равнинах Приуралья и юго-западной Сибири, на Кавказе весьма редок, не обнаруживая связей с флорой Кавказа.

Группа однолетних видов секции *Trochoserphalus* более однородна по своему происхождению. Представленные на Кавказе однолетние виды рода *Scabiosa* дифференцировались, в основном, в аридных условиях нагорных пространств Передней Азии (Тахтаджян, Федоров, 22). В пределах Передней Азии сосредоточено все видовое разнообразие этого цикла видов. Из данной группы на Кавказе сравнительно более широко распространенными являются виды *S. micrantha* Desf. и *S. rotata* Bieb., обладающие более обширным ареалом, столь характерным для групп восточно-средиземноморского происхождения (Балканы, Крым, Кавказ — Закавказье и Дагестан, Анатолия, Иран, Средняя Азия). Остальные однолетние виды в пределах Кавказа приурочены к районам Южного и Юго-восточного Закавказья, охваченных влиянием переднеазиатской флористической области.

Наиболее широко распространенным в пределах Передней Азии оказывается полупустынный и пустынный вид *S. olivieri* Coulter. Ареал этого вида занимает вне Кавказа обширную территорию пустынь

Ирана, Афганистана, с охватом на западе Месопотамской низменности, а на крайнем востоке — Джунгарии. В морфологическом отношении один из наиболее характерных видов серии однолетников Кавказа, занимающий обособленное положение, составляет вместе с южно-иранским близким видом *S. flavida* Boiss. особый ряд *Olivierianae* Schchian.

Ряд *Rotatae*, ясно выделяющийся характерными морфологическими чертами, представлен на Кавказе тремя видами: *S. rotata*, *S. persica*, *S. setulosa*. Последний вид, близкий к *S. persica*, можно рассматривать как мелкий, но самостоятельный на Кавказе, связанный географически, в основном, с ареалом *S. persica*. Только в Талыше произрастает один вид *S. persica*. Ряд *Rotatae* в аридных условиях нагорий Передней Азии подвергся сильной дифференциации. К данной группе относится комплекс форм, группирующихся вокруг полиморфного вида *S. palaestina* L., Папак (Patzak, 46), основываясь на новых сборах из Ирака, пытается расчленить этот полиморфный цикл на ряд самостоятельных видов, при этом автор устанавливает особый вид *S. leucactis*, близкий к *S. rotata* и *S. palaestina*. Таксономическое значение этих видов может быть уточнено при условии критического изучения всего цикла в целом.

Как можно заключить, однолетние виды Кавказа секции *Trochocephalus*, по существу относящиеся к переднеазиатскому центру развития рода, генетически сильно разобщены с многолетними видами этой же секции, составляющими отдельную ветвь развития этого рода на Кавказе. Однолетники, в отличие от многолетних ее видов, представляют особую ветвь развития, связанную с полупустынями, степями, фриганой и т.п., приуроченными к нижним горным регионам.

Тесно примыкающий к этой группе, переннирующий вид *S. argentea* по своему генезису связан также с переднеазиатским флористическим центром. Судя по ареалу этого вида и вида *S. ucranica* L., составляющего вместе с ним один ряд *Ucranicae* Schchian, южно-закавказско-переднеазиатский вид *S. argentea* может считаться викарным по отношению к понтическому виду *S. ucranica*^ж.

Состав и географическое распределение на Кавказе видов наиболее обширной секции *Scabiosa* (Syn: секция *Sclerostemma* Mert. et Koch) показывают, что Кавказ для этой секции явился одним из очагов ее развития. Основная масса видов ее, произрастающих на Кавказе, формировалась здесь. Секция *Scabiosa* содержит группу локальных видов, занимающих обособленное положение, являющихся викарными эндемиками по отношению к пространственно сильно удаленным, но родственно близким видам. Наряду с этими видами, сек-

^жЭтот вид Ясевич (Jasiewicz, 40) незаслуженно рассматривает в качестве синонима *S. argentea*.

ция *Scabiosa* содержит виды, имеющие тесные связи с кавказскими же видами. Кавказские виды секции *Scabiosa* могут быть расчленены на три ряда. Резко дифференцированный колхидский вид *S. colchica* Stev., стоящий особняком в системе кавказских скабиоз, составляет особый ряд *Colchicae* Schchian. Вид *S. colchica* Stev. эндемичен для небольшой, но вполне самостоятельной во флористическом отношении известняковой области, лежащей в пределах бассейна реки Рioni. Резкие отличительные признаки вида, не повторяющиеся у других кавказских видов рода *Scabiosa*, а также узлокальный ареал и, кроме того, наличие родственных связей с географически сильно отдаленным видом *S. leucorhyncha* Boiss (Динарские альпы) могут свидетельствовать о древнем происхождении вида *S. colchica*, сохранившегося обособленно.

Основная масса кавказских видов секции *Scabiosa* группируется вокруг двух широко распространенных в лесостепной области Евразии видов — субсредиземноморско-понтического *S. ochroleuca* L. и ксеротермически-субсредиземноморского — *S. columbaria* L. (Meusel, 44). Ареалы этих двух видов на Кавказе носят различный характер. Вид *S. ochroleuca*, приуроченный к степным, лесопустынным ценозам, занимает предгорья Северного склона Большого Кавказа (западная и центральная части). Вид *S. columbaria*, представляя значительно более ксерофильную форму, свойственную формациям аридного редколесья, нагорно-ксерофильным группировкам, широко распространен по Закавказью (исключая западную часть и Талыш), достигая крайнего северо-востока Дагестана. За пределами Кавказа этот вид широко распространен в европейской части СССР, на Балканах, в Малой Азии, в Средней и Южной Европе.

Группа видов секции *Scabiosa*, характеризующаяся наличием желтых цветков, составляет ряд *Ochroleuca* Schchian, группа с пурпурово- или розово-сиреневыми цветками составляет ряд *Columbariae* Schchian.

Виды ряда *Ochroleuca*, в основном, формировались в реликтовой области Западного Кавказа и Закавказья. Виды *S. sosnowskyi* Sulak., *S. imeretica* (Somm. et Levier) Sulak., *S. correvoniana* Somm. et Levier являются узлокальными, эндемичными видами небольших участков известняковой области Западного Закавказья. Эти замещающие в границах колхидской области географические расы представляют как бы особую линию развития рода. Вид *S. imeretica* обнаруживает связи с южно-балкано-анатолийским видом горным *S. webbiana* Don.² Виды, составляющие ряд *Ochroleuca*, в ряде слу-

²Таксономическое значение этого бесспорно самостоятельного вида до последнего времени рассматривается различно (Matthews, 41; Jasiewicz, 40).



чаев недостаточно четко морфологически ограничены и географически недостаточно обособлены. Так, вид *S. согтеvoniana*, связанный с Колхидской областью, морфологически близкий к анатолийско-кавказскому виду *S. bipinnata* C. Koch, в местах налегания ареалов образует переходные формы. Однако самостоятельность этой пары видов бесспорна, на что указывают их географическая, а также морфологическая дифференциация, особенно ясно выступающая в основной части их ареалов (*S. согтеvoniana* - Абхазия, Сванетия; *S. bipinnata* - Малый Кавказ). Близкие виды *S. ochroleuca* и *S. georgica*, четко ограниченные географически, а также и морфологически, различны по своему генезису. Вид *S. georgica* кавказского происхождения, относится к характерной группе центрально-закавказских (иберийских) эндемиков (Гроссгейм, 6). Широко распространенный в лесном поясе всего Закавказья вид *S. georgica* на западной окраине своего ареала (Рача) налегает на ареал лугово-лесного вида *S. bipinnata*, где образуются переходные формы между этими видами.

Рассмотренные здесь взаимоотношения видов ряда *Ochroleucae*, характеризующиеся недостаточно четкой разграниченностью (морфологической и географической), подтверждают отмеченное нами наличие близких связей между кавказскими видами этого ряда и свидетельствуют о возможной более поздней дифференциации некоторых из них (*S. georgica*, *S. bipinnata*).

Ряд *Columbariae*, объединяющий виды с пурпуровыми, розовыми или бледно-фиолетовыми цветками, содержит виды, значительно более резко дифференцированные и географически изолированные. К нему относится вид *S. owerinii* Boiss., произрастающий в субальпийском поясе сланцевого Дагестана и граничащих с юга Карталинского и Кахетинского хребтов. Этот характерный в морфологическом отношении вид в системе кавказских скабиоз занимает достаточно обособленное положение, не обнаруживая ближайших связей с ними. Таким же эволюционно обособленным является вид *S. adzharica* Schchian, связанный со своеобразной во флористическом отношении альпийской областью западной части Малого Кавказа. По окраске венчика, по величине цветочных головок вид *S. adzharica* несколько напоминает балкано-анатолийско-колхидский вид *S. velenovskiana* Bobr., произрастающий в ореднем поясе гор Аджарии и Месхетии. Ряд существенных особенностей, свойственных *S. adzharica*, четко отличают этот вид от *S. velenovskiana*², родственные отношения с которым наиболее отдаленные. Ближе всего стоит к европейско-средиземно-

² Ясевич (Jasiewicz, 40) необоснованно отождествляет этот последний вид с *S. columbaria* L.

морскому горному виду *S. lucida* Vill. Близость *S. adzharica* к этому виду может указывать на общность их происхождения.

Ряд *Columbariae*, кроме того, содержит вид *S. amoena* Jacq. f., относящийся к группе колхидо-гирканских эндемов, установленной еще А.А. Гроссгеймом (6). Эти виды населяют побережье и нижний пояс гор Аджарии и после перерыва — Ленкоранскую низменность (побережье Каспийского моря). "...Такое распространение имеет интересная группа колхидо-гирканских видов, связующих два центра реликтовой флоры — Колхиды и Гирканики..." (Малеев, 20).

Таким образом, произрастающие на Кавказе виды рода *Scabiosa* имеют неодинаковое происхождение. Наиболее богатая видами явилась секция *Scabiosa*. Основная масса видов этой секции сформировалась на Кавказе — область Западного Закавказья сыграла важную роль в развитии секции *Scabiosa* (*S. sosnowskyi*, *S. scottevopiana*, *S. imeretica*, *S. colchica*). На различных участках горной системы Большого Кавказа обособились отдельные виды и группы самостоятельных эндемичных видов. В формировании рода *Scabiosa* на Кавказе процесс географической изоляции и создания викарирующих видов играл первенствующую роль. Анализ систематических и географических связей кавказских видов рода *Scabiosa* показывает, что основные области развития рода *Scabiosa* находятся в пределах Кавказа, Передней Азии и Балкан. Передняя Азия явилась одной из важнейших областей развития рода, где сосредоточено все типовое разнообразие, слагающее род. Здесь представлены все три секции рода и именно здесь, на нагорных пространствах, получили широкое развитие цикл однолетников рода *Scabiosa*, имеющий, в отличие от многолетних видов, свою самостоятельную линию развития.

Одной из особенностей многолетних видов секции *Trochoserphalus* является характер их географического распределения. Область обитания видов этой группы оказалась расчлененной между горными системами Балкан, Кавказа, Передней и Центральной Азии. Эндемичные кавказские виды этой группы обнаруживают тесные связи с пространственно сильно удаленными скабiosaми, населяющими эти страны. Ряд близких в морфологическом отношении видов, характеризующихся обособленными ареалами в пределах Восточного Средиземноморья, корреспондирует с кавказскими видами секции *Trochoserphalus* (*S. olgae* — *S. cretica*; *S. gumbetica* — *S. humettia*; *S. caucasica* — *S. alpestris*; *S. soongorica* — *S. baliani*). Наличие такого тесного родства между географически сильно разобщенными видами говорит о давности образования этих связей и свидетельствует об общности происхождения некоторых кавказских групп рода *Scabiosa* с одной стороны — с балканскими, с другой — с центральноазиатскими, корни которых мы должны искать в области Древнего Средиземноморья.

Состав рода *Knautia* на Кавказе малочислен. Этот европейско-средиземноморский род, насчитывающий около 50 видов, наиболее широкое развитие получил на Балканах. Основная масса видов рода сосредоточена именно на Балканах, где представлены все три секции рода *Knautia* (*Trichera* (Schrad.) DC., *Tricheroideis* DC., *Knautia*). Секция *Knautia*, наиболее богатая видами, сильно расчленена в морфологическом отношении, в то время как в отношении структуры хромосом представляет весьма однородную группу (Ehrendorfer, 35). Морфологическое расчленение внутри секции *Trichera* сопровождается умеренной хромосомной структурной дифференциацией. Однолетние виды секций *Tricheroideis* и *Knautia*, менее различающиеся в морфолого-экологическом отношении, обнаруживают глубокие структурные перестройки хромосом и редукцию их числа.

Одну из основных групп секции *Trichera* составляет анатолийско-кавказский вид *Knautia montana* (Bieb.) DC.

Вид *K. montana*, населяющий верхние регионы Кавказа, особенно высокогорья Западного Кавказа, приуроченный и к Малому Кавказу, проникает также и в смежные горные районы Восточной Анатолии, орографически связанные с горной системой Малого Кавказа (Понтийский и Арабийский хребты). Данный вид составляет пару родственно близких видов с *K. tatarica* (L.) Litw., связанным в своем распространении с областью широколиственных лесов Приуралья. Морфологически эти оба вида настолько сходны, что Коржинский (13), посвятивший специальное исследование изучению реликтов древней растительности на Урале, среди указанных им эндемичных видов Приуралья приводит уральское растение под названием *K. montana*, которое он рассматривает как остатки древней доледниковой растительности этой страны. Д.И. Литвинов (19), установив принадлежность уральского растения к особому виду *K. tatarica* (L.) Litw., отмечает, что ареал *K. tatarica* совпадает... "с наиболее древними частями суши Заволжья, не подвергшимися ни оледенению, ни последующим затем трансгрессиям морей"... Исследования ряда авторов (Крашенинников, 14, 15, 16; Ильин, 10; Клеопов, 11; Горчаковский, 4, 5) подтверждают древность связей эндемов широколиственных лесов Приуралья с видами горных лесов Кавказа, ведущих начало с плиоцена. Г.Э. Гроссет (7-9), вопреки принятой большинством авторов гипотезы, считает, что реликты широколиственных лесов Южного Урала являются реликтами влажной и теплой послеледниковой эпохи. Таким образом мы видим, что в отношении датирования возраста рассмотренных реликтов нет единодушного мнения.

Наши исследования приводят к следующему заключению. Несомненно, вид *K. montana* представляет более древнюю форму, и существующая дизъюнкция напоминает дизъюнкцию типа *Cephalaria gigantea*.

tea - *Cephalaria litvinowii*. Отдаленная дизъюнкция (Урал - Кавказ), сопровождающаяся определенной морфологической дифференциацией, дает нам основание рассматривать *K. montana* и *K. tatarica* как самостоятельные, хотя и близкие виды.

Основываясь на отсутствии обособленного ареала и выдержанных морфологических отличий, мы находим более целесообразным вид *K. involucrata* Somm. et Levier рассматривать в ранге подвида - *K. montana* subsp. *involucrata* (Somm. et Levier) Schchian (Stat. nov.). Ареал этого подвида, приуроченного к луговым формациям горной Колхиды, оказывается налегающим на ареал *K. montana* subsp. *montana* в его западной части. Данный подвид обнаруживает сходство с горно-балканским видом *K. dinarica* (Murb.) Borb., населяющим Динарские альпы, Албанию. Эрендорфер (Ehrendorfer, 35), идентифицируя вид *K. involucrata* с *K. heterotricha* C. Koch (= *K. montana*) отмечает более тесную его близость к анатолийскому горному виду, населяющему Понтийские горные цепи - *K. flaviflora* Borbas. Ряд признаков действительно сближает подвид subsp. *involucrata* с последним видом[§]. Таким образом, связи этой расы протягиваются, с одной стороны, к северо-анатолийскому виду, с другой - к балканской группе.

Вид *K. arvensis* L., спорадически встречающийся на Кавказе, связанный исключительно со вторичными местообитаниями, мало характерен для флоры Кавказа. Этот вид широко представлен на Балканском полуострове рядом подвидов (Ehrendorfer, 35), а по данным Szabo (Szabo, 48), целой серией разновидностей, форм, населяющих нижние регионы Балкан. Этот полиморфный вид, составляющий гетерогенную группу, различающуюся производными формами с различным хромосомным набором, склонен к гибридизации (35, 36, 48).

Филогенетический анализ видового состава рода *Knautia* позволяет заключить следующее.

Род *Knautia* содержит древнее ядро видов, сохранившихся в его составе с отдаленного времени. Об этом свидетельствует наличие тесной связи между видами *K. montana* и приуральским видом *K. tatarica*. Можно предположить, что предковая форма этой пары видов была распространена еще в доледниковый период на Кавказе и по всей полосе широколиственных лесов Русской равнины и Урала. Наряду с этими реликтовыми видами, род *Knautia* в пределах Средней Европы содержит ряд многочисленных полиморфных и полиплоидных форм, и, кроме того, насчитывает в своем составе группу одолетних восточно-средиземноморских видов, характеризующихся

[§] Matthews (41), различая оба вида - *K. montana* и *K. involucrata*, *K. flaviflora* относит в синоним *K. involucrata*.

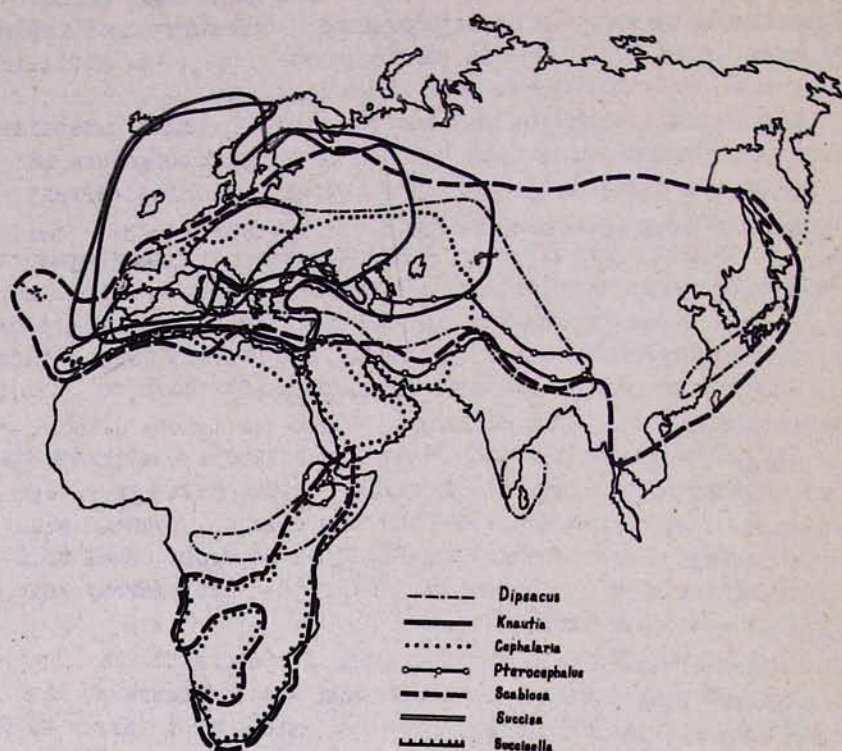


Рис. I. Ареалы распространения родов семейства
Dipsacaceae A.L.Жув.

сильной структурной дифференциацией хромосом и редукцией основного их числа. Это может свидетельствовать о более позднем происхождении этой группы видов рода *Knautia*.

В ы в о д ы

Древнесредиземноморское семейство *Dipsacaceae*, ареал которого в основном связан с горными системами, окружающими Средиземье, представлено на Кавказе рядом автохтонных, эндемичных форм. Кавказ, поэтому, бесспорно, должен считаться крупным очагом развития отдельных родов этого семейства. При этом самые древние формы семейства связаны с высокотравными ценозами и скально лесными стадиями.

Автохтонность происхождения многих видов отдельных родов семейства подтверждают также изолированные ареалы викарных видов. Кавказские эндемичные виды рода *Scabiosa* обнаруживают родственные связи с видами, населяющими Балканы, острова Эгей и горные поднятия Средней Азии.

На Кавказе, наряду с мезофильной линией эволюции, в ряде родов семейства выявляется также наличие более ксерофильной линии. Оригинальные эндемичные виды рода *Cephalaria*, связанные с очагом древней ксерофильной флоры Большого Кавказа являются морфологически очень обособленными, родственные связи их, по-видимому, утрачены.

В пределах семейства *Dipsacaceae* на Кавказе явно выражено влияние Передней Азии, где процесс ксерофитизации происходил издавна, что обусловило развитие специализированных однолетних форм, которые мигрировали в Закавказье, где в пределах нижнего и среднего горных поясов развились соответствующие экологические ниши для распространения этих однолетних видов.

Таким образом, в семействе *Dipsacaceae* на Кавказе, наряду с древним автохтонным ядром, представленным эндемичными кавказскими формами с ясными средиземноморскими связями, выявляется обширная группа, обнаруживающая близость к видам переднеазиатского флористического центра.

Л и т е р а т у р а

1. Акинфиев И.Я. О растительных преимущественно лесных зонах в Центральном Кавказе. Русское лесное дело, 14-15, 1897.
2. Бобров Е.Г. Сем. *Dipsacaceae*. В кн. Флора СССР, 24, М.-Л., 1957.
3. Галушко А.И. Новые таксоны. Новости сист. высш. раст., т.6, 1969.
4. Горчаковский П.Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. Мат.ист.фл.раст. СССР, 4, 1964.

5. Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968.
6. Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа. Баку. 1936.
7. Гроссет Г.Э. Некоторые соображения относительно генезиса растительности и почв лесостепи Восточной Европы. Землеведение, 24, 4, 1933.
8. Гроссет Г.Э. О возрасте реликтовой флоры равнин Европейской части СССР. Землеведение, 37(3), 1935.
9. Гроссет Г.Э. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. бот., 67 (3), 1962.
10. Ильин М.М. К реликтовой флоре Южного Урала. Изв. Главн. бот. сада СССР, 21 (1), 1922.
11. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Мат. ист. фл. раст. СССР, I, М.-Л., 1941.
12. Ково-Полянский Б.М. В стране живых ископаемых. М., 1931.
13. Коржинский С. Слады древней растительности Урала. Изв. Акад. наук, I, 1894.
14. Крашенинников И.М. Ботанико-географические группировки и геоморфология Южного Урала в их взаимной связи. Журн. Новочеркасск. отд. Русск. бот. общ., I, I, 1919.
15. Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 4, 1937.
16. Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6-7, 1939.
17. Литвинов Д.И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России. М., 1891.
18. Литвинов Д.И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. Спб., 1902.
19. Литвинов Д.И. Заметки о растениях Русской флоры. Труды Ботан. музей АН, 15, 1916.
20. Литвинов Д.И. О некоторых ботанико-географических соотношениях в нашей флоре. Л., 1927.
21. Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Мат. ист. фл. раст. СССР, I, М.-Л., 1941.
22. Тахтаджян А.Л., Ан.А. Федоров. Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. Л., 1972.
23. Федоров Ан.А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время. Мат. четвертич. периода СССР, 3, 1952.

24. Харадзе А. К изучению ксерофильных флор Скалистого хребта. Тр.Тбил.бот.инст., 12, 1948.
25. Харадзе А., Гагнидзе Р.С. Обзор гемиксерофильного эндемично-го элемента флоры Новороссийской подпровинции Кавказа. Зам.сист.геогр.раст.(Тбилиси), 28, 1970.
26. Шкиян А.С. Новые данные к изучению рода *Cephalaria* Schrad. Зам.сист.геогр.раст.(Тбилиси), 25, 1965.
27. Шкиян А.С. Новый вид рода *Cephalaria* Schrad. из Восточной Анатолии. Зам.сист.геогр.раст.(Тбилиси), 28, 1970.
28. Шкиян А.С. Семейство *Dipsacaceae* A.L.Jussieu на Кавказе. Автореф.докт.дисс., Тбилиси, 1974.
29. Baksay L. Monographie der Gattung *Succisa*. Ann. Hist.-Nat. Mus. Hung. Nov. ser. 2. 1952.
30. Baksay L. Anatomische u. systematische Untersuchungen über die Gattung *Succisella*. Ann. Hist.-Nat. Mus. Hung. Nov.ser. 6. 1955.
31. Beguinot A. e Diratzouyan N.P. Contributo alla flora dell' Armenia. Venezia. 1912.
32. Burt B.I. The double confusion of *Scabiosa papposa* L. Notes Roy.Bot.Gard.Edinb. 22/3. 1957.
33. Davis P.H. Notes on the summer Flora of the Aegean. Notes Roy.Bot.Gard.Edinb. 21/3. 1953.
34. Davis P.H. Distribution Patterns in Anatolia with Particular Reference to Endemism. Plant Life of South-West Asia. Edinburgh, 1971.
35. Ehrendorfer F. Beiträge zur Phylogenie der Gattung *Knautia*. Cytologische Grundlagen u. allgemeine Hinweise. Österr.Bot.Zeitschr., 109/3. 1962.
36. Ehrendorfer F. Mediterran-mittleuropäische Florenbeziehungen im Lichte Cytotaxonomischer Befunde. Feddes Repert., 81/1-5, 1970.
37. Ferguson I.K. Contribution to the flora of Iraq. II. A new species of *Pterocephalus* from Iraq. Kew. Bull. 20/2, 1966.
38. Ferguson I.K. *Cephalaria* Schrad, *Pterocephalus* Adans. in T.G.Tutin V.H.Heywood... Fl.Europaea, vol.4, Cambridge, 1976.
39. Greuter W. Contributiones floristicae austro aegaeae. Candolles, 22/2. 1967.
40. Jasiewicz A. *Scabiosa* L. in T.G.Tutin V.H.Heywood... Fl. Europaea, vol.4, Cambridge. 1976.
- Matthews V.A. *Dipsacaceae* in P.H.Davis, Flora of Turkey, 4, Edinburgh, 1972.
- 41.

42. Maikle D. A proposal for the rejection of the name *Scabiosa papposa* L. Taxon 27 (5/6). 1978.
43. Meusel H., E.Jäger und E.Weinert. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena. 1965.
44. Meusel H. Wuchsformenreihen mediterrannmitteleuropäischer Angiospermen Taxa. Feddes Repert. 81(1-5). 1970.
45. Napper D.M. Notes on some tropical and South Africa Dipsacaceae. Kew.Bull. 21/3. 1968.
46. Patzak A. Der Formenkreis der *Scabiosa palaestina* und *S. rotata* MB. Ann.Naturh.Mus. (Wien) 65. 1961.
47. Rechinger fil.K.H. Campanulaceae, Compositae et Dipsacaceae novae syriacae. Ann.Naturh.Mus. (Wien), 57. 1950.
48. Szabo Z. A *Knautia* genus monographiaja (Monographia gen. *Knautia*). Mathem.Term.-Tud. Közl. 31/1. 1911.
49. Szabo Z. A *Cephalaria* genus monographiaja (Monographia gen. *Cephalaria*). Budapest. 1940.

Ա.Ա.Շ Ն Յ Ա Ն

DIPSACACEAE JUSS. - ընտանիքի կոպկասյան

ինքնուրույն ծառերի և խոտերի ընտանիք

Ա Մ Փ Ո Փ ՈՒ Մ

Այս ընտանիքում տեղավորվում է Dipsacaceae ընտանիքի կոպկասյան ներկայացուցիչների թիվը և ընտանիքի փոխադրվածության անալիզը:

Հաստատված է կոպկասի նշանակությունը որպես հին միջերկրածովյան Dipsacaceae ընտանիքի խոշորագույն օջախներից մեկը:

Բնարկվում է *Cephalaria* և *Scabiosa* ցեղերի էվոլյուցիան, որն ընթացել է կոպկասում տարբեր ուղիներով: Հեղինակը նշում է, որ *Scabiosa* ցեղի ծնական գործում առաջնակարգ տեղ է զբաղում աշխարհագրական մեկուսացման պրոցեսը, վիկար տեսակների առաջացումը:

Հաստատված է ազգակցական կապեր *Scabiosa* ցեղի կոպկասյան տեսակների և Բալկանների, Հյուսիսային կովկասի և Միջին Ասիայի լեռնային բարձրություններում տարածված տեսակների միջև: *Cephalaria* ցեղի էնդեմիկ տեսակները, որոնք կապված են Մեծ կոպկասի հնագույն քարե ժամանակների օջախի հետ, խիստ մեկուսացված են և ազգակցական կապերն անհետացած:

Հեղինակի կարծիքով, հնագույն ավտոխոս կորիզի հետ մեկտեղ, որը ներկայացված է էնդեմիկ կոպկասյան ծնածուկ, հանդես է գալիս նաև կրայիների մի ընդարձակ խումբ, որը ձգտում է առաջավոր ասիական խորհրդանշան կենտրոնի տեսակներին: