

УДК 581.527.4 (470.67)

## Эндемики флоры каменистых обнажений Дахадаевского района Внутривгорного Дагестана

Магомедова М. А.

Дагестанский государственный университет

Махачкала, Россия

*m.abdulmalikovna@gmail.com*

Изучены эндемики петрофитной флоры локальной территории Внутривгорного Дагестана на примере Дахадаевского района. Среди растений каменистых обнажений, приверженных к узким экологическим параметрам среды обитания, сосредоточено наибольшее количество эндемичных видов – 160. В систематическом аспекте ведущим семейством, содержащим наибольшее количество эндемиков (21 вид – 34,4 %), является Asteraceae. Однако, и не доминирующие семейства могут отличаться повышенным эндемизмом (Dipsacaceae – 100 %, Campanulaceae – 85,7 %, Valerianaceae – 55,5%). Ведущими родами являются астрагал, колокольчик, ясколка (по 6 видов). В целом, эндемичные виды во флоре составляют 33,5 %, из которых 47,5 % обладают ареалом в пределах всего Кавказа; 24,2 % распространены на Восточном Кавказе и 5,6 % являются локальными эндемиками, что свидетельствует об автохтонности флоры петрофитов. Созологическую значимость территории придают охраняемые виды – 17 (10,63 % от эндемиков и 3,5 % от всех петрофитов). В региональную Красную книгу внесено 16 видов. Еще один вид зарегистрирован и в Красной книге Российской Федерации. Все они приурочены к обнажениям материнской породы, в связи с чем степень их уязвимости возрастает. В изученной флоре доминируют облигатные петрофиты (75 %), а именно – хасмогляреофиты, которые неравномерно распределены по высотным растительным поясам. Наибольшее разнообразие флоры сосредоточено в среднем горном поясе, что подтверждает мнение о том, что среднегорная часть Дагестана является одним из крупных центров эндемизма на Кавказе.

*Ключевые слова:* Внутривгорный Дагестан, флора, фиторазнообразие, петрофиты, эндемики.

### ВВЕДЕНИЕ

Исчезновение биологических видов на земле – одно из самых быстро происходящих изменений в природе на сегодняшний день. В этом отношении особо уязвимы горные регионы (в том числе и Дагестан) с обширными пространствами обнажений коренных материнских пород и их обитателями – петрофитами, которые характеризуются уникальным составом с концентрацией значительного числа эндемичных видов (Гроссгейм, 1948; Голубев, 1996; Муртазалиев, 2016a; Тайсумов и др., 2017).

Критерием эндемичности является приуроченность вида к ограниченному ареалу, сосредоточенному в каком-либо определенном месте (Гроссгейм, 1936; Камелин, 2018). Виды с подобным статусом подчеркивают оригинальность исследуемой флоры и выступают показателями отличия ее от других флор. Кроме того, эндемизм является важным аспектом биоразнообразия, тем более в горных регионах, где оно обычно выше, чем на равнинах (Гроссгейм, 1936; Колаковский, 1989; Лепехина, 2002; Литвинская, 2015; Муртазалиев, 2016a).

Цель наших исследований – дать обзор эндемиков каменистых обнажений Дахадаевского района Внутривгорного Дагестана с оценкой соотношения видов в спектрах семейств и родов, а также статуса и приуроченности их к различным типам субстрата для последующего использования данных при организации мониторинга и познания закономерностей приспособления растений к экстремальным условиям среды обитания.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является эндемичная флора высших сосудистых растений каменистых ландшафтов Внутривгорного Дагестана в пределах значительной части

административной территории Дахадаевского района, которая охватывает флористические комплексы, формирующиеся на скально-осыпных и других каменистых субстратах, исключая все прочие местообитания. Основой работы служили полевые экспедиционные сборы вегетационного периода 2019–2021 годов с применением стандартных методик, используемых во флористике (маршрутные исследования, гербаризация). Фиксация места производилась по названию населенного пункта, горной вершины или речной системы. Всего было собрано около 800 листов гербария, в дальнейшем идентифицированные (Галушко, 1980) как 431 вид. В работе также использованы фонды научного Гербария Дагестанского государственного университета (ДГУ) и материалы «Конспекта флоры Дагестана» (Муртазалиев, 2009).

В результате составлен аннотированный список таксонов флоры каменистых субстратов Дахадаевского района Внутригорного песчано-сланцевого Дагестана с выделением группы эндемиков. Систематический анализ проведен согласно «Конспекту флоры Дагестана» (Муртазалиев, 2009). Ботанические таксоны и их авторы стандартизированы по международному указателю научных названий растений (МКБН, 2018). К эндемикам относили виды, распространённые на всей территории Кавказского экорегиона (Большой и Малый Кавказ, Тальш, прилегающие районы Турции и Ирана) (Тахтаджян, 1978; Литвинская, Муртазалиев, 2009). Учитывая специфику произрастания растений на каменистых обнажениях, дана их классификация по отношению к характеру субстрата (Шагапсоев, 1996; Теймуров, 1998).

Территория Дахадаевского района с площадью 761,37 км<sup>2</sup>, имеет средневысотные отметки (от 900 до 2310 м н. у. м.) и расположена в песчано-сланцевом районе юго-восточной части Внутригорного Дагестана (рис. 1), который характеризуется наибольшим ландшафтным разнообразием, обусловленном сложностями тектонико-геологического строения и особенностями орографии (Абдулаев и др., 2011). Рельеф расчлененный, эрозионный (скальный), но имеет достаточно мягкие очертания. Долины рек обладают хорошо выраженными террасами. По геологическому строению относится к юрской и меловой системе. Климат умеренно-континентальный и умеренно влажный. Среднегодовая температура +6,6°, среднегодовое количество осадков – 600–800 мм (Акаев и др., 1996). В летний период в полуденное время при безветренности воздух сильно нагревается и становится почти сухим, однако, в утренние и вечерние часы прохладные горно-долинные ветры приносят влагу в виде дождей, туманов и росы.

Особенности климата определяют характер растительного покрова, где присутствуют горные разнотравно-злаковые степи, остепненные и мезофитные послелесные и субальпийские луга, а также лесные участки (березовые, сосновые и смешанные: лесистость – 8,9 %) (Чиликина, Шифферс, 1962).

Выходы коренных материнских горных пород представляют собой обычное явление во всех высотных поясах Дагестана (Шифферс, 1960; Абдулаев и др., 2011), поэтому их обитатели – петрофиты, являются повсеместными и для данной территории. Эта экологическая группа растений представляет собой специфический компонент природной флоры, произрастающей на скалах, каменистых осыпях и россыпях, ледниковых моренах, где сложные и неблагоприятные для жизни условия (каменистость подстилающей горной породы, обрывистость склонов и подвижность субстрата, мощная инсоляция, контрастный температурный режим и неоднородное увлажнение в течение суток, господство ветров) (Долуханов, 1969; Дидух, 1992; Теймуров, 1998; Рыф, 2004).

Петрофиты очень разнообразны. Пестрота их флористического состава и многообразие жизненных форм зависят от климата, высотности, состава пород. Но в то же время консервативность условий обитания этой группы выработала в ходе эволюции сходные эколого-биологические адаптации, которые обеспечили им исключительную выносливость и внеконкурентное развитие в подобных экстремальных условиях (Гроссгейм, 1948; Агаханянц, 1967; Шагапсоев, 2003). Для петрофитов характерны такие стенотипные экологические потенции как формирование на первично открытых пространствах, мозаичное



Рис. 1. Карта Дагестана (физико-географическое районирование)

I – Равнинный Дагестан, II – Предгорный (Внешнегорный), III – Внутригорный, IV – Высокогорный; а – Дахадаевский район.

распространение, изреженность и несомкнутость травяного покрова, отсутствие четкой ярусной дифференциации. Сами растения карликовые с непропорционально маленькой побеговой системой, но мощной корневой. Их надземные части обычно имеют стелющиеся или подушковидные формы, образуют дерновины или розетки, иногда с выраженным опушением (Шифферс, 1960; Агаханянц, 1967; Долуханов, 1969; Корженевский, Квитницкая, 2010; Астамирова и др., 2011; Гречушина, 2011).

Растения каменистых субстратов оригинальны не только формой роста, но отличаются богатством статусных видов: эндемичных и охраняемых (Шифферс, 1960; Лафишев, 1979; Пяк, 2003; Рыфф, 2016).

Степень эндемизма по Кавказу, по разным сводкам, имеет неодинаковые показатели. По данным А. А. Гроссгейма (1936) флора Кавказа насчитывала 5767 видов, из которых 1153, то есть 19,8 %, являлись эндемиками, чей генезис связан с Главным Кавказским хребтом. По более современным сведениям (Solomon et al., 2014) в этом регионе встречается 1600 эндемиков, на которые приходится около 25 % от видов флоры. Показательно, что их большинство приурочено к высокогорным и нагорно-ксерофитным сообществам, а также к скалистым местообитаниям (эндемизм альпийского пояса составляет 50 %).

Для Российского Кавказа степень эндемизма по С. А. Литвинской и Р. А. Муртазалиеву (2009) имеет значение 32,3 %. Исходя же из сведений А. Л. Иванова и О. А. Ковалевой (2014), оригинальность флоры этого региона составляет 29 %. Причем, на эндемичные петрофиты приходится 14,2 % от всей флоры и 64,4 % от флоры петрофитов этой территории с наибольшей сосредоточенностью в субнивальном, альпийском и субальпийском поясах. Одним из центров ярко выраженного локального эндемизма, по мнению этих авторов, является Внутригорный Дагестан, хотя и другие области республики представляют интерес.

Данные по эндемизму Дагестана так же подвержены флуктуациям в исследованиях разных авторов и колеблются от 12,6 % (Гроссгейм, 1936) до 18,9 % (Лепехина, 2002). При этом узко локальных эндемичных видов всего 2,7 % (Муртазалиев, 2012, 2016b). Распределение эндемиков по территории республики крайне неравномерно. Горные регионы, а именно, средний горный пояс, где развита ксерофитная растительность, концентрируют значительную часть таких таксонов что обусловлено интенсивностью микроэволюционных процессов. Поэтому здесь же сосредоточены 4 основных центра дагестанского эндемизма (Муртазалиев, 2016a).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Специфической чертой флоры каменистых обнажений Дахадаевского района является высокий уровень видового разнообразия, что связано с историей развития, системой высотной поясности и разнообразием природных условий. Это 481 вид растений, 202 рода, 55 семейств (табл. 1), которые распределены между 3 отделами (Магомедова, Чапарова, 2021).

Таблица 1

Головная часть флоры петрофитов и их эндемиков

Совокупная флора каменистых мест					Флора эндемиков			
Семейства	Количество видов	Доля от всех видов, %	Доля эндемиков, %	Семейства	Количество видов	Доля от числа эндемиков, %	Доля от видов семейства, %	
1 Asteraceae	61	12,8	4,4	Asteraceae	21	13,1	34,4	
2 Poaceae	47	9,8	2,3	Caryophyllaceae	18	11,2	46,1	
3 Caryophyllaceae	39	8,1	3,7	Lamiaceae	16	10,0	45,7	
4 Fabaceae	35	7,3	2,7	Brassicaceae	15	9,4	42,8	
5 Brassicaceae	35	7,3	3,1	Fabaceae	13	8,1	37,1	
6 Lamiaceae	35	7,3	3,3	Poaceae	11	6,9	23,4	
7 Rosaceae	30	6,3	1,2	Scrophulariaceae	9	5,6	42,9	
8 Boraginaceae	21	4,4	1,0	Rosaceae	6	3,7	20,0	
9 Scrophulariaceae	21	4,4	1,9	Campanulaceae	6	3,7	85,7	
10 Apiaceae	18	3,7	0,4					
Σ	342	71,1	24		115	71,7		
	Crassulaceae	13	2,7	1,0	Crassulaceae	5	3,1	38,5
	Valerianaceae	9	1,9	1,0	Valerianaceae	5	3,1	55,5
	Campanulaceae	7	1,4	1,2	Boraginaceae	5	3,1	23,8
	Dipsacaceae	4	0,8	0,8	Dipsacaceae	4	2,5	100
					3-х видовые: 2 семейства			
					2-х видовые: 4 семейства			
					одновидовые: 12 семейств			
	55 семейств, 202 рода, 481 вид				32 семейства, 86 родов, 160 видов			

Петрофильный комплекс, главным образом, представлен цветковыми растениями, где почти в каждой систематической группе имеются эндемики. Всего их насчитывается 160 видов (табл. 1), что составляет 33,3 % от количества петрофитов.

Специфичность эндемичного флористического комплекса связана с обилием видов в 9 семействах, которые входят в спектр ведущих и составляют около 72 % от общего количества видов данной группы. Наибольшее число кавказских эндемичных видов содержит крупнейшее семейство Asteraceae – 21 вид (13,1 % от числа видов эндемиков). Затем следуют Caryophyllaceae – 18 (11,2 %), Lamiaceae – 16 (10,7 %), Brassicaceae – 15 (9,4) и Fabaceae – 13 (8,1). Именно на эти первые 5 семейств приходится половина всей эндемичной флоры петрофитов Дахадаевского района. Poaceae и Scrophulariaceae включают по 11 (6,9 %) и 9 (5,6 %) видов соответственно. Завершают спектр лидирующих семейств эндемиков Rosaceae и Campanulaceae, содержащие по 6 видов каждое (по 3,7 %).

Спектр ведущих семейств эндемиков совпадает с общим петрофитным, за исключением двух моментов. Здесь отсутствуют семейства Boraginaceae (оно пятивидовое) и Apiaceae (трехвидовое), но присутствует Campanulaceae. Кроме того, различаются ранги семейств, за исключением Asteraceae (табл. 1).

Иная последовательность в ранжировании доминирующих семейств наблюдается при подсчете процента участия эндемичных видов в сложении каждого семейства (табл. 1). В этом случае семейство Campanulaceae, в подавляющем большинстве, состоит из эндемичных видов (85,7 %). За ним, в убывающем порядке, следуют Caryophyllaceae (46,1 %), Lamiaceae (45,7), Brassicaceae и Scrophulariaceae (по 42,8), Fabaceae (37,1) и Asteraceae (34,4). И уже со значительным отрывом – Poaceae и Rosaceae (20,0 %). Однако ведущее положение занимает семейство Dipsacaceae, не относящееся к доминирующим, но на 100 % состоящее из эндемичных видов. В числе заметных и небольшое семейство Valerianaceae, где каждый второй вид – эндемик (55,5 %), а также – Crassulaceae (38,5 %). Сходная картина наблюдается и в исследованиях других авторов (Иванов, Ковалева, 2014; Solomon et al., 2014). Расхождения в показателях могут быть объяснены различием экологических возможностей территории и историческим развитием ее растительного покрова.

Закономерно, что крупные рода находятся в составе ведущих семейств эндемичной флоры (табл. 2). Такими являются *Astragalus*, *Campanula* и *Silene* (по 6 видов); *Cirsium* и *Veronica* (по 5); *Cerastium*, *Psephellus*, *Erysimum*, *Onobrychis* и *Thymus*: всего 5 родов по 4 вида. Хотя и не крупные семейства могут содержать заметные по разнообразию рода (*Valeriana*, *Sedum*, *Scabiosa*) (табл. 2). Но все же, заслуживает внимания слабая видовая насыщенность большинства родов. Так двадцать один род эндемичных петрофитов включают по 2 вида, хотя численно значительно преобладают одновидовые рода. Их во флоре эндемичных петрофитов 54 (62,8 %) и содержат они более трети эндемичной флоры. Родовой коэффициент низок (1,9), что косвенно свидетельствует о значимости миграционных процессов в становлении флоры данной группы растений.

Из таблицы 2 видно, что на первом месте стоит один из значительных кавказских родов – *Astragalus*. Однако, наибольшее количество эндемиков наблюдается в таких крупных родах как *Campanula* (100 %), *Veronica* (83,3), *Erysimum* и *Valeriana* (по 80), *Cirsium* (71,4), *Cerastium* (66,7 %) и некоторых других, что свидетельствует об адаптивных возможностях видов и активном протекании процессов видообразования в экстремальных экологических условиях.

Показателем оригинальности растительных комплексов является участие в их флористическом составе ряда эндемичных видов, особенно дагестанского происхождения. Руководствуясь сводками об эндемизме Дагестана (Аджиева, 2008; Литвинская, Муртазалиев, 2009; Муртазалиев, 2012, 2016a, 2016b), мы проанализировали флору данной группы на предмет статуса их видов и центров происхождения (табл. 3).

Как отмечалось, эндемичные виды во флоре петрофитов Дахадаевского района составляют 33,3 % (160 видов). Основное разнообразие создают общекавказские эндемики (47,5 %), которые формировались на базе кавказской флоры и обладают ареалом в пределах всего Кавказа с иррадиацией, иногда, в очень отдаленные районы. Среди них *Primula ruprechtii* Kusnez. ex Lipsky (рис. 2 a), *Rhamnus pallasii* Fisch. & С.А.Мей., *Reseda globulosa* Fisch. & С.А.Мей., *Sempervivum caucasicum* Rupr. ex Boiss. и другие. Далее, по обилию произрастающих эндемиков (38–23,8 %), следуют виды Восточного Кавказа (*Alyssum*

Таблица 2

Доля эндемичных и неэндемичных видов в составе крупных родов

№	Род	Количество видов	Количество эндемиков	Доля эндемиков, %	№	Род	Количество видов	Количество эндемиков	Доля эндемиков, %
1	<i>Astragalus</i>	14	6	42,9	13	<i>Veronica</i>	6	5	83,3
2	<i>Silene</i>	12	6	50	14	<i>Allium</i>	5	0	0
3	<i>Festuca</i>	10	2	20	15	<i>Asplenium</i>	5	1	20
4	<i>Sedum</i>	10	2	20	16	<i>Draba</i>	5	2	40
5	<i>Salvia</i>	8	3	37,5	17	<i>Veronica</i>	5	4	80
6	<i>Potentilla</i>	8	2	25	18	<i>Euphorbia</i>	5	1	20
7	<i>Cirsium</i>	7	5	71,4	19	<i>Saxifraga</i>	5	1	20
8	<i>Diantus</i>	7	3	42,8	20	<i>Valeriana</i>	5	4	80
9	<i>Stipa</i>	7	2	28,6	21	<i>Cotoneaster</i>	5	1	20
10	<i>Medicago</i>	6	2	33	22	<i>Artemisia</i>	5	1	20
11	<i>Cerastium</i>	6	4	66,7	23	<i>Scrophularia</i>	5	1	20
12	<i>Campanula</i>	6	6	100					

Таблица 3

Статус эндемиков и их происхождение

Статус Происхождение	Эндемики и их статус					Количество видов	Доля эндемиков, %
	Эндемики	ККД	R	R, ККД	R, ККД, ККР		
ЭК	60	1	13	1	1	76	47,6
ЭВК	20	6	11	1	-	38	23,8
ЭД	4	2	2	1	-	9	5,6
ЭБК	14	-	3	1	-	18	11,2
ЭЦиВК	6	-	2	-	-	8	5,0
ЭЗ	8	3	-	-	-	11	6,8
Σ	112	12	31	4	1	160	100
Доля эндемиков, %	70,0	7,5	19,4	2,5	0,6		

Примечание к таблице. ККД – Красная книга Дагестана; ККР – Красная книга России; R – реликт; ЭК – эндемик Кавказа; ЭВК – эндемик Восточного Кавказа; ЭД – эндемик Дагестана; ЭБК – эндемик Большого Кавказа; ЭЦиВК – эндемик Центрального и Восточного Кавказа; ЭЗ – эндемик Закавказья.

*daghestanicum* Rupr., *Astragalus pycnocephalus* Fisch., *Gentiana septemfida* subsp. *grossheimii* (Doluch.) Halda, *Scutellaria daghestanica* Grossh., (рис. 2 b–d), *Medicago lessingii* Fisch. & C.A.Mey. ex Kar., *Onobrychis bobrovii* Grossh. и др.). Затем идут 18 эндемиков (11,2 %), распространенные в пределах Большого Кавказа (без восточной части) (*Astragalus captiosus* Boriss, *Campanula saxifraga* subsp. *argunensis* (Rupr.) Ogan., *Salvia pallida* Benth. (рис. 2 e, f), *Pseudoroegneria gracillima* (Nevski) A.Löve и так далее) и Закавказья – 11 (6,8 %). Самыми малочисленными являются 8 видов (5,0 %) Центрального и Восточного Кавказа (табл. 3).

В исследуемой флоре выявлено два эндемичных рода: *Kemullariella* (рис. 3 a) и *Trigonocaryum* (последний является одним из трех монотипных эндемичных родов Восточного Кавказа). Что же касается локальных эндемиков (дагестанские эндемики)



Рис. 2. Эндемики Внутригорного Дагестана  
*Primula ruprechtii* (a) (фото Е. В. Яровенко), *Astragalus ruscnocephalus* (b), *Gentiana septemfida* subsp. *grossheimii* (Doluch.) Haldai (c), *Scutellaria daghestanica* (d), *Campanula saxifraga* subsp. *argunensis* (e) (фото С. О. Омаровой), *Salvia pallida* Benth. (f) (фото А. И. Аджиевой).

(Муртазалиев, 2016), то все они относятся к восточнокавказской группе, но учтены нами отдельно (табл. 3). Эти 9 дагестанских видов отмечены в составе 7 родов и 6 семейств, одно из которых принадлежит Liliopsida.

В семействах Caryophyllaceae, Fabaceae и Asteraceae встречаются по 2 узколокальных вида, в остальных – по одному. Это *Silene chloropetala* Rupr., *Dianthus awaricus* Kharadze, *Medicago daghestanica* Rupr. (рис. 3 b), *M. gunibica* Vassilcz., *Matthiola daghestanica* N. Busch, *Satureja subdentata* Boiss., *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss., *P. gamidii* Alieva, *Stipa sosnowskyi* Seregin. Ареал их охватывает лишь горный Дагестан (средний горный пояс) и скальные, каменисто-щебнистые места обитания. Некоторые из них известны из одного или нескольких пунктов, а другие распространены довольно широко – в нескольких флористических районах Дагестана (Муртазалиев, 2016).

Основная часть Дахадаевского района Внутригорного Дагестана относится к Ахтынско-Кюринскому флористическому району, который граничит с Диклосмта-Дюльтыдагским, Центрально-Дагестанским, Транссамурским и Кайтаго-Табасаранским (Муртазалиев, 2004). Поэтому, интерес представляет более точное происхождение Дагестанских эндемиков изучаемой территории. В составе представленной флоры пока не найдены виды, ареал которых ограничивался лишь Дахадаевским административным районом. По уровню узкого эндемизма флора петрофитов Дахадаевского района слабо обособлена от окружающих ее территорий. Некоторую самобытность ей придает вид *Stipa sosnowskyi*, ограниченного локалитета Ахтынско-Кюринского флористического района. Есть, произрастающие в двух флористических районах (*Psephellus gamidii*), или трех (*Matthiola daghestanica*, *Medicago gunibica*, *Psephellus paucilobus*). Есть, распространенные по 4 флористическим районам Дагестана из 13 (*Medicago daghestanica*, *Silene chloropetala*, *Dianthus awaricus*, *Satureja subdentata*).

В свое время М. А. Муртазалиев (2010) выделил несколько центров эндемизма на территории Дагестана. И если дать оценку локальным эндемикам изучаемой территории с этой точки зрения, то подавляющее большинство их (7 из 9 видов) являются выходцами из Центрально-Дагестанского центра. Происхождение из Верхне-Сулакского центра имеет *Satureja subdentata*, а южного Ахтынско-Кюринского – *Stipa sosnowskyi*. Здесь, в условиях обнаженных субстратов формировались узколокальные эндемики, подтверждая убеждения «об активном протекании процессов видообразования в экстремальных экологических условиях» (Сохадзе, 1982; Адзинба, 2004). Таким образом, почти все локальные эндемики являются аллохтонными для этой части Внутригорного Дагестана и их нахождение здесь связано с миграционными процессами с сопредельных территорий.

В отношении присутствия в растительном покрове реликтов сомнений не было, поскольку горный характер территории Дахадаевского района определяет наличие здесь рефугиумов, где могли бы сохраняться реликтовые элементы (Долуханов, 1974; Дидух, 1992). Однако мы не анализировали, является ли вид на конкретной территории действительно реликтовым или имеет вторичное происхождение. К ним мы причислили все кавказские эндемики реликтового возраста (палеоэндемики), а это 36 таксонов видового ранга (22,5 % от всех эндемиков и 7,5 % от всей петрофитной флоры) (табл. 3). Реликты в составе изучаемой территории подразделяются на три группы: третичные, гляциальные и ксеротермические. Третичные виды более часты. Их 21 (*Campanula saxifraga* subsp. *argunensis*, *Medicago daghestanica*) (рис. 2 e, рис. 3 b), причем, половина восточно-кавказского происхождения. Среди ксеротермических реликтов (остатки флор межледниковых засушливых периодов) – эндемики Кавказа и Восточного Кавказа. Таких видов 5. Виды, относящиеся к гляциальным реликтам, крайне редки, несмотря на подходящие флороценоотипы. Их всего 2 и это эндемики Кавказа (*Dryas octopetala* L. и *Hymenocystis fragilis* (Trev.) A. Askerov (рис. 3 c, d). У восьми видов возраст реликтов не конкретизирован, или является переходным.

Однако, А. Г. Еленевский (1966) к палеоэндемикам относил только виды дагестанской флоры, куда для республики он включил всего 31 представителя. При таком подходе изучаемая флора содержит 7 палеоэндемиков третичного возраста: *Silene daghestanica* Rupr.,



Рис. 3. Реликтовые и охраняемые виды Внутригорного Дагестана  
*Kemulariella rosea* (a) (фото С. О. Омаровой), *Medicago daghestanica* (b) (фото А. И. Аджиевой), *Dryas octopetala* (c) (фото С. О. Омаровой), *Hymenocystis fragilis* (d) (фото А. И. Аджиевой).

*S. chloropetala*, *Alyssum daghestanicum*, *Medicago daghestanica*, *Klasea flavescens* subsp. *caucasica* (Boiss.) L.Martins, *Trigonocaryum involucratum* (Steven) Medw., *Salvia pallida*, некоторые из которых встречается почти во всех горных районах Дагестана и даже выходят за его пределы. Учитывая, что современный список дагестанских эндемиков скорректирован (Муртазалиев, 2016a), то палеоэндемиками среди петрофитов Дахадаевского района являются лишь 2 вида: *Silene chloropetala* и *Medicago daghestanica*.

В связи с ограниченным ареалом и незначительной численностью ряд эндемичных видов петрофитов исследуемой территории зарегистрирован в Красных книгах (табл. 3). Их всего 17 (10,6 % от эндемиков и 3,5 % от всех петрофитов), хотя, как минимум еще 5 видов нуждаются в настоящей защите. В региональную книгу внесено 16 видов (*Gentiana septemfida* subsp. *grossheimii*, *Scutellaria daghestanica* (рис. 2 c, d), *Beta macrorrhiza* Steven., *Silene chloropetala* и др.) (Красная книга..., 2021). Еще один вид встречается и в федеральной, и в региональной Красных книгах: *Hymenocystis fragilis* (рис. 3 d). Распределены редкие виды

между 11 семействами, одно из которых относится к папоротниковидным. Семейства одновидовые, за исключением Brassicaceae (3 вида), Ranunculaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae и Liliaceae, содержащих по 2 вида.

По критериям Международного союза охраны природы и природных ресурсов (IUCN) они классифицированы следующим образом: 3 (NT) – редкие, состояние близкое к угрожаемому (2 вида); 2 (NT) – сокращающиеся, состояние близкое к угрожаемому (2 вида); 3 (VU) – редкие, уязвимые (6 видов); 2 (VU) – сокращающиеся, уязвимые (5 видов); 2 (EN) – сокращающиеся, исчезающие (2 вида) (Красная книга..., 2021). Все эти редкие виды флоры характеризуются строгой приуроченностью к материнским обнажениям, в связи с чем степень их уязвимости возрастает.

Таким образом, гетерогенность, оригинальность и специфичность флоры каменистых мест обитания представленной территории Внутригорного Дагестана, мотивируют необходимость официальной охраны. Она имеет место в виде созданного в Дахадаевском районе в 2012 году природного парка «Ицари» регионального значения, который, наряду с рекреационными задачами, должен способствовать сохранению биоразнообразия, в том числе и на выходах материнских горных пород.

Каменистые выходы коренных горных пород, осыпи щебня и морены обычно покрыты чрезвычайно разреженной растительностью. Их распределение осуществляется в зависимости от отношения к эдафическому фактору (табл. 4), а именно к физическому свойству субстрата. Представители этих сообществ или не выходят за пределы каменистых местообитаний (облигатные петрофиты) или способны к развитию в широком спектре экологических условий (факультативные петрофиты) (Долуханов, 1969; Дидух, 1992; Астамирова и др., 2011; Рыфф, 2016). Исходя из аналогичных работ (Шхагапсоев, 1996; Пяк, 2003; Ковалева, 2013), все растения петрофитного флористического комплекса, мы поделили на 3 группы: случайные, факультативные и облигатные.

Подавляющее большинство эндемиков горных пород Дахадаевского района являются облигатными петрофитами, как и по всему российскому Кавказу (Иванов, Ковалева, 2014). Их иногда отождествляют с нагорными ксерофитами (Арустамова, 1973). Они насчитывают 120 видов, или 75,5 % от общего числа эндемиков. Остальные 33 (21 %) являются факультативными петрофитами, названные А. Г. Долухановым (1969) петроадаптантами. Оставшимися 7-ю случайными видами, которые чужды для подобного субстрата, но попадают на хорошо задернованных участках, можно пренебречь (табл. 4).

Среди факультативных петрофитов, согласно классификации, С. Х. Шхагапсоева (1996), присутствуют и хасмофиты (обитатели скальных и других субстратов: 11 видов – 6,8 % от

Таблица 4

Группы петрофитов и их местообитания

	Непетрофильные (случайные) виды	Факультативные			Облигатные		
		Хасмофиты	Гляреофиты	Лапишистофиты	Хасмофиты	Гляреофиты	Хасмогляреофиты
Количество видов	7	11	6	16	30	14	76
Доля от числа петрофитов, %	4,4	6,9	3,8	10,0	18,7	8,8	47,5
Σ	7=4,4 %	33=20,6 %			120=75,0 %		

петрофитных эндемиков), и гляреофиты (обитатели осыпных и других субстратов: 6 видов – 3,8 %). Но, поскольку, типичными местообитаниями являются каменистые и щебнистые склоны, скрепленные почвами и глинами, постольку, самую богатую и разнообразную группу факультативных петрофитов представляют лапишистофиты. Их 16 видов – 10 %.

Облигатные петрофиты приурочены к еще более специфическим местообитаниям и по отношению к разным типам каменистого субстрата, в свою очередь, дифференцируются на более узкие экологические группы (табл. 4): это скальный, подвижный осыпной и смешанный. Их обитание вне каменистых мест является исключением, поэтому поколениями растения удерживают одни и те же местообитания, практически не распространяясь за их пределы и не обогащаясь выходцами из других сообществ. Но облигатность петрофитов не абсолютна, и отнесение определенного вида растения к какой-либо группе базируется на тенденции преимущественно занимать определеннный тип субстрата.

Внушительным является растительный комплекс скал и их сопряжений (трещины, расщелины), так называемые хасмофиты. Считается, что это самая оригинальная группа петрофитов, так как условия произрастания своеобразны и сложны: это широкая амплитуда колебаний температуры в течение суток, неоднородность увлажнения, сильная ветробойность. В то же время поверхность скал наиболее устойчива во времени, что приводит к накоплению в отдельных местах определенного количества мелкозема для развития растений (Гречушина, 2011). Здесь на них приходится 30 видов (18,7 % от эндемичных петрофитов). Они образованы *Cerastium dagestanicum* Schischk., *Sempervivum altum* Turritt, *Kemulariella rosea* (Steven) Tamamsch. (рис. 3 а), *Trisetum transcaucasicum* Sereidin и прочими. Обитатели подвижных обломочных пород (осыпи) – гляреофиты составляют 14 видов (8,8 %). Такое незначительное количество, видимо, связано с жестким экотопическим отбором, который выдерживает не любой вид. К этому типу эндемичных петрофитов относятся *Asperula alpina* M.Bieb., *Psephellus schistosus* (Sosn.) Alieva, *Viola minuta* M.Bieb. и другие немногочисленные представители. Виды смешанных местообитаний материнской породы, индифферентные к подвижности субстрата (скалы, осыпи, каменистые места, морены, щебни), представлены 76 видами (47,5 %). В целом, их можно назвать хасмогляреофитами (табл. 4). Богатство данных экотопов связано с их смешанным характером и неизбирательностью к физическому состоянию каменистого субстрата, позволяющим расти видам разных исходных групп.

Таким образом, эндемичная петрофитная флора Дахадаевского района Внутригорного Дагестана по приуроченности к разным физическим типам субстрата представляет собой довольно сложную совокупность, состоящую из семи групп комплексов (табл. 4), которые, к тому же, неравномерно распределены по высотным растительным поясам.

Анализ показал, что наиболее насыщенным является средний горный пояс, где сосредоточено 111 видов эндемичных растений, или 49,6 %. Это неудивительно, поскольку среднегорную часть Дагестана считают одним из крупных центров эндемизма на Кавказе (Муртазалиев, 2012). Облигатные петрофиты изучаемой территории хорошо представлены на скальных и смешанных местообитаниях, а факультативные – на смешанных. Вторую по величине группу составляют представители верхнего горного пояса, где эндемиков чуть меньше (38,5 %). Доминирующими являются те же самые экотопы. Днища ущелий, речные долины и подошвы хребтов являются существенными понижениями и составляют нижний горный пояс – пристанище элементов из представителей, переместившихся с гор, или поднявшихся с более нижних территорий. Их 11,6 %.

Иная последовательность наблюдается, если вычислить процентное содержание эндемиков в каждом растительном поясе, где этот показатель последовательно уменьшается от высокогорий (54,7 % от флоры), к среднегорьям (28,5 %) и низкогорьям (6,3 %). И для каждого высотного пояса характерны типичные виды. Закономерно, что стеноэндемиков больше в верхнем горном поясе – 28 видов. В следующем их уже несколько меньше – 23. И один – среди представителей нижнего горного пояса. То есть от принадлежности к высотному поясу зависит не только количественный, но и качественный состав петрофитных комплексов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования явились начальной точкой отсчета в работе по сохранению фиторазнообразия Дахадаевского района. Они показали, что важной чертой флоры петрофитов этой части Внутригорного Дагестана является высокий уровень эндемизма, что подразумевает немалый возраст данного флороценопита. Эндемичная флора представлена 160 видами, 86 родами и 32 семействами и составляет треть от петрофитной флоры района. Основная часть семейств имеет в своем составе около 72 % эндемичных видов. Здесь же находятся и крупные рода (*Astragalus*, *Cirsium*, *Veronica*, *Cerastium*, *Diantus*, *Silene*). Состав петрофитной флоры Дахадаевского района, в целом, и состав ее эндемиков, в частности, вполне сопоставимы с исследованиями других авторов. Расхождения в показателях могут быть объяснены различием экологических условий территории и историческим развитием ее растительного покрова.

Преобладание восточнокавказского элемента в составе эндемичной флоры петрофитов Дахадаевского района свидетельствует о ее автохтонности. На это указывают и 9 видов дагестанского происхождения. Однако, при отсутствии узколокальных эндемиков, почти все эндемики являются аллохтонными для этой части Внутригорного Дагестана, что объясняется слабой изоляцией региона от окружающих территорий.

Созологическую значимость территории придают два палеоэндемика и 17 охраняемых видов.

Флора Дахадаевского района Внутригорного Дагестана, по приуроченности к разным типам субстрата, представляет собой комплекс из семи групп с доминированием облигатных петрофитов (75 %), а именно – хасмогляреофитов. Эндемики неравномерно распределены по высотным растительным поясам. Наибольшее разнообразие флоры сосредоточено в среднем горном поясе 49,6 % и несколько меньше в верхнем – 38,5 %.

Полученные данные подтверждают мнение о том, что среднегорная скально-осыпная часть Дагестана является одним из крупных центров эндемизма на Кавказе с активным протеканием процессов видообразования в экстремальных экологических условиях и служит резерватом генофонда многих ценных и полезных растений. Исходя из этого и, принимая во внимание возрастающее воздействие человека на естественный растительный покров, эндемичным петрофитам Дахадаевского района Внутригорного Дагестана следует уделять особое внимание, обеспечивая необходимые меры охраны.

**Благодарности.** Автор выражает признательность преподавателям кафедры ботаники биологического факультета Даггосуниверситета А. И. Аджиевой, С. О. Омаровой и Е. В. Яровенко за предоставленные фотоматериалы, а также студентке Д. Б. Чапаровой за активное участие в сборе и обработке данных.

## Список литературы

- Абдулаев К. А., Атаев З. В., Братков В. В. Современные ландшафты Горного Дагестана // Монография. – Махачкала: Изд-во ДГПУ, 2011. – 116 с.
- Агаханянц О. Е. Растительность скал и осыпей Западного Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. – Душанбе: Дониш, 1967. – С. 99–133.
- Аджиева А. И. Кавказские эндемичные виды растений на территории Дагестана. – Махачкала: Изд-во ДГУ, 2008. – 96 с.
- Адзинба З. И. Некоторые особенности колхидского флористического эндемизма // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. III Междунар. конф. (Нальчик, 19-23 октября, 2004 г.) – Нальчик, 2004. – Т. 1. – С. 13–15.
- Акаев Б. А., Атаев З. В., Гаджиева З. Х. и др. Физическая география Дагестана: Учебное пособие для студентов. – М.: Школа, 1996. – 384 с.
- Арустамова Д. М. О понятии «нагорные ксерофиты» и объеме типа нагорноксерофитной растительности // Вестник Московского университета. География. – 1973. – Т. 3. – С. 57–62.
- Астамирова М. А.-М., Абдуразакова А. С., Магомадова Р. С., Умаева Р. С., Магомадова А. М., Дудагова Э. Ш., Хасуева Б. А. Формирование скально-осыпной флоры верхнеальпийского пояса Восточного

- Кавказа // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2011. – № 9. – Вып. 15. – С. 5–13.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель / [Ред. С. К. Черепанов]. – Ростов н/Д: Изд-во РГУ, 1980. – Т. 1. – 328 с. – Т. 2. – 352 с. – Т. 3. – 320 с.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / 2-е изд. – Ялта: ГНБС, 1996. – 126 с.
- Гречушкина Н. А. Петрофильная растительность и ее классификация // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2011. – Т. 20, № 1. – С. 14–31.
- Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. – Вып. 1. – Баку: Азербайджанский ФАН СССР, 1936. – 269 с.
- Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. – М: МОИП, 1948. – 264 с.
- Дидух Я. П. Растительный покров горного Крыма (Структура, динамика, эволюция и охрана). – Киев: Наук. думка, 1992. – 251 с.
- Долуханов А. Г. Растительный покров Кавказа // Природные условия и естественные ресурсы СССР. – М: Наука, 1966. – С.223–256.
- Долуханов А. Г. О некоторых особенностях скально-осыпной высокогорной растительности в верховьях Большой Лиахвы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – Т. LXXIV. – С. 86–93.
- Долуханов А. Г. Субальпийские ландшафты Кавказа, как убежище реликтовых элементов флоры // Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение (сб. тр.). – Т. 12. – Л.: Наука, 1974. – С. 27–34.
- Еленевский А. Г. О некоторых замечательных особенностях флоры Внутреннегорного Дагестана // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – М.: Изд-во МГУ, 1966. – Т. LXXI, Вып. 5. – С. 107–117.
- Иванов А. Л., Ковалева О. А. Комплексная характеристика эндемичных видов петрофильной флоры российского Кавказа // Наука. Инновации. Технологии (Биологические науки), 2014. – Т. 3. – С. 113–120.
- Камелин Р. В. География растений. – СПб: Изд-во ВВМ, 2018. – 306 с.
- Ковалева О. А. Эколого-эдафический анализ флоры петрофитов Российского Кавказа // Вестник Северо-Кавказского федерального университета. – 2013. – № 3 (36). – С. 23–127.
- Колаковский А. А. Анализ эндемизма флоры Кавказа // Сообщения АН ГССР, 1989. – Вып. 135, № 3. – С. 621–624.
- Конспект флоры Кавказа / [Ред. А. Л. Тахтаджян]. – СПб: Изд-во СПбГУ, 2003. – Т. 1. – 202 с., 2006. – Т. 2. – 466 с. – СПб–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – Т. 3 (1). – 469 с., 2012. – Т. 3 (2). – 624 с.
- Корженевский В. В., Квитницкая А. А. Фитоиндикация рельефообразования и опыт ее применения // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2010. – № 100. – С. 5–28.
- Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М. А., 2020. – 800 с.
- Лавришнев П. И. К флоре петрофитов западной части Скалистого хребта // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории (сб. науч. тр.). – Ставрополь, 1979. – Вып. 3. – С. 92–94.
- Лепехина А. А. Флора и растительность Дагестана. – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2002. – 352 с.
- Литвинская С. А. Флора Западного Предкавказья и северо-западной части Большого Кавказа и ее специфика // Ботанический вестник Северного Кавказа, 2015. – № 1. – С. 56–67.
- Литвинская С. А., Муртазалиев Р. А. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, созология, экология. – Краснодар: КубГУ, 2009. – 439 с.
- Магомедова М. А., Чапарова Д. Б. Систематическое разнообразие локальной флоры каменистых субстратов Дахадаевского района Дагестана // Современные проблемы биологии и экологии: Матер. III Междунар. научно-практич. конф. (Махачкала, 4-5 марта 2021 г.). – Махачкала: АЛЕФ, 2021. – С. 134–137.
- Муртазалиев Р. А. Карта флористических районов Дагестана // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. VI междунар. конф. – Нальчик: КБГУ, 2004. – С. 187–189.
- Муртазалиев Р. А. Конспект флоры Дагестана / [Ред. Р. В. Камелин]. – Махачкала: Эпоха, 2009. – Т. I. – 320 с. – Т. II. – 248 с. – Т. III. – 304 с. – Т. IV. – 332 с.
- Муртазалиев Р. А. Систематический анализ флоры Дагестана // Изучение флоры Кавказа: тезисы докладов Междунар. науч. конф. (Пятигорск, 27 сентября, 2010 г.). – Пятигорск: РИА-КМВ, 2010. – С. 79–81.
- Муртазалиев Р. А. Анализ эндемиков флоры Восточного Кавказа и особенности их распространения // Вестник ДНЦ РАН. – 2012. – № 47. – С. 81–85.
- Муртазалиев Р. А. Анализ распределения видов флоры Дагестана // Ботанический журнал. – 2016а. – Т. 101. – № 9. – С. 1056–1074.
- Муртазалиев Р. А. Эндемики флоры Дагестана и их приуроченность к флористическим районам // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2016б. – № 2. – С. 33–42.
- Пяк А. П. Петрофиты Русского Алтая (состав, экология, география, особенности генезиса): автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Томск, 2003. – 40 с.
- Рыфф Л. Э. Флора и растительность каменистых обнажений Горного Крыма: автореф. дисс... канд. биол. наук. – Ялта, 2004. – 20 с.
- Рыфф Л. Э. Основные проблемы классификации растительности небольших горных стран (на примере Горного Крыма) // Актуальные проблемы геоботаники: Сб. статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции (Уфа, 1–7 октября 2012 г.). – Уфа: Издательский центр «МедиаПринт», 2012. – С. 294–300.

Сохадзе Е. В. Известняки и растительность (ботанико-географический анализ на примере Евразии). – Тбилиси: Мецниереба, 1982. – 162 с.

Таймуров М. А., Магомадова Р. С., Абдуразакова А. С. Астамирова М. А.-М., Исрапилова С. А., Хасуева Б. А., Ханаева Х. Р. Анализ эндемизма флоры ксерофитов Российского Кавказа // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12, № 1. – С. 199–205.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.

Теймуров А. А. Эколого-географическая и биологическая характеристика петрофитов Самурского хребта и Джужудага в связи с историей формирования флоры Южного Дагестана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Махачкала, 1998. – 26 с.

Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. Карта растительности Дагестанской АССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 95 с.

Шифферс Е. В. Природная кормовая растительность Дагестана. – Махачкала: Типография Дагестанского филиала АН СССР, 1960. – 324 с.

Шагапсов С. Х. Петрофиты западной части Центрального Кавказа (анализ, эколого-биологические особенности, научное обоснование охраны и использования): автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 1996. – 40 с.

Шагапсов С. Х. Анализ петрофитного флористического комплекса западной части Центрального Кавказа. – Нальчик: Эль-Фа, 2003. – 220 с.

Solomon J., Shulkina T., Schatz G. E. Regional overview // Red List of the Endemic Plants of the Caucasus: Armenia, Azerbaijan, Georgia, Iran, Russia, and Turkey // Botanical Garden Press. – Missouri, 2014. – Vol. 125. – P. 1–23.

**Magomedova M. A. Endemic flora of rocky outcrops of the local territory of Intramountainous Dagestan // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 38–51.**

The endemics of the petrophitic flora of the local territory of Intramountainous Dagestan were studied on the example of the Dahadayevsky district. These are plants of rocky substrates, committed to narrow ecological parameters of the habitat, which are unfavorable for life, but where the largest number of endemic species is concentrated – 160. In the systematic aspect, the leading family containing the largest number of endemics (21 species – 34.4 %) is the Asteraceae family. However, non-dominant families may also differ in increased endemism (Dipsacaceae – 10 %, Campanulaceae – 85.7 %, Valerianaceae – 55.5 %). The leading genera are Astragalus, Bellflower, Yaskolka (6 species each). In general, endemic species in the flora make up 33.5 %, of which 47.5 % have an area within the entire Caucasus; 24.2 % are distributed in the Eastern Caucasus and 5.6 % are local endemics, which indicates the autochthonous flora of petrophytes. Protected species also attach a zoological significance to the territory. There are only 17 of them (10.63 % of endemics and 3.5 % of all petrophytes) 16 species are listed in the regional Red Book. Another species is also registered in the federal Red Book. All of them are confined to maternal outcrops, in connection with which the degree of their vulnerability increases. The flora under study is dominated by obligate petrophytes (75 %), namely, hasmoglyareophytes, which are unevenly distributed over high-altitude plant belts. The greatest diversity of flora is concentrated in the middle mountain belt, which supports the belief that the mid-mountain part of Dagestan is one of the major centers of endemism in the Caucasus.

*Key words:* Intramountain Dagestan, flora, phytodiversity, petrophytes, endemics.

*Поступила в редакцию 12.04.22*

*Принята к печати 29.08.22*