

Армен Л. Тахтаджян

К истории развития растительности Армении

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.—Верхнеплиоценовые и плейстоценовые оледенения и их влияние на лесную растительность Армении.—Эволюция лесной растительности Армении в голоцене.—Субальпийское высокоотравие.—Генезис альпийской растительности.—Основные этапы развития степной растительности.—Развитие ксерофильных редколесий и фриганондной растительности.—Эволюция пустынной растительности.—Заключение.—Литература.

1. Введение

Современный растительный мир Армении формировался в результате преобразования более влаголюбивой и термофильной растительности верхне-третичного времени. В верхне-третичное время на Кавказе была довольно широко распространена богатая, местами субтропическая лесная растительность типа современной растительности южной Японии, юго-западного Китая и атлантических штатов Северной Америки, с сохранившимися, однако, реликтовыми элементами более древней тропической „полтавской“ флоры. Это были большею частью листопадные широколиственные леса, часто необычайно влажные и тенистые, с примесью вечнозеленых двудольных и древних хвойных. Реже, в более возвышенных районах были, вероятно, распространены леса более умеренного и светолюбивого типа, а в сухих южных частях страны уже тогда должны были существовать ксерофильные редколесья и даже формации ксерофильных кустарников и полукустарников полупустынного типа. Но наступившие одно за другим оледенения Кавказа постепенно изменили количественные соотношения всех этих типов растительности, сильно обеднили и уменьшили в размерах дождевые леса с вечнозеленым подлеском, расширили площадь распространения лесов более умеренного типа и способствовали развитию ряда других растительных формаций.

2. Верхнеплиоценовые и плейстоценовые оледенения и их влияние на лесную растительность Армении

В верхнеапшеронское время центральная и восточная части Большого Кавказа испытали оледенение, размеры которого были не только больше современного, но даже больше размеров оледенения последней и предпоследней эпохи (Герасимов и Марков 1939). Рейнгард (1936) считает, что кроме апшеронского оледенения, было еще более раннее—акчагыльское, не такое большое как апшеронское, которое было самым обширным из всех четырех оледенений. Это верхне-плиоценовое оледенение Большого Кавказа не могло не повлиять и на климат Закавказья, который должен был стать более континентальным. Однако, несмотря на это, плиоценовое оледенение относительно слабо изменило климатические условия того времени. „Необходимо ясно подчеркнуть,—говорят Герасимов и Марков (1939),—что флора акчагыла и апшерона, хотя и отражает происшедшее в плиоцене похолодание, не дает основания говорить о большом древнем оледенении акчагыла и апшерона. Климат оставался не более сухим, чем современный, несмотря на то, что указываются следы апшеронского оледенения“. По данным Палибина такой же в сущности характер носила и флора Чауды. Отсюда можно сделать вывод, что до самого четвертичного периода низины Кавказа не испытывали резких изменений климата (Герасимов и Марков 1939). Ископаемая флора говорит о довольно мягком, более мягком чем современный, климате низин Кавказа. Об этом свидетельствуют такие породы, как секвойя, цуга, дзельква, лавровишня и др. (Палибин 1935). По мнению Герасимова и Маркова (1941) одновременное существование больших ледников и теплолюбивой флоры низин может быть объяснено тем, что климат равнин на севере Кавказа и в конце оставался даже более теплым (и влажным), чем современный. Горы под влиянием интенсивных (альпийских) орогенических движений поднялись значительно выше снеговой линии (около 5 км). Обилие влаги способствовало питанию ледников, которые могли спускаться весьма низко в пояс богатой растительности, как это и в настоящее время наблюдается в странах с влажным климатом (особенно в Новой Зеландии). Таким образом, по этим авторам, оледенение в конце плиоцена было исключительно горное и было вызвано не общим изменением климата, а поднятием гор в результате альпийского орогенеза.

За верхне-плиоценовым оледенением следовали плейстоценовые оледенения Кавказа. Каковы были размеры этих оледенений? Как показали исследования последнего времени, есть определенная про-

порциональность размеров древнего и современного оледенения в различных частях Большого Кавказа (Герасимов и Марков 1939). Есть все основания предполагать, что такая же пропорциональность имеется и в Закавказье. Современное же оледенение Армении занимает, как известно, незначительную площадь и состоит преимущественно из небольших фирнглетчеров. Так, например, даже на огромном вулканическом массиве Арарата (5156 м), занятая вечным фирном и льдом площадь равна всего 28 кв. километров. На обширном же массиве Арагаца (4095 м) имеется лишь пять незначительных фирнглетчеров, общая площадь которых равна 5,5 кв. км. На Капуджи-хе, высота которого достигает 3917 м имеются лишь небольшие фирнглетчеры висячего типа. Наконец, небольшие цирковые и высшие леднички имеются также в южной части Армянского хребта (Агри-дага). Из этих фактов можно сделать вывод, что оледенение на Малом Кавказе было менее значительным, чем на более высоком и менее континентальном Большом Кавказе. Тем не менее и на Малом Кавказе имелись значительные пространства ледников. В пользу такого предположения говорят как данные гляциальной геоморфологии, так и те обширные каменные россыпи, происхождение которых связано не только с современными условиями выветривания, но и явлениями морозного выветривания эпох наибольшего оледенения. Однако, на Малом Кавказе, как и на всем Армянском нагорьи отсутствуют следы покровного оледенения. Оледенения здесь были локальные. Это явление можно объяснить тем, что огромные площади нагорья лежали, повидимому, ниже возможного тогда уровня вечного снега. Только такие пункты как Арарат, Арагац, Спитак, Самсар, Абул и др., а на юге Бюракан, Сипан, Нимруд и другие высокие массивы могли заходить своими вершинами за эту линию, где и существовали отдельные местные оледенения.

На Большом Кавказе депрессия снеговой линии в последнюю ледниковую эпоху определяется цифрой 1100 м, хотя в западной его части она достигала 1200 м, т. е. таких же размеров как на Альпах. В Армении же депрессия снеговой линии была наименьшей. Как почти во всех странах Передней Азии и Средиземья, холодным и континентальным ледниковым периодам Средней и Северной Европы и Азии соответствовали здесь прохладные и влажные „плювиальные периоды“, теплым же и влажным интергляциалам соответствовали, наоборот, жаркие, и в то же время сухие климатические условия. Эти чередующиеся влажные и сухие периоды, являвшиеся отзвуками грандиозных ледниковых явлений на севере, оказали огромное влияние на растительный мир страны и сильно изменили первоначальные плиоценовые растительные ландшафты.

Изменения эти были двоякого рода. В прохладные и влажные плювиальные периоды сильно снизились, несомненно, высотные пояса растительности, значительно расширили свои площади более мезофильные типы сообществ, большое развитие получила водно-болотная растительность и произошли другие важные изменения в растительном покрове страны. Но все эти явления не могли иметь катастрофических последствий для лесной растительности, и вымирание большинства верхне-третичных форм трудно объяснить тем, сравнительно небольшим, ухудшением климатических условий, которые имели место в апшероне или даже в плейстоцене. Климат ледниковых эпох был лишь незначительно холоднее современного и изменения его выражались в снижении годовой амплитуды температуры за счет уменьшения, главным образом, летнего тепла. Изменение термического режима сказывалось главным образом в понижении температуры лета, но не зимы, что, конечно, чрезвычайно важно для суждения о влиянии ледникового климата на растительность, поскольку угрожаящим для термофильных растений являются именно слишком низкие зимние минимумы (Малеев 1941).

Гораздо большее влияние чем плювиальные фазы, оказали на мезофильную лесную растительность Армении сухие интерплювиальные фазы плейстоцена с характерным для них усилением испарения и деградацией гидрографической сети. Аридные климатические влияния интерплювиалов распространялись с юга и проникали, видимо, далеко на север, доходя до Большого Кавказа. Эти чередующиеся с плювиальными фазами волны аридного климата должны были оказать очень сильное влияние на мезофильные широколиственные леса Армении. Изменения эти происходили, конечно, не только в Армении. „В сухие и жаркие межплювиальные периоды должно было происходить отеснение более мезофильной флоры Средиземноморья, в том числе и характерных для него гемиксерофильных склерофитов, в более северные части его, а также и в прилежащие к нему части Средней Европы; вместе с тем, с юга должно было идти широкое распространение соответствующих аридному климату крайних ксерофитов, представителей пустынной, полупустынной и горно-ксерофильной растительности Армении и Передней Азии“, писал Малеев (1940). Результатом влияния относительно сухого климата этих межплювиальных фаз было выпадение из лесов Армении и прилегающих районов Малого Кавказа многих влаголюбивых форм. В первую очередь стали сходить с арены, очевидно, такие формы, как *Sequoia Langsdorffii* или *Morus Andrussovi*, которые в настоящее время являются уже вымершими на территории Кавказа. За ними началось сокращение ареалов таких видов, как *Laurocerasus officinalis*,

Zelcova carpinifolia, *Quercus hartwissiana*, *Ostrya carpinifolia*, *Pterocarya fraxinifolia* и многих других. В настоящее время эти растения являются уже реликтовыми элементами флоры Кавказа и сохранились, главным образом, лишь в приморских областях. Вероятно несколько позже началось сокращение ареалов восточной ели и кавказской пихты, двух характерных элементов современной колхидской флоры. Эти две породы отсутствуют не только в Армении, но их нет также и в Талыше, где они несомненно должны были произрастать. Это отсутствие ели и пихты в Талыше также нужно объяснить климатическими условиями интерплювиалов. Аридными же климатическими влияниями интерплювиальных фаз лужно объяснить полное отсутствие в Талыше также представителей *Aristolochiaceae*, *Ericales* (за исключением *Vaccinium arctostaphylos*), родов *Castanea*, *Ostrya*, *Betula*, *Staphylea*, *Aconitum*, *Philadelphus*, *Daphne* и ряда влаголюбивых лесных форм. Говоря о флоре Талыша, Пастухов (1926) утверждает, что в ней особенно кидается в глаза отсутствие такого обычного лесного семейства, как *Ericaceae*, родов *Convallaria*, *Paris*, *Helleborus* и отсутствие хвойных (кроме *Taxus* и *Juniperus*) в горах. Из видов *Lysimachia* столь обычных в лесах, мы имеем здесь всего один *L. dubia*, вид восточно-средиземноморский и реликтовый. Отсутствует характерное для Кавказа *L. verticillata*, также как и эндемичные для Кавказа *Paris incompleta*, *Symphytum caucasicum* и *S. ibericum*. Исчезновение всех этих форм нельзя объяснить себе развитием ледников, тем более, что следов оледенений мы здесь не находим ни в геоморфологии страны, ни в ее растительном и животном мире. Единственной возможной причиной исчезновения этих форм является сухой климат интерплювиалов.

К сухим же межплювиальным фазам плейстоцена нужно отнести исчезновение большинства *Ericales*, а также полное исчезновение каштана из лесов Армении. Из *Ericaceae* в северных районах Армении сохранились лишь немногочисленные реликтовые местонахождения высокогорного вида *Rhododendron caucasicum*. Из других представителей *Ericales* дальше всех на восток идет *Vaccinium arctostaphylos*, встречающийся в Карталинии и Кахетии. Судя по всем этим фактам начавшееся в плейстоцене исчезновение представителей *Ericales* из лесов Северной Армении закончилось лишь в относительно недавние геологические времена, в то время как из лесов Зангезура и соседнего Карабаха они должны были исчезнуть гораздо раньше. Что касается каштана, то его исчезновение из лесов Армении также нужно отнести к относительно недавнему геологическому прошлому. Ближайшими районами его современного распространения являются Кахетия и Карабах. В соседнем с Караба-

хом Зангезуре исчез уже не только каштан, но и бук, хотя в настоящее время обе эти породы могут там свободно произрастать, а каштан даже в одном месте одичал. При этом если исчезновение каштана было связано как с низкими температурами, так и с сухостью, то исчезновение бука нужно отнести лишь за счет сухости.

Таким образом, в течение четвертичного времени лесная растительность Армении постепенно обеднялась влаголюбивыми формами. Но сводилось ли развитие растительности лишь к обеднению? Не обогащалась ли она одновременно целым рядом новых форм?

Согласно широко распространенным в литературе взглядам в ледниковые эпохи на Кавказ проникла целая плеяда представителей бореальной лесной флоры, особенно виды, свойственные хвойным лесам северного типа и субальпийским березнякам. „Надо думать,—пишет, например, Сосновский (1943),—что именно тогда происходило расселение таких древесных пород как береза, осина, сосна, рябина, бредина и др. складывавшихся в новые, необычные для Кавказа фитоценозы“. Особенно часто высказываются подобные взгляды относительно субальпийских берез и сосен. По мнению Медведева (1915) сосна и береза (*B. alba* s. l.) проникли на Кавказ сравнительно недавно в ледниковую эпоху из Европы „через Малую Азию, причем расселение сосны еще не закончено. Этот взгляд повторяется впоследствии и рядом других авторов. Особенно подробно развивал эту идею Тумаджанов (1938). По мнению этого автора объем трансгрессии бореальной флоры на Кавказ в ледниковое время должен быть даже значительно расширен. Он считает, что в ледниковый период с вымиранием многих представителей доледниковой лесной флоры, леса Кавказа, несомненно, обогатились значительным количеством „бореальных“ форм. Наряду с проникновением в ледниковую эпоху на Кавказ сосны и берез секции *Albae* Тумаджанов признает также проникновение *Padus racemosa*, *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, видов рода *Ribes*, *Lonicera xylosteum*, *L. coerulea*, *Quercus robur*, *Q. sessiliflora* и некоторых других. По его мнению в эту эпоху на Кавказ проникла целая плеяда представителей бореальной лесной травянистой полукустарничковой флоры, особенно виды свойственные хвойным лесам северного типа. Таковы виды *Pyrola*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *V. uliginosum*, *Rubus saxatilis*, *Oxalis acetosella*, орхидные *Gymnadenia conopsea*, *Neottia nidus avis*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Melica putans*, многие мохообразные, прежде всего представители боровой формации мхов, многие северные лесные и тундровые виды лишайников и многие другие растения. Исходя из того обстоятельства, что перечисленные растения встречаются в ле-

сах не только разрозненно, но и во главе с сосной образуют также типично северные лесные сообщества, Тумаджанов считает неизбежным допустить возможность миграции в ледниковую эпоху, помимо отдельных видов, также и целых лесных формаций, характерных в настоящее время для лесов севера (или даже крайнего севера).

Мы не можем, однако, согласиться с изложенной выше гипотезой плейстоценовой „бореализации“ лесной флоры Кавказа и в частности плейстоценового происхождения целых лесных сообществ. Как ни убедительно внешне это предположение, ботанико-географические данные не говорят в его пользу. Еще в 1902 году один из наиболее проникательных русских фитогеографов Д. И. Литвинов возражая против происхождения горных сосняков южной России из северных песчаных боров писал следующее: „Мы же думаем, что именно здесь, в горных сосняках, находится их коренное древнее местопребывание, а не в песчаных борах севера, где они позднейшие пришельцы вместе с сосною. Что это так, убеждает нас нахождение этих „чисто лесных“ видов наших северных боров, как-то *Linnaea*, всех *Pirola*, всех *Vaccinium*, *Arctostaphylos*, *Calluna*, *Monotropa*, *Epipogon*, *Goodyera*, *Juniperus communis* и др. на Кавказе, в Малой Азии и частью даже в Авганистане... причем некоторые из них прямо указываются „in pinetis“ или „in abiegnis“ тех стран. Вряд ли кто решится счесть напр. *Goodyera repens* в горных сосняках Авганистана, за занесенные с севера и потому ясно что и горные сосняки в Кокчетавских горах должно рассматривать как сохранившийся островок древней растительной формации“. В настоящее время накапливается все больше и больше данных в пользу того, что все эти „ледниковые реликты“ лесной флоры являются на самом деле доледниковыми иммигрантами и их дериватами, т. е. что проникновение их на Кавказ произошло еще в третичное время. Достаточно проанализировать хотя бы некоторые из представителей этого „бореального“ комплекса, чтобы убедиться в этом. Так, например, ближайшим к *Pinus hamata* видом является не только „северная“ *Pinus silvestris*, которая растет однако также в горах Испании, Северной Италии, Балканского полуострова и всей средней Европы, но еще более близкие закавказские виды. Наличие эндемичных горных видов секции *Lariciones* на Кавказе и в Крыму и их отсутствие в бореальной зоне, говорит о том, что миграция *Pinus silvestris* шла не с севера на юг, как предполагают многие авторы, а что наоборот эта горная сосна лишь впоследствии распространилась на север. Совершенно не вяжется с представлением о плейстоценовой миграции на юг также распространение берез. На Кавказе имеются эндемичные представители как секции *Costatae*, так и

секции *Albae*. В частности здесь встречается эндемичная *Betula gaddeana* из секции *Costatae*, представляющая по целому ряду своих признаков переход к секции *Albae*. Эндемичные виды секции *Albae* встречаются на Кавказе, на Карпатах, в Средиземье и в большом количестве в горах Средней Азии. Некоторые из этих эндемиков являются крайне своеобразными и несомненно очень древними по своему происхождению. Эти данные говорят о том, что в *третичное время наряду с представителями секции Costatae в горах древнего Средиземья произрастали и представители секции Albae*. Аналогичные соображения можно высказать относительно *Rugolaceae* и других упоминаемых Тумаджановым растений, мигрировавших на Кавказ несомненно еще в третичное время. Еще менее вероятно проникновение на Кавказ с севера в ледниковое время таких видов, как *Sorbus aucuparia* или представителей родов *Populus* или *Ribes*. Достаточно даже беглого взгляда на карту их географического расселения, чтобы убедиться в несостоятельности этих построений.

3. Эволюция лесной растительности Армении в голоцене

Послеледниковая эволюция лесной растительности Армении определялась прежде всего наступившей в первой половине голоцена сухой континентальной эпохой называемой обычно вслед за Брикэ „ксеротермическим периодом“. Послеледниковые сукцессии лесной растительности имели, повидимому, такую же приблизительно последовательность, как и в Южной Европе, но конечно, с определенными локальными изменениями. Главными фазами должны были быть фаза сосны, фаза смешанного дубового леса и фаза бука. Однако, отсутствие данных по исследованию торфяников не дает нам пока возможности утверждать это с полной определенностью. Несколько легче судить, при современном уровне наших знаний, о самых последних страницах истории лесной растительности Армении.

Еще в 1921 году почвовед Захаров писал о том, что в Грузии „нахождение различных вторичных и деградированных почв: черноземов, каштановых, красноземов и др., указывает на изменение (в настоящее время) климатических условий в сторону большей влажности...“, что „предшествующий период был более сухим, что степи и степные почвы—черноземы и каштановые—пользовались большим распространением и что в настоящее время происходит надвигание леса на степь“. Большой интерес представляют с этой точки зрения деградированные черноземы Воскресеновского перевала в Северной Армении, изученные Клопотовским (1930). По мнению Клопотовского, деградация этих черноземов произошла недавно в связи с поселением на них леса, надвинувшегося с северных скло-

нов Памбакского хребта и отчасти с южных—Бзовдала и, повидимому, обязано влиянию изменившихся климатических условий, главным образом—увеличению влажности. „Подтверждением наступления леса на травянистую растительность черноземов служит: во первых, наличие черноземов, погребенных серыми лесными почвами под грабово-буковыми насаждениями по северному склону Бамбака, во вторых—наличие темно-серых лесных черноземовидных почв под березовым лесом на южных склонах Бзовдала, и в третьих—факт присутствия на самом перевале деградированных черноземов с остатками древесной растительности (*Pyrus communis* L.). Наконец, 688 мм осадков, выпадающие на Воскресеновском перевале—количество, превышающее необходимое для хода черноземообразования в горах Закавказья, служит прямым указанием на присутствие подходящих условий для поселения здесь леса, а также для деградации черноземов“. Автор приходит к выводу, что „черноземы в районе Воскресеновского перевала раньше, в более сухой климатический период, занимали большую площадь, чем теперь; одна часть их метаморфизировалась в деградированные черноземы и, повидимому, в лесные темно-серые черноземовидные почвы, а другая оказалась погребенной серыми лесными почвами“. Деградированные черноземы Воскресеновского перевала не являются единичным фактом. В значительно больших масштабах наблюдается деградация черноземов в Амасийском районе, Лори, Шамшадине, Апаране и других местах. Очень интересны также описанные Клопотовским (1935) погребенные черноземы на запад от [Дид, расположенной к северу от с. Туманян (Дсех)]. Дсехские черноземы погребены делювиальными наносами, на которых успели уже сформироваться темноцветные почвы лесного облика, более гумидные, нежели погребенные ими черноземы. Эта интересная смена почвообразования в сторону увеличения гумидности почв видимо довольно широко распространена в Северной Армении“. Наконец, интересны в этой связи также серо-каштановые почвы в районе от г. Казаха до сел. Агасу (Клопотовский 1930). Клопотовский ссылается также на наблюдения Виноградова—Никитина, по которым в лесной зоне Армении происходит смена дубовых, менее требовательных к влаге насаждений по северным склонам буковыми, более влаголюбивыми насаждениями. Все это говорит о былом, более широком распространении степных почв черноземного и каштанового типов и последующую частичную гибель их под влиянием воздействия на них лесов, спустившихся с гор. Причина всех этих явлений кроется, по Клопотовскому, в изменении климата в сторону большей влажности.

В своей статье „Борьба леса и степи на Кавказе“ Захаров (1935)

приходит к выводу, что „в настоящий момент всюду на Северном Кавказе и в Закавказье лесные формации надвигаются на степные и более гидрофильные лесные сообщества вытесняют менее гидрофильные“, „хотя человек в своей хозяйственной деятельности задерживает это наступление леса и способствует ксерофитизации растительности“. Захаров приводит многочисленные почвенно-географические факты, подтверждающие это положение. В частности, одним из доказательств некоторого увлажнения современного климата Армении по сравнению с предшествующим периодом он считает ископаемые почвы под лавовыми покровами. Общим и интересным при изучении ископаемых почв является то обстоятельство, что погребенные и древние почвы во всех почти случаях принадлежат к более аридному типу почв по сравнению с современными: так, под горнолуговыми почвами Джаджура (на лавовом покрове) были обнаружены черноземовидные почвы, под каштановыми почвами близ Ленинакана—светлокаштановые, под каштановыми почвами Эривани—бурые и т. д.

К какому же времени относится эта более сухая климатическая фаза? Исследования Г. Ярошенко (1929, 1945), показывают, что этот более сухой период имел место в недавнем историческом прошлом. „300 лет тому назад,—пишет Г. Ярошенко (1945),—сосновые леса имели широкое распространение на склонах всех экспозиции по всей Сев. Армении. Так, например, ущелье реки Бабаджан (Алавердский р-н) было в прошлом занято, главным образом, сосновыми лесами, сменявшимися затем буковыми и грабовыми лесами, на что указывают здесь повсюду попадающиеся в буковых и грабовых лесах перестойные сосны“. По мнению Г. Ярошенко „смена сосны буком и грабом 200 лет тому назад могла произойти лишь в результате увлажнения климата за последние столетия“. Семенное возобновление дуба прекратилось около 200 лет тому назад. До этого же времени дуб в горных лесах Северной Армении был распространен значительно шире чем теперь. Но уже тогда начался процесс смены дуба и сосны другими лиственными породами. Эта смена дуба грабом и буком началась по Г. Ярошенко (1929) сначала на северных склонах, затем перешла на восточные и западные, еще позже, на юго-восточные и юго-западные и сейчас начинает переходить и на южные склоны. Таким образом мы переживаем в настоящий момент время бука.

В субальпийской полосе на худших каменистых и тощих почвах сейчас начинается смена дуба ясенем, на лучших же почвах эта смена началась уже давно и сейчас наблюдается дальнейшая смена дубово-ясеневого насаждения—смешанными насаждениями ясеня,

ильма и клена, с небольшой примесью дуба. На самых лучших почвах субальпийского пояса имеются перестойные насаждения или смешанных лесов, или бука, в которых почва очень богата гумусом и в них лесовозобновление прекратилось (Г. Ярошенко 1929). Естественное семенное лесовозобновление сейчас отсутствует или почти отсутствует на всем протяжении субальпийской лесной зоны, начинающейся на северных склонах на высоте около 1700 м над у. м. и простирающейся до верхней границы леса. Исследования Г. Ярошенко показывают, что основной причиной отсутствия здесь семенного лесовозобновления является избыточная влажность почвы, которая объясняется, с одной стороны, более холодным климатом этой зоны, обуславливающим ослабленное испарение, а также обильными здесь росами и частыми туманами. Однако, наблюдения этого автора показывают, что примерно 200 лет тому назад здесь происходило удовлетворительное семенное лесовозобновление и сейчас в этой зоне весьма обычны насаждения бука и других пород семенного происхождения возраста свыше 200 лет, в то время, как более молодые насаждения имеют только порослевое происхождение. Следовательно 200 лет тому назад здесь климат был суше (Г. Ярошенко 1945).

Судьбы лесной растительности Армении определялись не одними лишь климатическими изменениями. Вулканические плоскогорья Армении были некогда покрыты, вероятно, хотя бы частично лесной растительностью. Плоскогорья эти ныне безлесны. „Грандиозные лавовые излияния четвертичного времени сыграли решающую роль в создании здесь горно-степного ландшафта“, писал я в 1941 году. В Нор-Баязетском, например, районе вулканические извержения четвертичного времени должны были похоронить под андезито-базальтовым покровом всю лесную растительность. Аналогичной была судьба лесной растительности и на Ширакском плато. Таким образом еще до активного вмешательства Homo sapiens обширные пространства лесов были уничтожены вулканическими извержениями.

Многовековая разрушительная деятельность человека окончательно определила современную картину лесного покрова Армении. Деятельность эта сводилась главным образом к уменьшению площади лесов и распространению за их счет ксерофильных редколесий, лугов, степей и культурных территорий. Отрицательное воздействие человека на лесную растительность особенно сильно проявилось в тех частях страны, где более сухие климатические условия затрудняют естественное лесовозобновление. Так, например, в долинах рек Гарни, Веди и Арпа при уничтожении лесной растительности почвенный покров быстро смывается и на скелетном субстрате вскоре

поселяется ксерофильная растительность, затрудняющая новое появление здесь лесных насаждений. Уничтожение лесной растительности является в таких случаях процессом необратимым и смена ксерофильных сообществ древесными насаждениями может осуществиться лишь при сознательном вмешательстве человека как конструктивного, творческого фактора.

4. „Субальпийское высокотравие“

В тесной связи с историей лесной растительности Кавказа стоит развитие так называемого „субальпийского высокотравия“. Высокотравие является очень своеобразным типом растительности, который развивается главным образом вдоль верхней лесной опушки и по небольшим балочкам и западинам верхнего лесного пояса, но может иногда спускаться также довольно далеко вглубь леса. Он отличается гигантским ростом трав и исключительно пышным развитием травяной массы, при полном отсутствии задержания почвы. Борьба за свет во влажных и тенистых условиях произрастания высокотравия приводит к тому, что фотосинтезирующие органы растений выносятся возможно выше и образуют сомкнутый полог, аналогичный древесному пологу в лесу. Это сходство с лесом усугубляется еще тем, что поверхность почвы часто бывает одета своеобразным войлоком из отмерших растений. Однако, в высокотравии, в отличие от леса, ярусность сообщества выражена очень неясно. По Медведеву (1915), буйный рост трав в субальпийском высокотравии „создается условиями позднего таяния снега, когда весенняя растительность развивается на почве, сильно напоенной влагой при относительно высокой температуре воздуха“. Наилучшими условиями для развития высокотравия являются почвенно-грунтовое увлажнение при влажном и теплом периоде вегетации.

Особенно характерно субальпийское высокотравие для влажных районов Западного Закавказья. Высокотравие представляет собой здесь исключительно мощный красочный тип травяной растительности. В нем много древних третичных реликтов как *Inula magnifica*, *Telekia speciosa*, *Heracleum mantegazzianum*, *Campanula lactiflora* и др. На Малом Кавказе высокотравие сильно обеднено. Встречающиеся в Армении клочки субальпийского высокотравия представляют собой лишь бледную копию роскошных высокотравий Западного Закавказья. Здесь отсутствуют многие весьма характерные для этого последнего растения. Для фрагментов субальпийского высокотравия Северной Армении характерны: *Aconitum orientale*, *Delphinium flexuosum*, *Lilium armenum*, *Telekia speciosa*, *Ligusticum alatum*, *Senecio platyphyllos* и др. В более освоенных и сухих районах Малого Кавказа

вместо настоящего высокотравия развиваются полувysокотравные рудеральные сообщества.

Высокотравие не является лишь географическим вариантом широко распространенного типа лугов, как думает Шенников (1938). По своей структуре, отсутствию дерновых процессов, а также чисто физиономически оно очень резко отличается от луга и не может быть соединено с ним в один тип растительности. Не вполне прав также Шенников, утверждая, что высокотравие сингенетически предшествует „настоящему“ лугу. Сукцессионно высокотравие связано в гораздо большей степени с лесом, чем с лугом. Являясь эдафическим субклимаксом леса, оно может держаться длительное время лишь там, где условия для развития лесных сообществ являются неблагоприятными. В большинстве же случаев высокотравие является относительно кратковременной стадией развития растительности, возникающей при снижении верхней границы леса. В Армении высокотравие представляет своего рода „кочующий“ тип, который особенно хорошо развивается на лесных вырубках в тенистых и влажных частях субальпийской полосы леса. Если в некоторых случаях высокотравия и заменяются в процессе дальнейшего развития лугами, то луга эти также являются в свою очередь временной стадией, ведущей к восстановлению конечной стадии—леса. Не только в Армении, но и в Западном Закавказье высокотравия не являются климаксом, как думает П. Ярошенко (1946). Ведь нельзя его считать климаксом только потому, что он может существовать „долгие годы“. Климатическим климаксом в зоне распространения высокотравных сообществ является только лес, который и является поэтому здесь их главным антагонистом.

Когда же возникло субальпийское высокотравие? Несомненный реликтовый характер наиболее типичных растений субальпийского высокотравия Кавказа, особенно же высокотравия Западного Закавказья, говорит об очень большой древности этого своеобразного типа растительности. Говоря о третичных реликтах субальпийской и альпийской растительности Западного Кавказа, Малеев (1941) писал: „Наиболее обильно представлен реликтовый элемент в составе субальпийского высокотравия, которое само по себе представляет реликтовую группировку растительности, повидимому, наименее изменившуюся с верхне-третичного времени и по своему составу и структуре наиболее близкую к субальпийской растительности доледникового времени“. Несомненным реликтом является западно-кавказский *Heracleum mantegazzianum*. Очень древнего происхождения также малоазийско-кавказская *Telekia speciosa*. Реликтовая и несомненно очень древняя *Inula magnifica* является наиболее примитивной

среди кавказских представителей рода *Inula*. Не менее древним видом является *Grossheimia ossica*, являющаяся наиболее примитивным представителем реликтового рода *Grossheimia*. Один из характерных элементов высокотравия—*Senecio platyphyllos*—стоит близко к лесному западно-кавказскому виду *Senecio platyphylloides*, причем оба эти вида являются реликтовыми. Очень древним видом является, безусловно, кавказско-малоазиатский *Aconitum orientale*, обнаруживающий родственные связи с широко-палеарктическими и восточно-азиатскими представителями серии *Longicassidata*. Древний характер имеют также и остальные характерные элементы субальпийского высокотравия.

Можно высказать предположение, что субальпийское высокотравие одного возраста с третичными горными лесами Кавказа и возникло во влажных ущельях верхней лесной полосы вдоль ручьев, т. е. в условиях максимальной влажности. Выше же самих лесов высокотравия и тогда не могли занимать сколько-нибудь значительных пространств. Вряд ли был прав Медведев (1915), представляя себе альпийскую растительность Кавказа в доледниковое время как „густые заросли высоких трав, перемежавшихся с кустами рододендронов и других подальпийских кустарников того времени“. Ведь высокотравие и лес находятся в отношениях антагонистических и, если на верхней опушке леса местами высокотравие заменяет собой древесные насаждения, то это, по справедливому замечанию Панютина (1939), объясняется тем, что „здесь понижается до минимума конкуренция более сильного соперника—леса“. В третичное же время, когда условия для произрастания лесной растительности были наиболее благоприятными, высокотравие должно было занимать лишь относительно скромное место в растительности высокогорий.

В плювиальные фазы плейстоцена высокотравия достигли, вероятно, наибольшего своего развития. Наоборот, наихудшие условия для развития высокотравной формации должны были существовать в сухие интерплювиальные эпохи, а также в послеледниковую „ксеротермическую“ эпоху. В то время как в плювиальные фазы на верхней опушке леса создавались особенно благоприятные условия для роста гигантских трав, в сухие эпохи высокотравия сводились к минимуму. Наиболее разрушительное влияние оказали на высокотравия Малого Кавказа ксеротермические фазы голоцена. Именно иссушение климата свело до минимума площади высокотравий Малого Кавказа. Высокотравия Малого Кавказа разделили здесь судьбу рододендронов.

5. Генезис альпийской растительности

Особый интерес для исторической фитогеографии Армении и всего Кавказа представляет вопрос о происхождении и развитии „горно-криофильной“ растительности: околоснежной „хионофильной“ растительности снеговых ложбинок („приснежников“), низкотравных альпийских лужаек, или „ковров“ и различных петрофильных группировок.

Петрофильные сообщества альпийского пояса являются, по-видимому, наиболее древним типом криофильной травяной растительности Кавказа. При этом растительность скал, россыпей и осыпей настолько своеобразна и самобытна, что мы не можем синхронизировать их образование не только с плейстоценовыми, но даже с верхне-плиоценовыми оледенениями. У петрофильных растений наблюдается целый ряд таких резко выраженных криофильных приспособлений, как подушкообразная форма роста многих скальных растений, способность к перенесению даже в цветущем состоянии очень низких температур, приземистость и т. д. На Арагаце, Гегамских горах, южной части Зангезурского хребта и в особенности на альпийских высотах Ирана петрофиты имеют наряду с криофильными приспособлениями, также целый ряд ярко выраженных ксерофильных приспособлений как, например, очень сильное, иногда почти белоснежное опушение. К своеобразным особенностям альпийских петрофитов принадлежит также „физиокарпия“, или вздутоплодность, наблюдающаяся у таких форм, как *Didymophysa Aucheri* (скалы Арагаца и Апарата), *Coluteocarpus vesicaria* (скалы и осыпи Малого Кавказа и Карсской области), *Physoptychis gnaphalodes* (скалы и осыпи южной части Зангезурского хребта).

Именно среди альпийских петрофитов мы наблюдаем своеобразные резко изолированные формы, происхождение которых, даже если принять во внимание высокие темпы эволюции травянистых форм в открытых сообществах, должно быть отнесено к глубокой древности. Такие формы, как *Physoptychis* (монотипный атропатенский род), *Didymophysa* (2 вида на Малом Кавказе, в Иране и Средней Азии), *Coluteocarpus* (монотипный переднеазиатский род), *Anchonium* (3 вида в Малой Азии, на Малом Кавказе, в Иране и Бухаре) и др. не могли сформироваться, конечно, в короткий промежуток времени отделяющий нас от первых фаз оледенения.

Снежный пояс в наиболее высоких горах Большого и Малого Кавказа должен был существовать еще в доплиоценовые времена и уже тогда должны были возникнуть первые элементы альпийской петрофильной растительности. Из какого же флористического ма-

Труды—5

териала формировалась растительность альпийских скал, россыпей и осыпей?

Анализ систематических связей наиболее типичных альпийских петрофитов приводит нас к выводу, что источником для формирования петрофильной растительности служила скальная и осыпная растительность лесного и степного поясов. Лучшим подтверждением этого положения могут служить систематические связи альпийских представителей родов *Draba*, *Saxifraga*, *Minuartia*, *Sedum* и др. Анализ этих связей ясно показывает, что альпийские петрофиты принадлежат к наиболее специализированным секциям и рядам соответствующих родов, менее специализированные представители которых приурочены к более низким высотам. Кроме того многие из альпийских петрофитов и до сих пор еще не потеряли своей связи с местообитаниями более низких уровней и встречаются часто на скалах в лесном и степном поясах. Эволюция в рассматриваемых генетических рядах шла в сторону возрастающей криофилизации, в результате которой выработались те своеобразные жизненные формы с которыми мы сталкиваемся на холодных скалах альпийских высот.

Происхождение околоснежной, или хионофильной растительности имеет много общего с происхождением альпийских петрофитов. Она также довольно древнего, несомненно доледникового возраста. Снежные пятна должны были существовать на наиболее высоких вершинах Кавказа еще до плиоценовых оледенений и уже тогда могли возникнуть первые „приснежники“. Это доказывается уже тем, что среди околоснежной флоры есть такие формы, которые должны были иметь более длительное время для своего существования, чем промежуток времени от плиоцена до наших дней. Достаточно только указать на *Тагахасум Steveni*, который стоит совершенно изолированно и не имеет прямого родства с другими видами рода *Тагахасум*. Доплиоценовые приснежники Кавказа занимали, вероятно, ничтожные пространства и имели бедный флористический состав. Максимальное же развитие околоснежной растительности должно было иметь место лишь в эпохи плейстоценовых оледенений.

Подобно тому как альпийская петрофильная растительность является производной от скальной и осыпной растительности лесного пояса, так и околоснежная растительность возникла из хионофильной растительности более низких уровней. На основании анализа альпийской хионофильной флоры мы можем сделать вывод, что она комплектовалась из ранне-весенней флоры открытых склонов лесного пояса. Многие из наиболее типичных представителей флоры альпийских приснежников и до сих пор еще не потеряли своих довольно близких систематических связей с ранне-весенней флорой более

низких горных поясов. Приведем некоторые из наиболее характерных примеров таких связей.

Ficaria ficarioides. Типичный хионофильный альпийский вид встречающийся часто весною около тающих снегов. Его ареал охватывает Балканский полуостров, Малую Азию и Закавказье. Ближайший к нему вид *F. fascicularis* является растением нижнего и среднего поясов и приурочен к высотам от 1000 до 2100 метров над уровнем моря. Он распространен на Армянском нагорье, в Иране и Горном Туркменистане. Еще более низкие высоты занимает *F. calthifolia*, растущая по сырым местам и между кустарниками в Южной Европе, Северной Америке, в Крыму, на Кавказе, в Малой Азии, Сирии и Палестине. Наконец *F. verna* широко распространена в различных сообществах луговолесной зоны почти всей Европы, Западной и Средней Азии, Сибири, а также в северном Предкавказье и Западном Закавказье. Последний наиболее широко распространенный вид является в то же самое время морфологически наиболее примитивным и экологически наименее специализированным. Можно поэтому с уверенностью высказать предположение, что эволюция в этой группе шла в сторону возрастающей криофилизации, причем предковые формы были типа *F. verna*, а одним из конечных звеньев криофильной эволюции является альпийская *F. ficarioides*.

Merendera raddeana. Встречается в Колхиде, на Малом Кавказе и в Северном Иране. Является более специализированной, чем распространенная от низменностей до нижне-альпийского пояса *M. trigyna*. Последний вид имеет к тому же более широкий ареал географического распространения.

Gagea glacialis и *G. anisanthos*. Типичные хионофиты встречающиеся, главным образом, в альпийском поясе и распространенные почти по всему Кавказу. Ближе всего они стоят к *G. sulfurea*, *G. fistulosa* и другим видам серии *Eufistulosae*. Наиболее примитивным представителем этого рода является *G. fistulosa*, имеющая в отличие от остальных видов не один, а чаще всего два прикорневых листа. Она встречается на лугах, травянистых склонах и по опушкам на более низких высотах.

В то время, как петрофильные и околоснежные сообщества возникли из аналогичных растительных формаций более низких горных поясов, источником для формирования ковровой растительности служила чисто альпийская флора. Компоненты альпийских ковров не имеют уже очень близких систематических связей с флорой более низких поясов, как это мы видели у элементов околоснежной и петрофильной растительности.

Альпийские ковры возникли, повидимому, позднее чем хионо-

фильные и петрофильные сообщества. Их образование стало возможным лишь после возникновения тех избыточно увлажненных отрицательных форм рельефа, которые обязаны своим происхождением, главным образом, деятельности ледников. Поэтому, хотя начало возникновения элементов ковровой растительности нужно отнести еще к плиоцену, окончательное ее формирование могло иметь место лишь в конце плейстоцена и в начале голоцена, когда на днищах освобождающихся от ледников трогов и цирков стали постепенно формироваться низкотравные лужайки. Частая приуроченность ковров к ледниковым циркам уже неоднократно отмечалась кавказскими ботаниками. По Долуханову (1941) ковры являются „типичным элементом карового ландшафта“, а Федоров (1942) пришел к выводу, что „приуроченность альпийских ковров к ледникам, ледниковому рельефу горных вершин не случайна, она свидетельствует о глубочайшей связи существующей между жизнью ледников, их эволюцией и эволюцией типа растительности, называемого альпийским ковром“.

Каким же путем и из каких источников формировались альпийские ковры? По мнению Федорова (1942) „растительность альпийских ковров имеет много общего с околоснежной растительностью и может быть рассматриваема как прямое производное последней. Отличие состоит только в большей сомкнутости растительного покрова ковров по сравнению с околоснежной растительностью“. Вместе с тем Федоров считает, что альпийские ковры на Кавказе зародились одновременно с возникновением первых оледенений, т. е. еще в третичное время. „Альпийские ковры Кавказа возникли в качестве небольшой каймы околоснежной растительности на вершинах третичных кавказских хребтов, как только в верховьях третичных речных долин образовались пятна снега... Затем, по мере развития из этих снежников каров, постепенно околоснежная растительность сформировалась в сообщество альпийского ковра. Кайма околоснежной растительности расширилась, заняв плоские днища каров“, пишет Федоров.

Однако, в самом конце этой интересной работы об альпийских коврах Кавказа и их происхождении, мы читаем нечто противоположное. „Ковровые растения,—пишет Федоров,—возникли, вероятно, именно из петрофитов, т. к. в третичное время, вероятно, настоящих лугов еще не было. Подтверждением этой мысли могут служить явные родственные связи, существующие у элементов ковра с петрофитами“. Это последнее утверждение Федорова трудно согласовать с высказанной им самим гипотезой происхождения ковров из околоснежной растительности. Согласование это было бы возможно

лишь в том случае, если бы ковры и приснежники состояли из одних и тех же или близких в систематическом отношении растений. В действительности, однако, это не так и подавляющее большинство наиболее характерных и типичных альпийских хионофильных форм не имеет ничего общего с типичными ковровыми растениями и не связано родственными узами с петрофитами. Околоснежная растительность альпийского пояса возникла, как мы видели, из околоснежной же растительности более низких поясов и составляющие ее виды не имеют ничего общего с альпийской петрофильной флорой.

Отношения между коврами и приснежниками не генетические, а сукцессионные. В процессе деградации цирка может произойти смена приснежников коврами, а этих последних—альпийскими лугами, но это не эволюция растительности, а типичная геоморфогенная сукцессия, которая не говорит вовсе о происхождении ковров из околоснежной растительности, а тем более лугов—из ковровых сообществ.

Из числа околоснежных растений лишь очень немногие, как *Taraxacum Steveni*, вошли в состав альпийских ковров. Наоборот, альпийские ковры генетически тесно связаны главным образом с луговой растительностью и возникли несомненно из этой последней. В этом нас убеждает анализ систематических связей наиболее типичных ковровых растений. Приведем лишь несколько примеров таких связей.

Campanula tridentata. Это одно из наиболее типичных и константных растений альпийских ковров. Близкими к нему видами является *C. ciliata* (Большой Кавказ и Западное Закавказье), *C. Dzaaku* (известковые альпы Западного Закавказья), *C. circassica* (Западное Закавказье), *C. Aucheri* (Северный Иран и южная часть Малого Кавказа) и др. „Виды эти,—пишет Фомин (1910),— вполне сформировавшиеся, промежуточных форм между ними нет, и большинство их образовалось по соседству друг с другом“. Сама *Campanula tridentata* встречается на Кавказе и в Малой Азии и происходит скорее всего с Западного Кавказа. Она свойственна почти исключительно альпийским коврам, между тем как другие представители ряда *Scapifloreae*, в особенности *C. Aucheri* и *C. argunensis*, растут только в трещинах скал.

Gentiana pyrenaica и *G. pontica*. Эти два вида также принадлежат к числу наиболее характерных представителей ковровой растительности. Первая из них относится к обширной секции *Chondrophylla*, виды которой распространены преимущественно в горах Азии, вторая же принадлежит к секции *Cyclostigma*.

G. pyrenaica распространена на Кавказе, в Малой Азии, на Карпа-

тах и в Перинеех, хотя отсутствует в Альпах. В Сибири, Тарбагатае, на Саянах, в Прибайкальских горах и в Северной Монголии распространен корреспондирующий вид *G. altaica*. Оба вида очень близки между собой и стоят в секции *Chondrophylla* особняком. По Кузнецову (1896) расширенное рыльце *G. altaica* сближает вид этот с секциями *Thylacites* и *Cyclostigma*. Многолетний корень тоже является признаком, сближающим эти два вида как с двумя последними секциями, так и с секцией *Pneumonanthe*, с которой *G. altaica* сближается еще формой венчика. Наоборот, *G. rugosa* по форме венчика стоит ближе к типичным *Chondrophylla*, а также к секции *Cyclostigma*, с которой сходна также расположением и строением листьев (с *G. imbricata*).

Секция *Chondrophylla* возникла несомненно от более примитивной секции *Pneumonanthe*, причем эволюция от *Pneumonanthe* к *Chondrophylla* шла под знаком возрастающей криофилизации. В то время как представители секции *Pneumonanthe* распространены главным образом в умеренной зоне палеарктики, в лесной полосе, в равнинах, реже в горах, виды секции *Chondrophylla* распространены главным образом на высоком центральноазиатском поднятии и по его окраинам и приспособились к суровому альпийскому климату.

Другой ковровый вид генцианы—*G. pontica*—распространен на Кавказе, в Малой Азии и на Балканах. Он близок к европейской *G. verna*, кавказской *G. oschetica* и малоазиатской *G. Tschichatschevi*. Виды эти относятся к подсекции *Perennes* секции *Cyclostigma*. Секция *Cyclostigma* также является криофильной производной от секции *Pneumonanthe*, причем секция *Thylacites* (*G. acaulis* и близкие виды) является в некоторых отношениях промежуточной между ними.

Таким образом обе криофильные секции—*Chondrophylla* и *Cyclostigma* являются производными от обширной секции *Pneumonanthe*, виды которой встречаются на равнинах и горах Евразии и Северной Америки, главным образом в лесной зоне, гораздо реже в альпийской.

Pedicularis crassirostris. Этот эндемичный для Кавказа вид относится к ряду *Myriophylla* секции *Cyclophyllum* большинство видов которого—азиатские горные растения. Ближайшими его родичами являются *P. Chamissonis* (альпийская область Алтая) и *P. myriophylla* (альпийская область Сибири). В роде *Pedicularis* имеется много высокогорных луговых форм, а среди наиболее примитивных группы мы находим и лесные типы.

Carum caucasicum. Переднеазиатский вид широко распространенный на коврах Малого Кавказа. Близкие виды являются высокогорными луговыми растениями. Из кавказских представителей ро-

да лишь один *C. saxicolum* является скальным растением (известковые скалы Мегрелии).

Plantago saxatilis. Вид этот произрастает на Кавказе как в составе ковровой растительности, так и на лугах и щебнистых местах. Очень близок к европейскому виду *P. montana*.

Sibbaldia semiglabra и *S. parviflora*. Оба вида растут на коврах, каменистых лужайках или же на скалах альпийского пояса, иногда спускаясь до верхней границы леса. Первый из них распространен на Кавказе и в Малой Азии и относится к ряду *Prosimbepites*, куда входит также *S. prosimbens*. Этот последний вид распространен на альпийских лугах, тундрах и каменистых склонах Арктической и Альпийской Европы, Зап. Сибири, Дальнего Востока и Северной Америки. Второй вид распространен на Кавказе, в Малой Азии и в Иране. Близкий к нему вид *S. Olgae* распространен в Средней Азии на открытых склонах в альпийском поясе. Оба вида объединяются Юзепчуком (1941) в одну серию *Cuneatae*.

Veronica gentianoides. Встречается в Крыму, на Кавказе, в Малой Азии и в Иране (альпы Чиляка). Входит в состав ковровой и луговой растительности альпийского и субальпийского поясов. Принадлежит к секции *Veronicastrum*, куда относятся также *V. schistosa* (в Грузии на осыпях в альпийском поясе), *V. serpyllifolia* (на сырых местах в Евразии, Сев. Африке, Сев. и Южн. Америке и Австралии), *V. monticola* (альпийский пояс Северного и Западного Кавказа) и др.

Ranunculus oreophilus и другие виды из серии *Oreophili*. Названный вид распространен на высокогорных лугах, коврах, реже среди камней и в верхней опушке леса. Ареал его охватывает Кавказ и Крым. Как было отмечено Овчинниковым (1937) наблюдаются переходные формы к *R. acutilobus* (высокогорные луга и ковры, заросли рододендронов и иногда березняки Кавказа) и *R. gymnaedepus* (высокогорные луга, ковры и у тающих снеговых пятен на Кавказе).

Cerastium purpurascens. Встречается в коврах, альпийских лугах, зарослях кавказского рододендрона и на травянистых и щебнистых склонах на Кавказе. Ближайшими видами являются *C. meyerianum* (Предкавказье, в лесах) и *C. furcatum* (Восточная Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Китай, в разреженных лесах, на лугах, прибрежных галечниках).

Primula algida. Относится к секции *Farinosae*, куда входят также *P. capitellata* (альпийские высоты Ирана и Афганистана), *P. атмена* (Кавказ, Средняя Азия в альпийском поясе), *P. farinosa* (Сев. и Ср. Европа, Сибирь, Ср. Азия, Тибет, Сев. Америка) и др. высо-

когорные виды. Сама *P. algida* распространена кроме Кавказа еще в Северном Иране, Средней Азии и Западной Сибири и встречается в альпийском поясе.

Myosotis alpestris. Вид широко распространенный в горах Евразии и Сев. Америки. Ближайшим видом является *M. silvatica*, произрастающая в лесах и на лугах.

Potentilla gelida. Широко распространена в тундрах Арктики и высоких горах Евразии. На Кавказе часто встречается в коврах и альпийских лугах. Имеет целый ряд близких видов распространенных в различных областях Евразии.

Этот краткий анализ флористического состава альпийских ковров Малого Кавказа говорит нам о слабой генетической их связи с приснежниками и петрофильными группировками. Гораздо сильнее выражена связь ковровой растительности с альпийскими и субальпийскими лугами. В общем, можно сказать, что ковры являются производными от луговой растительности, причем в их образовании приняли некоторое участие также выходцы из состава околоснежной и петрофильной растительности.

Участие околоснежных форм наиболее заметно на самых ранних стадиях формирования альпийского ковра. В процессе развития ковра типичные хионофиты быстро отходят на второй план и уступают свое место тем формам ковровой флоры, которые являются выходцами из луговой растительности или генетически связаны с луговыми типами. Что же касается петрофильных форм, то их участие наиболее заметно в тех типах ковровой растительности, которые приближаются уже к каменистым лужайкам.

Ковровая растительность формировалась, несомненно, еще до плейстоценовых оледенений. В ледниковые же эпохи пространства, занятые ковровой растительностью, должны были не увеличиваться, как это предполагает Федоров, а наоборот уменьшиться. Уменьшение это было связано с тем, что ледниками были заняты в первую очередь те формы рельефа, на которых формируются ковры. Максимальное развитие ковровой растительности должно было происходить поэтому в течение интергляциалов и особенно в послеледниковую эпоху. При этом на Малом Кавказе развитие ковров происходило не только в относительно немногочисленных здесь цирках, но вообще во всех в экологическом отношении подходящих для этого избыточно-увлажненных депрессиях рельефа. Мы не можем согласиться с Федоровым, который непременным условием развития альпийского ковра считает присутствие постоянного льда или снега. По нашим наблюдениям для существования ковра обязательно не присутствие

постоянного льда или снега, но лишь позднее таяние снежных пятен.

Эпохи оледенений не только не способствовали развитию ковровой растительности, но и не обогатили сколько нибудь заметно флористический их состав. Не в большей степени обогатили они также флористический состав околоснежной и скальной и осыпной растительности. Вместе с тем процессы оледенения лишь в самой незначительной степени способствовали бореальной инвазии. Это объясняется тем, что волны бореальных иммигрантов не могли с легкостью преодолевать те многочисленные барьеры, которыми были окружены изолированные области оледенения Малого Кавказа. Влияние оледенений на альпийскую флору Малого Кавказа должно было сказаться поэтому в еще меньшей степени, чем на альпийских флорах Большого Кавказа и гор Средней Европы. Что же касается пресловутого „аркто-альпийского“ элемента, то в подавляющем большинстве случаев—это растения, являющиеся выходцами из гор Евразии. Еще меньшую роль должны были играть арктические элементы в горах Средней Азии, которые были отделены в плейстоцене полосой пустынь от области развития бореальной флоры. К такому именно выводу приходит Попов (1938), согласно которому „арктические элементы, т. е. позднейшие бореальные, вроде *Dryas*, *Arctous* и т. п. играют ничтожную роль в горах Средней Азии, альпийская флора которых в основном состоит из высокогорных производных третичной лесной флоры Гинкго или же древнесредиземноморских высокогорных типов, т. е. аборигенных образований, часто называемых центрально-азиатскими“. Как до плейстоцена, так и в особенности во время плейстоценовых оледенений эти последние должны были, конечно, влиять на альпийскую флору Передней Азии, хотя и она формировалась главным образом из аборигенных (автохтонных) и широко-евразийских элементов.

6. Основные этапы развития степной растительности

Вопрос о происхождении и развитии горно-степной растительности является одним из наиболее запутанных вопросов фитогеографии Кавказа. По этому вопросу были высказаны самые различные, иногда диаметрально противоположные взгляды. Во всей своей широте „горно-степной вопрос“ был поставлен впервые Кузнецовым (1909) в его „Принципах деления Кавказа на ботанико-географические провинции“. В этой, уже ставшей классической работе, автор ее высказывает предположение, что „в высоких горизонтах гор, под влиянием охлаждения климата, стала ко времени наступления ледникового периода на Кавказе вырабатываться новая ксерофит-

ная растительность—нагорно-степная. Под влиянием ледников и эта нагорно-степная растительность Дагестана и Армении спустилась вниз и затем, по мере обнажения современных кавказских степей она стала распространяться по этим степям, проникая также в соседние лесные провинции и засоряя их своими степными формами". По его мнению растительность степей Предкавказья и Закавказья „по происхождению своему наиболее юная, наименее морфологически устойчивая. Она представляет собой частью более или менее изменившихся потомков нагорных ксерофитов Армении и Дагестана, частью же эмигрантов из соседних степных стран—из степей Европейской России, Средней Азии, Персии, Малой Азии". Но далеко не все элементы кавказских степей считались Кузнецовым потомками нагорных ксерофитов и иммигрантами из соседних степей Европы и Азии. Многие элементы чисто-степной растительности возникли, по его мнению, на Кавказе же из элементов лесной растительности и затем отсюда распространились в свою очередь широко по степям Европы и Азии. В качестве примера Кузнецов приводит степной вид *Vinca herbacea* близкий в систематическом отношении к лесным видам *V. major* и *V. minor*. Такое же происхождение имеют, по его мнению, степные субальпийские формы. В субальпийской области Кавказа, на ряду с формами высокогорными, есть не мало форм общих с черноземными степями Европейской России. Многие из этих форм близко родственны с лесными формами низших горизонтов гор. Эти субальпийские степняки возникли на Кавказе в один из межледниковых периодов или в послеледниковый степной период из форм лесных и затем мигрировали вниз в степи Кавказа, а отсюда по всем черноземным степям Европы и отчасти западной Сибири. В другой своей работе, „Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа", Кузнецов (1910) вновь возвращается к вопросу о происхождении степей. Он пишет здесь, что „широкое и высокое распространение по Кавказу степных элементов, находящихся здесь в естественных и вполне подходящих условиях существования, невольно наводит на мысль, не являются ли и эти степные растения, подобно широко-распространенным нагорно-ксерофитным элементам Дагестана, здесь у себя на родине, и не заселялись ли в значительной мере, конечно, не исключительно, южно-русские степи степными элементами с Кавказа, и именно из Дагестана".

Совершенно иные взгляды развивает Гроссгейм (1936) в своем „Анализе флоры Кавказа". Он считает, что „степная флора возникла и развивалась на равнинах юго-восточной Европы в послеледниковое время, на основе тех бореальных элементов, которые после от-

ступления последнего ледника овладевали освобождающимися из подо-льда пространствами. Понтическая область получила также известный приток средиземноморских видов, а частично и более южных пустынного типа элементов, своеобразно изменившихся на территории слагающихся степей и в комплексе с ксерофитизировавшимися бореальными типами образовавших ту флористическую оригинальную совокупность, которую мы называем в настоящее время степной флорой". Вместе с тем Гроссгейм решительно возражает против заключения Кузнецова и других ботаников о флористической и генетической связи понтической флоры с горно-степной переднеазиатской флорой. Связь эта представляется ему в совершенно другом свете. По его мнению нельзя говорить о происхождении равнинной степной флоры из спустившейся с гор переднеазиатской флоры, но можно говорить о том, что некогда создававшаяся в периоды "среднеазиатских ксерофильных инвазий" некоторая общность флоры обширной мезотической и понтической суши заключала в себе и в Передней Азии, и на северной суше такие элементы, которые позже, во время сложения и формирования степных флор, получили толчек к *параллельному* развитию, как на равнинах южно-русских степей, так и на нагорьях Передней Азии. Этот параллелизм развития, привел к известного рода конвергентному выражению типов растительного покрова и флоры, хотя развитие нагорных степей Закавказья шло, в общем на основе переднеазиатской автохтонной флоры, в то время как развитие понтической флоры шло, главным образом, на основе бореальной флоры.

Наконец, в самые последние годы "степному" вопросу уделил некоторое внимание также Сосновский (1943), который считает возможным признать за степями Закавказья и восточной части Главного хребта переднеазиатское происхождение. Не отрицая возможности существования в плиоцене на подходящих склонах участков степи, Сосновский считает тем не менее, что "степной тип развития и распространения в Закавказье получил в послеледниковую эпоху".

Таковы те главные высказывания по горно-степному вопросу, с которыми мы сталкиваемся в кавказской ботанической литературе. Что же в этих взглядах является правильным и как мы должны представить себе в настоящее время происхождение и развитие степной растительности Евразии вообще и степей Армянского нагорья в частности?

Колыбелью степной растительности не могли быть конечно, южно-русские и вообще восточно-европейские равнины. Такой колыбелью не могла быть и одна Передняя Азия. Первоначальной областью формирования степной растительности Евразии нужно считать

цепи гор, идущие через Средиземье и Западную Азию до Северной Монголии. Степная растительность зародилась в этих горах в неогене и уже отсюда она мигрировала на современные черноземные равнины Восточной Европы и Азии. Целый ряд авторов вполне определенно высказывается за то, что степная флора равнин Европы в основном миграционного происхождения (Крашенинников 1923, 1925, 1937, 1939, Лавренко 1940 и друг.).

По соседству с ксерофильным редколесьями и светлыми лесами уже задолго до ледникового времени сформировались первые наиболее примитивные степные сообщества. В пользу этого предположения говорит флористический состав степных формаций, наличие в их составе таких форм, для объяснения происхождения и распространения которых мы должны допустить третичный их возраст. Несомненно третичного возраста типичный степной род *Stipa* и в частности евразийская секция *Eustipa*. По Клеменцу (Clements 1936) род этот является конечным выражением филетической линии—*Muhlenbergia*—*Oryzopsis*—*Stipa*, которая является преимущественно американской и первоначально северо-американской и возникла в конечном счете из луговых форм. Родство примитивных американских ковылей с менее ксерофильным родом *Oryzopsis* подтверждается как наличием естественных гибридов, так и данными карнологического исследования (Johnson а. Rogler 1943, Johnson 1945). Искключительная же древность рода *Stipa* и по крайней мере миоценовый его возраст подтверждается результатами палеоботанических исследований в Северной Америке. Не менее несомненным является доледниковый возраст и огромного большинства других характерных степных растений. Вместе с тем не подлежит сомнению, что все эти степные роды проникли на Кавказ еще в третичное время. Совершенно неправ был поэтому Вульф (1944), который утверждал, что „в третичном периоде на Кавказе не существовало степной растительности“. Это мнение Вульфа справедливо лишь в отношении более молодых степей Предкавказья.

Каковы же были первоначальные, исходные типы степных сообществ? Исходя из того факта, что „наибольшего разнообразия степная флора достигает не на лессовой черноземной степи собственно, а на безлесных каменистых пространствах“, Литвинов (1902) пришел к выводу, что „каменистые склоны суть как бы рассадники поставляющие материал для заселения лессовой степи“. А так как ту-же самую флору мы находим не только в Европейской России, но и на предгорьях Крыма и Кавказа и острова и островки ее наблюдаются даже в горах Закавказья и даже в Средней Азии, „то это свидетельствует о древности формации, которая в сущности есть ни что иное, как северо-восточный тип формации открытых каменистых

склонов Средиземноморской области, выработавшейся еще накануне ледниковой эпохи".

Накопившиеся после 1902 года ботанико-географические данные полностью подтверждают основные положения гипотезы Литвинова. Несомненно, что в третичное время, когда условия для произрастания лесной растительности в горах Средиземья и Передней Азии были лучше чем в настоящее время, степные сообщества могли занимать лишь такие места, на которых поселение древесной растительности было невозможно в силу чисто эдафических причин. Выражая эту мысль в терминах современной „сукцессионной теории“ Клеменца, мы должны сказать, что степные участки представляли собой „эдафический субклимакс“. Поэтому первоначально такие „прастепные“ сообщества могли формироваться только на более или менее каменисто-щебнистых склонах с маломощной хрящеватой почвой мало пригодной для произрастания лесных сообществ. Именно, среди ксерофильных редколесий должны были чаще всего встречаться такие эдафические условия. На еще более каменистых и щебнистых эродированных склонах должны были произрастать открытые эрозиофильные фриганоидные сообщества.

Ботанико-географический и систематический анализ современной горно-степной флоры приводит к выводу, что элементы этих „прастепей“ возникли из растений редколесий и ксерофилизированных опушечных и горно-луговых растений. Главным источником этих первобытных степей должны были служить травяные синузии ксерофильных редколесий, где они выработались частью в результате ксерофилизации опушечных форм, частью из видоизмененных саванных типов (*Amphilophis ischaetum*), а также в результате инвазии фриганоидных форм.

В пределах Армении третичная степная растительность могла сформироваться, главным образом, в горах более южных частей страны, находящихся в сфере климатических влияний пустынь Ирана. Степи эти носили вероятно фрагментарный характер. Они не могли занимать тогда сколько нибудь значительных пространств и чередовались с лесами и редколесьями. Это были вероятно большею частью разнотравные степи, где, наряду со степными злаками-дернообразователями, очень большую роль играли двудольные травы. Уже тогда должны были существовать также трагантовые степи, в которых среди основного фона травяной растительности были вкраплены подушкообразные кустарнички из родов *Astragalus*, *Onobrychis* и *Acantholimon*. Однако, главной областью формирования и развития трагантовых степей были более аридные нагорья Передней Азии.

Хотя степные сообщества указанных выше типов существовали еще в доледниковые времена, но именно ледниковое и послеледниковое

время дало начало обширным черноземным степям как нагорных вулканических плато Армении, так и равнин Восточной Европы. Как те, так и другие возникли из одного источника—из третичных нагорных степей Передней Азии. Именно этой общностью происхождения, а не „параллельным“ развитием нужно объяснить то поразительное сходство между этими степями, которое уже неоднократно отмечалось разными авторами. Сходство это касается не только физиономических и экологических особенностей этих степей, но и их флористического состава. И там и здесь распространены *Stipa stenophylla*, *S. capillata*, *S. lessingiana*, *S. Joannis*, *S. pulcherrima*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Bromus riparius*, *Agropyron trichophorum*, *A. intermedium*, *Artemisia austriaca*, *Achillea micrantha*, *Filipendula hexapetala*, *Campanula simplex*, *Jurinea arachnoidea*, *Echium rubrum*, *Centaurea ruthenica*, *Serratula radiata*, *S. xeranthemoides*, *Peucedanum ruthenicum*, *Veronica austriaca*, *Astragalus ponticus*, *A. utriger*, *A. subulatus*, *Adonis wolgensis*, *Verbascum phoeniceum*, *V. orientale*, *Ranunculus illyricus*, *R. oxyspermus*, *Nepeta ucrainica*, *Inula germanica*, *I. oculus Christi*, *Carex supina*, *C. melanostachya*, *Linosyris villosa*, *Salvia aethiopis*, *S. verticillata*, *S. nemorosa*, *S. pratensis*, *Eryngium campestre*, *Phlomis pungens*, *Ph. tuberosa*, *Falcaria vulgaris*, *Iris pumila* и др. Наряду с общими видами имеется также целый ряд европейско-переднеазиатских викарных пар степных растений. Таковы, например, пары *Scabiosa ucrainica*—*S. virgata*, *Stachys recta*—*S. atherocalyx*, *Onosma echioides*—*O. setosum*, *Veronica spicata*—*V. transcaucasica*, *Gypsophila paniculata*—*G. bicolor*, *Silene longifolia*—*S. bupleuroides*, *Helichrysum arenarium*—*H. plinthocalyx*.

Однако, несмотря на флорогенетическую общность степей Армянского нагорья и Восточной Европы, развитие их шло в плейстоцене несколько разными путями. Восточно-европейские степи ледникового времени были „перигляциальными степями“. Они были обязаны своим возникновением тому комплексу физико-географических условий (иссушающему действию холодных ветров—антициклонов), который создавался вокруг ледников на юге Русской равнины. О существовании здесь перигляциальных, или „субарктических“ или „арктических“ степей писали Краснов (1888), Литвинов (1890), Крашенинников (1937), Клеопов (1941) и многие другие авторы. В своей работе об ареалах растений приуральских степей Подпера (Podpera 1923) приходит к следующему выводу о времени происхождения перигляциальных степей и о той географической обстановке, в которой они формировались. „Это было вероятно ледниковое время,—пишет он,—давшее начало огромным степям, распространявшимся по равнинным областям всего северного полушария. Растительность субарктической степи на-

ходится в прямой связи отчасти с аркто-третичным высокогорным элементом, отчасти же с полярным и по этой причине имеет значительное распространение по всей северной части евразийского континента". Эти „субарктические степи“ представляли собой настоящие „перигляциальные“ степи, членами которых являлись, по мнению Подпера, главные ингредиенты луговых степей и сибирской лесостепи. Для выяснения характера этих степей исключительное значение имеет исследование реликтовых ассоциаций. В настоящее время известно несколько таких ассоциаций. Так, например, исследования целого ряда авторов приводят к выводу, что ассоциации *Helictotrichetum desertorum* носят реликтовый характер и с ними связан целый ряд редких видов с разорванными ареалами. Наличие реликтовых видов наблюдается в перигляциальных территориях (ледниковых убежищах) Украины, Курско-Орловского плато, Урала и Сибири, но они отсутствуют в ассоциациях со степным овсом, распространенных в эрратической области. Еще более характерным доминантным представителем реликтовых ценозов перигляциальных степей является, как показали дальнейшие исследования (Клеопов 1941) осока низкая — *Carex humilis*, на реликтовый характер которой указывал в свое время еще Хитрово (1907). Интересно при этом, что по мнению Клеопова самой древней растительной формацией с участием *Carex humilis* следует считать „горные сосняки“ в их наиболее редколесных ассоциациях с густым дерном осоки низкой, а также лишенные сосен степные дериваты в убежищах Восточной Европы.

На Кавказе *Helictotrichon desertorum* совершенно отсутствует, но здесь широко распространен другой, более характерный доминант перигляциальных степей — *Carex humilis*. Осока низкая встречается здесь на сухих травянистых склонах, в сухих горных сосняках и иногда еще в своеобразной ассоциации *Festucetum variaе*. Эта последняя также является может быть реликтовой ассоциацией перигляциальных степей. Растительные сообщества типа перигляциальных степей и луговых степей могли существовать в Армении лишь на наиболее высоких плоскогорьях, т. е. в районах, имевших в ледниковое время суровый континентальный климат с относительно сухими летними месяцами. В настоящее время луговые степи Армении приурочены к нагорным равнинам с ясно-выраженными следами былого оледенения, что говорит повидимому о „перигляциальном“ происхождении этих сообществ. Перигляциальная степная растительность могла быть развита на Карсском плато, в Джавахетии и Шираке, где и теперь еще степи и луговые степи являются господствующим типом растительности, а сосновые леса были некогда широко распространены.

Развитие перигляциальных степовидных сообществ играло, однако, лишь второстепенную роль в эволюции степной растительности Армении и всей Передней Азии. Большая часть страны имела в ледниковые эпохи плювиальные климатические условия, которые не только не могли способствовать развитию здесь степной растительности, но должны были вызвать, наоборот, заметное уменьшение занятых ею территорий. Сравнительно небольшие же пространства перигляциальных степовидных сообществ не могли компенсировать эту сильную мезофилизацию степной растительности в плювиальные фазы.

Совершенно иной была судьба степной растительности в теплые и сухие интерплювиальные фазы. Климатические условия интерплювиалов не могли не вызвать сильного распространения сохранившихся с третичного времени термофильных степных сообществ. Эти "теплые" степи достигали в ледниковые эпохи очень большого развития и распространения. Вместе с тем в интерплювиальные фазы термофильные степные элементы проникали в состав перигляциальных сообществ, создавая таким образом, степные группировки смешанного состава.

Окончательное формирование современной степной растительности вулканических плато Армении относится к голоцену. К этому же времени относится окончательное формирование южно-русских степей. Разница между ними заключается, однако, в том, что на степных равнинах Евразии бореальные элементы "холодных" плейстоценовых степей играли несравненно большую роль в формировании голоценовых степей, чем на вулканических плато Армянского нагорья.

Типичная степная растительность возникла на таких черноземных вулканических плато, как Карсское, Ширакское, Джавахетия и бассейн озера Севан. Своего максимального естественного распространения степные сообщества достигли здесь повидимому в "ксеротермическую" фазу.

В некоторых частях Ширакского плато, на склонах Арагаца, на северном побережье оз. Севан, в Вайке (Даралагезе), Зангезуре и в некоторых других местах распространены очень своеобразные горные степи названные мною "трагантовыми степями". Эти степные сообщества с трагантовыми элементами в настоящее время сильно распространяются под влиянием человека, замещая собой во многих местах чисто травяные типы степей.

Некоторые несомненно первичные, древние участки трагантовых степей можно видеть в настоящее время в Вайке и Зангезуре. На склонах же Арагаца и в Амасийском районе, например, трагантовые степи являются несомненно вторичными, антропогенными.

7. Развитие ксерофильных редколесий и фриганоидной растительности

Как ксерофильные редколесья, так и фриганоидная растительность сформировались несомненно еще в третичное время. В глубокой древности редколесных формаций и связанной с ними фриганоидной растительности убеждает нас анализ ботанико-географических и систематических связей их элементов.

В кавказской ботанико-географической литературе вопрос о генезисе ксерофильных („аридных“) редколесий был поставлен впервые Сосновским (1943). По мнению Сосновского „они имеют некую органическую связь с саваннами Старого Света и, пожалуй, даже более тесную, чем те „псевдосаванны“ Средней Азии, о которых писал в свое время Овчинников. Они очевидно представляют собой производное сухих субтропиков. Возможно им приписать африканское происхождение. Главное свое развитие данный тип получил в четвертичную эпоху“. В своих взглядах Сосновский стоит близко к Овчинникову, который утверждает, что *Pistacieta*, *Ziziphieta* и др. „ксерофильные леса“ Средней Азии являются наследием „саванного периода“ (см. Тихомиров 1942).

Анализ состава ксерофильных редколесий не подтверждает, однако, африканского, и в частности, саванного их происхождения. Наоборот, анализ этот приводит нас к выводу, что ксерофильные леса являются в основном дериватом мезофильных лесов аркто-третичного типа. Почти все характерные компоненты редколесий связаны филогенетически с мезофильными аркто-третичными формами и не обнаруживают никакого родства с африканскими саванными типами. Для доказательства этого положения рассмотрим систематические и ботанико-географические связи важнейших компонентов ксерофильных редколесий Армении.

Juniperus foetidissima и *J. polycarpos*. Все виды рода *Juniperus* распространены в северном полушарии, причем на южной окраине ареала рода они произрастают лишь в горах тропической зоны, никогда не встречаясь в саваннах. Представители подрода *Sabina* распространены в умеренных и холодных зонах Евразии и Северной Америки. Наши виды относятся к ряду *Excelsae*, куда входят также *J. excelsa* (Крым, Кавказ, острова Греческого архипелага, Малая Азия, Иран), *J. turcomanica* (Средняя Азия), *J. seravschanica* (Средняя Азия). Что касается *J. foetidissima* и *J. polycarpos*, то первый из них распространен в Крыму, на Кавказе, в Малой Азии, Сирии, на Балканах и на острове Кипре, а второй в Крыму, на Кавказе, в Малой Азии и в Иране.

Paliurus spina-Christi. В роде *Paliurus* около 6 видов распространенных от Южной Европы до Восточной Азии. Наиболее примитивные формы, например, *P. hemsleyanus* и *P. orientalis* произрастают в Китае. В субтропических саваннах Китая одной из характерных древесных пород является *Paliurus sinica*. Встречающийся у нас *P. spina-Christi* является, по сравнению с восточно-азиатскими видами, более ксерофильным. Ареал его охватывает Южную Европу, Добруджу, Болгарию, Крым, Малую Азию, Сирию, Кавказ и Иран. Филогенетически держи-дерево связано с широко распространенным в тропических и субтропических странах обоих полушарий родом *Zizyphus*. Среди видов этого последнего рода имеется ряд типичных саванных растений. Ископаемые остатки обоих родов известны из меловых отложений Европы, Гренландии и Северной Америки и хорошо представлены также в кайнозое северного полушария. По мнению Криштофовича (1941) начало рода *Paliurus* возможно относится еще к потомакским слоям Америки. Из сарматских отложений Орехова на Украине известен *P. zarogensis*. „Род *Zizyphus*, как и *Berchemia*, известен с эоцена Франции до третичных слоев Европы и с мела Америки. *Zizyphus* найден у нас в пеломане южного Урала, цагайских отложениях басс. р. Амура и третичных слоев Сахалина и на Дону“ (Криштофович 1941).

Pistacia nutica. Род *Pistacia* можно разделить на две секции—*Terebinthoides* и *Lentiscoides*. К первой группе относятся листопадные формы, ко второй—вечнозеленые. Листопадные фисташки распространены в странах Средиземья, в Крыму, Малой Азии, на Кавказе, в Иране, Афганистане, Белуджистане, Средней Азии, Гималаях и Восточной Азии. Наиболее примитивные формы (*P. chinensis* и близкие виды) сосредоточены в Восточной Азии. Древность этих последних подтверждается тем, что описанная из олигоценовых отложений Богемии *P. bohémica* близка к *P. chinensis*. Западно-азиатские и средиземноморские виды являются более специализированными типами. Ареал интересующий нас *P. nutica* охватывает Хиос, Родос, Малую Азию, Крым, Кавказ, Иран, Афганистан. Ближайшими родичами этого вида являются средиземноморские виды *P. terebinthus* и *P. atlantica* и западно-азиатские виды *P. palaestina* и *P. cabulica*.

Среди листопадных фисташек саванные виды полностью отсутствуют. Встречающиеся же в китайских саваннах *P. weinmannifolia* относится к секции *Lentiscoides* и является довольно специализированной, склерофильной формой.

Celtis caucasica и *C. glabrata*. Первый из них распространен в Причерноморье, Крыму, на Кавказе, в Иране и Средней Азии. Ареал

второго вида ограничивается Причерноморьем, Крымом и Кавказом. Эти виды очень близки к средиземноморскому виду *C. australis* и обнаруживают вместе с последним ясно выраженное восточно-азиатское родство. Китайские виды *C. Julianae*, *C. Koratensis*, *C. labilis*, *C. bungeana* и др. обнаруживают более или менее близкое родство с нашими видами. Все эти виды относятся к секции *Euceltis*, куда входят около 30 трудно различимых видов распространенных в умеренных зонах Северного Полушария. Ископаемые остатки *Celtis* обычны в олигоцене, миоцене и плиоцене Европы, Китая и Соединенных Штатов и указаны А.Криштофовичем для плиоцена оз. Иссык-Куль (устн. сообщ. А. К.).

Punica granatum. Ареал этого вида охватывает Восточное Средиземье и Переднюю Азию до Гималаев. Второй вид рода *Punica*—*P. protopunica*—произрастает на острове Сокотра. В олигоценовых отложениях Южной Франции *Punica* встречается с такими автохтонными древнесредиземноморскими формами, как *Nerium oleander* и *Laurus canariensis*.

Acer ibericum. Установленная Поярковой (1933) секция *Goniocarya*, куда относится и грузинский клен, объединяет виды двух близких средиземноморских серий—*Opulifolia* и *Monspessulana*. Виды первой серии являются обитателями широколиственных горных лесов, виды же второй секции селятся обычно по опушкам и на открытых склонах входя в состав редколесий.

Секция *Goniocarya* является одной из очень древних. Первые ископаемые ее остатки найдены в олигоценовых отложениях Евразии. „Уже тогда существовали оба современные типа—тип *A. opulifolia* Vill. с 5-лопастными на вершине крупнозубчатыми листьями и тип *A. monspessulanum* L. с 3-лопастными цельнокрайними листьями“ (Пояркова 1933). В миоцене и плиоцене оба эти типа были представлены уже многочисленными формами.

Как указывает Пояркова (1933) „секция *Goniocarya* является одной из тех немногих групп, которые в Восточной Азии не имеют не только близких видов, но также и серий, с которыми ее можно было бы поставить рядом. Но зато она имеет близкого родственника в Северной Америке в лице ряда видов, близких к *A. saccharum* Marsh. (секция *Sacharina*), который является заменяющим к двум средиземноморским рядам—*Opulifolia* и *Monspessulana*. Родство между этими тремя группами столь несомненно, что их следует рассматривать как дериваты одного общего очень древнего предка. Родину этого предполагаемого предка естественно надо искать в общем центре всего рода, в восточной части Ангарского материка, откуда в период, предшествующий палеоцену, он мигрировал в Северную Америку. Когда и где произошло отщепление от него родоначальников этих

трех ветвей, дифференцированное потомство которых в настоящее время мы находим, с одной стороны, в Северной Америке, а с другой в области Средиземья? Несомненно, что это должно было произойти еще на протяжении того же допалеогенового периода, так как уже в палеогеновое время оба европейских цикла, со всеми своими специфическими особенностями, имеются налицо. Наиболее вероятным представляется, что расщепление исходного древнего типа и формирование из него новых групп происходило в арктической области, в этом центре пышного развития дотретичной флоры. Отсюда они уже расселились по Северной Америке и Европе".

Географический ареал грузинского клена охватывает Малый Кавказ, Кубинский район, Талыш и Западный Эльбурс. В восточной части Эльбурского хребта (в Асхабадской провинции) и в Колет-даге грузинский клен замещается близким видом *A. turcomanicum*. Другими близкими к грузинскому клену видами являются *A. monspessulanum* (Средиземье), *A. assyriacum* (Вост. Ассирия и Каппадокия), *A. cinerascens* (юго-восточный Иран) и др.

Cotinus coggygia. В роде *Cotinus* имеется всего лишь два вида—*C. americanus* и *C. coggygia*. Первый из них широко распространен в Северной Америке. Второй распространен в Южной Европе, на Украине в Святых горах (реликтовое местообитание), на р. Дону, в Крыму, на Кавказе и вообще в Западной Азии, в Гималаях и Центральном Китае. Остатки *Cotinus* очень обильны в миоценовых и плиоценовых отложениях Европы.

Pyrus salicifolia, *P. Sosnovskyi* и близкие виды. Ареал рода *Pyrus* простирается с запада на восток с гор Атласа и Южной Франции до Японии и острова Формоза, и с севера на юг от Прибалтики до Индии (Федоров 1943). Наибольшее количество мезофильных древних форм сосредоточено в Восточной Азии. Значительно меньше их в горах Атласа, в Передней Азии и особенно в Средней Азии. В этих окруженных аридными пространствами областях, главным же образом в Передней Азии, происходила усиленная ксерофильная эволюция вызвавшая образование значительного количества ксерофильных типов. Здесь возникли „молодые ксерофильные“ расы, географически и экологически приуроченные в горах к поясу светлых дубовоплодовых лесов и аридных редколесий" (Федоров 1943). Эта ксерофилизация видов проявляется „в постепенном сужении пластинки листа, ее отвердении, утолщении кутикулярного слоя, измельчении плодов, усилении развития каменистых клеток и мякоти плода, уменьшении роста, в превращении дерева в кустарник". В результате возникают такие резко выраженные ксерофильные формы, как *Pyrus salicifolia*, *P. Sosnovskyi* и близкие виды. Поэтому для Кавказа

и прилегающих областей Передней Азии считается характерным: 1) обилие и разнообразие видов, 2) небольшое число древних примитивных типов и наоборот большое количество дериватных, ксерофильных видов, 3) ясно выраженный процесс видообразования, 4) слабая географическая расчлененность рас, 5) молодой прогрессивный эндемизм и малое число реликтовых форм" (Федоров 1943).

Amygdalus fenzliana. В роде *Amygdalus* имеется свыше 40 видов распространенных от Алжира и Средней Европы до Центрального Китая и Восточной Сибири. Ближайшим родом является *Euplectocladus* (Западная часть Северной Америки), виды которого очень сходны с представителями секции *Chamaeamygdalus*. Оба рода являются несомненно ксерофильными производными аркто-третичного рода *Prunus*. Обычный в редколесьях Закавказья *Amygdalus fenzliana* принадлежит к наиболее примитивной секции *Euamygdalus* и филогенетически довольно близко связан с *A. communis*.

Рассмотренные примеры ясно показывают, что древесные и кустарниковые элементы ксерофильных редколесий возникли на основе "аркто-третичного" флористического материала и не имеют никаких генетических связей с африканскими саваннами. С несколько большим основанием можно было бы говорить о некоторой отдаленной их связи с субтропическими саваннами Юго-Западного Китая. Но связь эта очень слабая и не прямая, а косвенная—через родство с саванными формами *Paliurus* и *Ziziphus*. Сам *Paliurus spina-Christi* стоит ближе к более северным видам держи-дерева, чем к саванному виду *Paliurus sinica*.

Что касается травяного покрова ксерофильных редколесий, то он отличается несколько большей пестротой своих генетических элементов. Здесь также господствуют ксерофилизированные элементы аркто-третичной флоры, но встречаются также другие генетические элементы. В частности о некоторых отдаленных связях с саваннами говорят широкораспространенный в редколесье *Amphilophis ischaemum* и встречающийся в шибляке Зангезура *Diplachne serotina*, являющиеся представителями характерных для африканских саванн *Andropogoneae* и *Eragrosteae*. Однако роды *Amphilophis* и *Diplachne* встречаются не только в Африке и не только в саваннах. Виды этих родов встречаются преимущественно в тропических и субтропических странах Старого и Нового Света, но немногие из них произрастают и в умеренных областях.

Столь слабая связь флоры ксерофильных редколесий Армении с флорой саванн говорит о том, что редколесья не являются ни в коем случае результатом трансформации саванн, как это можно было предполагать при поверхностном их сравнении. Ксерофильные ред-

колесья развивались из светлых лесов аркто-третичного типа. Они возникли из растительности нижней опушки леса в областях, где нижняя граница леса определяется аридным климатом.

Для истории ксерофильных редколесий Закавказья значительный интерес представляют растительные остатки найденные в межледниковых (рисс-вюрмских?) отложениях Апшерона близ с. Бинагады (Петров 1939, Богачев 1940). Из древесных растений были обнаружены листья и прекрасно сохранившиеся плоды *Pyrus salicifolia*, стволы и вполне зрелые шишки древовидного можжевельника *Juniperus polycarpus*, недоразвившиеся плоды фисташки *Pistacia mutica*, древесина и листья тамариска, куст гранатника, несколько кустов толстой виноградной лозы *Vitis cf. silvestris* и косточки *Cerasus microsagra*. Из травянистых растений довольно часто находятся плоды зонтичного *Zozimia*. Встречен также стебель высохшего колючего астрагала, бобы верблюжьей колючки, стручки крестоцветного, корзинки какого-то чертополоха и мелкие луковицы лилейных. Часто попадаются целые кусты и группы полыни и группы солянок занесенные песком и пропитанные нефтью. Судя по найденным остаткам растительный покров представлял типичное ксерофильное редколесье, где пространство между несомкнутым древостоем было занято ксерофильной травянистой растительностью. Именно таким образом характеризуют условия того времени Петров (1939) и Богачев (1940).

Межледниковое ксерофильное редколесье Апшерона говорит о том, что в плювиальные фазы плейстоцена редколесные сообщества были распространены в пустынных районах Восточного Закавказья значительно шире, чем в настоящий момент. При этом они были распространены не только на горных склонах, но и в плакорных условиях. Позднее эти ксерофильные редколесья вытеснялись при иссушении климата более ксерофильной пустынной растительностью, а затем их площадь стала сильно сокращаться под воздействием человека.

С ксерофильными редколесьями генетически тесно связана фриганоидная растительность. По времени возникновения она не древнее ксерофильных редколесий, но и не намного моложе ее. В основе своей она явилась результатом трансформации ксерофильных редколесий, но в ее сложении приняли участие и формы чуждые этим последним.

В своей уже не раз упоминавшейся нами работе о принципах деления Кавказа на ботанико-географические провинции, Кузнецов рассматривает ксерофильную растительность Армении „как существующую со времени конца третичного периода (может быть со времени плиоцена)“. По его мнению „в третичный период тип этот имел

незначительные районы распространения. Он возник всего в двух местностях Кавказа, отличавшихся предположительно и в третичный период более континентальным климатом — в Армении и Дагестане. Но, по мере охлаждения климата Кавказа, в особенности же по мере осушения климата этого под влиянием усыхания Арало-Каспийской низменности, ксерофитный тип растительности получил наилучшие условия для широкого расселения на Кавказе, в особенности по восточной его части. Эти новые климатические условия дали возможность нагорным ксерофитам Армении и Дагестана широко распространиться по Кавказу. Еще более древний возраст приписывает переднеазиатский „горно-ксерофильной“ флоре Гроссгейм (1936). По его мнению время проникновения переднеазиатских ксерофитов на Кавказ можно считать со среднего миоцена. Проникновение это происходило волнообразно, то усиливаясь, то ослабевая. В эоценом и палеогеном веках, когда суша на Кавказском перешейке завоевывала громадные пространства, процесс проникновения на север южных ксерофитов значительно усиливался, и наоборот, относительно влажные и холодные времена ледниковых наступлений могли совершенно прекращать этот процесс и даже оттеснять на юг и, частично уничтожать проникшие до этого на север переднеазиатские элементы. Что касается Нагорного Дагестана, то Гроссгейм, в отличие от Кузнецова, считает, что он представляет собой в настоящее время особый вторичный центр видообразования, и притом видообразования молодого, прогрессивного.

Флористический состав фриганоидной растительности отличается глубоким своеобразием. Наличие в составе этой растительности ряда оригинальных родов и большого числа резко обособленных видов говорит о ее глубокой древности. Однако флору фриганоидных сообществ нельзя назвать реликтовой. Территориально фриганоидная растительность продолжает расширяться, причем это расширение происходит не только под влиянием деятельности человека, но и в силу ряда геоморфологических и климатических факторов. Наряду с расширением ареала составных элементов фриганоидной растительности, флористический ее состав продолжает обогащаться в силу интенсивно протекающих процессов видообразования. Фриганоидная флора Передней Азии, и в особенности Ирана, является глубоко прогрессивной. Она необычайно богата исключительно полиморфными группами растений и буквально насыщена молодым эндемизмом. Особенно наглядно проявляется этот молодой эндемизм в таких до крайности полиморфных родах, как *Cousinia*, эндемичные расы которой бывают приурочены часто к самым ничтожным пространствам, иногда всего лишь к бассейну небольшой реки.

Наименее своеобразными компонентами фриганоидных сообществ являются древесные и кустарниковые формы. В растительных сообществах типа фриганы очень часто встречаются *Amygdalus fenzliana* (а в районе Мерги—*A. nairica*) и *Rhamnus Pallasii*. Довольно обычны также *Pyrus salicifolia* (в верхней полосе фриганы), *Cercasus agachina* и иногда каркас и фисташка. Кустарники обычно встречаются в расщелинах скал и в промежутках между обломками пород, где возможно накопление мелкозема и влаги, а также на делювиальных террасах. В верхней полосе скелетных гор кустарники встречаются в большем количестве (Тахтаджян 1937). Все эти кустарники встречаются и в ксерофильных редколесьях.

Более характерны для фриганоидной растительности „подушкообразные“ трагантовые кустарнички из родов *Astragalus* и *Acantholimon*. Трагантоидные подушечные формы возникли на высоких сухих нагорьях Передней и Средней Азии. По мнению Невского (1937) основным условием развития трагантоидного типа растительности является сильнейшая сухость воздуха при относительно благоприятных условиях увлажнения каменистого субстрата. Именно такие условия создались с древнейших времен на высоких сухих нагорьях Средней и особенно Передней Азии.

„Флористический анализ трагакантоидов показывает, что в подавляющем большинстве они являются переработанными (ксероморфизированными) типами мезофильной флоры гинкго“, писал Невский в 1937 году в своей замечательной работе „Материалы к флоре Кугитанга“. Ксерофильные трагантоидные формы филогенетически связаны с мезофильными исходными типами. В этом убеждают нас систематические и ботанико-географические связи трагантоидных родов.

Подрод *Tragacantha* рода *Astragalus* выделяется в настоящее время некоторыми авторами в самостоятельный род (Борисова 1936). Виды этого подрода (или рода) распространены на островах и побережьях Средиземного моря (Испания, Франция, Италия, Греция, о-в Крит), в Малой Азии, Сирии, Закавказье, Иране и Средней Азии (Копет-Даг, Памиро-Алай, Тянь-Шань). Трагантовые астрагалы с их шерстистыми чашечками, колючими черешками, наличием камеди, ярко выраженной ксерофильностью и другими признаками несомненной специализации представляют собой группу дериватную, возникающую из более мезофильных и менее специализированных аркто-третичных астрагалов.

В роде *Acantholimon* насчитывается около 100 видов распространенных в восточной Греции, Крите, Малой Азии, Сирии, Закавказье, Иране, Белуджистане, Афганистане, Средней Азии (Копет-

Даг, Зеравшан, Шугнан, Памир, Тянь-Шань, Памиро-Алай) и западном Тибете. Самыми примитивными представителями рода можно считать виды иранской секции *Armeriopsis* с многоцветковыми колосками, крупными розово-красными чашелистиками и крупными прицветными листьями. Ближайшим к *Acantholimon* родом является эндемичный для гор Западного Тянь-Шаня монотипный род *Chomutowia* (Федченко 1922). По словам Федченко *Chomutowia* является, вообще говоря, менее ксерофильным чем виды *Acantholimon*. Повидимому прав этот автор считая род *Chomutowia* древним, реликтовым родом, близким к первичным *Acantholimon*.

Одним из наиболее любопытных кустарниковых компонентов фриганоидной растительности является *Zygophyllum atriplicoides*. Его происхождение совершенно иное, чем большинства других кустарников фриганоидных сообществ. По мнению Попова (1927) „современное распространение рода *Zygophyllum* не позволяет ни в коем случае связать его историю с третичной циркумполярной сушей или с Ангарским материком, этой древней макушкой Азии, райским островом, покрытым пышными лесами, из которого пошли впоследствии новые расселения (Зюсс). Его корни явственно лежат гораздо дальше к югу, на африкано-австралийской суше, в горячей пустыне, под жгучим солнцем, где только камень горных пород, не пышные леса украшают землю своими прихотливыми обломками“. Упомянутый нами *Zygophyllum atriplicoides*, относится к подроду *Euzygophyllum*, который охватывает, в понимании Попова (1925), все африканские и азиатские виды рода (кроме *Z. fabago*), а также австралийский *Z. fruticulosum*. „Этот подрод включает секции *Agrophyllum* и *Sarcensia*, предложенные Энглером, т. е. все кустарниковые формы, которые по способу роста следует противопоставить травянистым формам подродов *Fabago* и *Roepera*“. Ареал *Z. atriplicoides* охватывает Сирию, Иран, Южное Закавказье, южные районы Средней Азии, Афганистан и Белуджистан. В систематическом отношении он является довольно изолированным.

Очень большую роль играют во фриганоидных сообществах различные ксерофильные полукустарники и многолетники, особенно из родов *Stachys*, *Salvia*, *Phlomis*, *Artemisia*, *Teucrium*, *Tanacetum*, *Onosma*, *Rindera*, *Thymus*, *Helichrysum*, *Rubia*, *Silene*, *Hypericum*, *Acanthophyllum*, *Allochrysa*, *Hymenocrater*, *Eremostachys*, *Cousinia*, *Tomanthea*, *Centaurea*, *Echinops*, *Ziziphora*, *Scutellaria* и др. Историко-географические их прошлое очень различно. Большинство из них несомненно аркто-третичного происхождения. Целый ряд таких аркто-третичных родов, как *Tanacetum*, *Serratula* или *Thymus* дал начало в средиземноморской области особым ксерофильным сериям и

целым секциям. Некоторые же из них, как например, *Acanthopyllum*, *Allochrusa*, *Cousinia*, *Tomanthea*, *Microlophus*, *Cheirolepis*, *Нуменосра-тер* и др. являются уже, несмотря на свои ясно выраженные аркто-третичные связи, чисто средиземноморскими родами крайне характерными для фриганоидных сообществ. Одним из таких родов является род *Cousinia*.

Родоначальниками кузиний были третичные формы рода *Arctium* (Тахтаджян 1937). Род *Arctium* является типичным представителем аркто-третичной лесной флоры Северного Полушария. Его представители распространены в умеренных областях и представляют собой мезофильные травы. Род *Cousinia* распространен в горах Передней и Средней Азии. Наибольшее количество его видов сосредоточено в западном Тянь-Шане и Памиро-Алае. Наиболее древней группой видов в роде *Cousinia* является секция *Lappaseae*. Это большей частью мезофильные травы с широкими слабо опушенными листьями. По внешнему облику, по строению семянки и другим признакам они чрезвычайно близки к лопухам. В пользу их древности говорит также очень широкий ареал, простирающийся от Джунгарии до Ирана и охватывающий почти весь ареал рода. При этом многие представители этой секции распространены на высокогорных лугах и в кустарниковых зарослях. Наиболее древние виды кузиний явно тяготеют к северо-восточному крылу ареала всего рода и являются горно-мезофильными типами. Это указывает на то, что именно здесь, в обширной системе Тянь-Шаня, Памиро-Алая и примыкающих к ним гор Афганистана и Северо-Восточного Ирана третичные лопухи, выходцы „тургайских“ листопадных лесов, трансформируясь под влиянием усыхающего климата, дали начало роду *Cousinia*. По мере усыхания Тетиса и возрастающего недостатка влаги на юге Тургайской провинции, мезофильные леса должны были уступить свое место более ксерофильным типам растительности. К этому именно времени должно быть приурочено возникновение рода *Cousinia*. Первоначально это были, вероятно, сравнительно тенелюбивые растения парковых лесов и кустарниковых зарослей, но впоследствии они должны были стать обитателями горных лугов, а затем и ксерофильных редколесий и степей. На Тянь-Шане и Памиро-Алае были вполне благоприятные условия для интенсивной ксерофилизации всего рода, и там, всего вероятнее, выработались первоначально ксерофильные кузинии. Первоначальный и исходный тип очень рано попал, вероятно, в Переднюю Азию и дал здесь начало многочисленным оригинальным типам. Об этом свидетельствует отчасти реликтовый вид *C. amplissima*, встречающийся в кустарниковых зарослях Ирана и Афганистана. Своеобразие переднеазиатских циклов

рода и наличие здесь своих эндемичных секций также говорит за это предположение. Во вторую половину третичного периода кузиини должны были занять большую часть аридных областей Передней Азии. Пустынный период, непосредственно следовавший за влажной эпохой плейстоцена, создал условия для бурного видообразования кузииний. В Передней Азии наибольшего своего развития кузиинии достигают на Иранском нагорьи, где сосредоточено большое количество эндемичных форм, характеризующихся очень небольшим ареалом. При своем дальнейшем движении на запад кузиинии достигают Малой Азии, где они в настоящее время отличаются не меньшим богатством эндемичных форм (Тахтаджян 1937).

Далеко не все полукустарниковые и многолетние компоненты фриганоидных сообществ имеют, однако, аркто-третичное происхождение. Так, например, роды *Echinops* и *Andrachne* имеют несомненное тропическое происхождение. Род же *Helichrysum*, большинство видов которого произрастает в Южной Африке и Австралии, является типичным древнегондванским элементом проникшим в средиземноморскую область еще в палеогене. Повидимому древнегондванского происхождения также два близких рода *Rindera* и *Parasacuum*. Представители этих очень полиморфных родов распространены в настоящее время в Средней Европе (только *Rindera*), Средиземье и Средней Азии. О древнегондванских связях этих родов свидетельствуют близкие к ним и в то же время более примитивные монотипные роды *Myosotidium* (остров Чатам близ Новой Зеландии) и *Tysonia* (юго-восточная Африка).

Заметную роль во фриганоидных сообществах играют различные луковичные и корневищные однодольные из родов *Allium*, *Iris*, *Tulipa*, *Muscari*, *Bellevalia* и др. Виды их являются или общими с ксерофильными редколесьями и степями или генетически связаны с ними. Среди них имеется огромное количество эндемичных форм относящихся в большинстве случаев к чисто средиземноморским циклам.

Что касается многочисленных во фриганоидных сообществах однолетних растений, то они являются или общими со степями, ксерофильными редколесьями, полупустынями и пустынями или же представлены характерными фриганоидными формами, генетически связанными с компонентами родственных растительных сообществ. В историко-географическом отношении однолетники отличаются здесь наибольшей гетерогенностью.

Таковы основные генетические связи той пестрой и разнородной группы растительных сообществ, которая объединяется под именем фриганоидной растительности. Отсутствие палеоботанических

данных лишает нас, к сожалению, возможности сделать какие-либо определенные выводы о перипетиях плейстоценовой и голоценовой их истории. Несомненно, однако, что сформировавшаяся еще в третичное время растительность эта должна была испытать очень значительное сокращение и обеднение в пльвиальные фазы плейстоцена и вновь получить пышное развитие в межпльвиальные сухие эпохи и в последнепльвиальное ксеротермическое время.

В настоящее время элементы фриганоидной растительности Ирана постепенно проникают по эрозионным осям речных долин в области степной и даже лесной растительности. По реке Ахурян они проникают в степной Амасийский район, а в бассейнах рек Гарни, Веди, Охчи мы наблюдаем их инвазию даже в область лесов и высокогорных лугов. Человек в сильнейшей степени способствует этой инвазии и нарушая первоначальный растительный покров вызывает срыв почвенного покрова и вторжение ксерофильных пришельцев.

8. Эволюция пустынной растительности

Пустынная растительность Армении, которая занимает здесь незначительную площадь в долине среднего Аракса, представляет значительный историко-географический интерес. Она складывается из нескольких совершенно различных, по своим экологическим особенностям, и по своему происхождению, типов. Наибольшие пространства заняты галофильной пустыней. Значительно меньшие пространства занимает эфемерная пустыня и очень незначительными фрагментами представлены псаммофильные и гипсофильные сообщества.

Современная галофильная пустынная растительность северного полушария формировалась несомненно на берегах Тетиса. В своей работе о происхождении флоры пустынь Средней Азии Ильин (1937) привел очень веские доказательства в пользу той мысли, что „страны окружающие древний обширный средиземноморский бассейн, имели искони свою характерную пустынную или вернее солончаковую флору, следы которой мы находим на всем протяжении ее бывшей территории“. Доказательством этого положения могут служить эндемичные древнесредиземноморские роды семейства *Chenopodiaceae*. „Мы знаем в настоящее время значительное количество родов, характерных только для этой области, как например *Halocnemum*, *Beta*, *Halopeplis*, *Seidlitzia*, *Arthrophytum*, *Cornulaca*, *Anabasis* и многие секции *Salsola*, *Halogeton* и др., которые не имеют никаких корней ни в тропической, ни в южной Африке и отсутствуют также совсем в Новом Свете. Только некоторые из них (*Halogeton*, *Anabasis*)

единичными видами заходят в пределы Центральной Азии, что впрочем, несколько не меняет общей картины. Все это несомненно глубоко третичные роды, образовавшиеся в пределах древнего Средиземья, которые имели свою характерную прибрежно-солончаковую растительность, самостоятельно развившуюся параллельно с тропическо-лесными флорами" (Ильин 1937). Эта древнесредиземноморская солончаковая растительность первоначально зародилась однако не на берегах Тетиса, а развивалась здесь на базе того более древнего "панэремейского" ядра, которое связано в своем происхождении с тропической флорой (Тахтаджян 1941). Мы не можем согласиться с Ильиным, что семейство *Chenopodiaceae* представляет примитивную группу и что простота его организации есть первичный признак, а не результат редукции. Семейство это является несомненно производным от более примитивных представителей порядка *Caryophyllales* и произошло вероятнее всего от типа *Phytolaccaceae*. Солончаковые же группы семейства *Chenopodiaceae* формировались вероятно на побережьях тропических морей и затем распространились отсюда как на север, так и на юг, образовав тот панэремейский солончаковый комплекс, одним из наиболее мощных очагов развития которого явились берега древнего Тетиса. Таков же был, повидимому, путь развития *Frankeniaceae* и *Zygophyllaceae*. Тем не менее Ильин совершенно прав, когда он утверждает что "растительные пейзажи, которые мы можем в настоящее время наблюдать в пустынях и полупустынях Средней Азии и Казахстана, в виде ли солянковых, полынно-солянковых, саксауловых и других растительных группировок, флористически совсем не имеют корней в южной Африке, а всецело обязаны тем историческим процессам, которые совершались в значительной своей части в прибрежных областях Тетиса".

Распространенные на всем протяжении Древнесредиземноморской области обширные пространства галофильных пустынь не имеют безусловно корней в южно-африканской и вообще в древнегандванской флоре. Они являются продуктом смешения чисто древнесредиземноморских групп с панэремейскими. Несомненно прав Ильин (1937), когда он придает большое значение литоральной полосе третичного Тетиса. Анализируя флору прибрежного ракушечника кавказского берега Каспийского моря, Ильин (1939) устанавливает, что многие виды, которые являются обычными в среднеазиатских, особенно песчаных и песчано-солончаковых пустынях, на Кавказе придерживаются исключительно только этой литоральной полосы. Таковы *Salsola pellucida*, *S. praecox*, *Suaeda salsa*, *Corispermum orientale*, *C. aralocaspicum*. Подчеркивая эту двойственность характера

местообитаний перечисленных выше видов, Ильин склонен рассматривать эти явления не с точки зрения позднейшей миграции пустынных элементов в пределы Кавказа с севера, как это делают, обычно, кавказские авторы, но наоборот считает литоральные местообитания этих видов как исконные, а самую полосу ракушечных песков в прибойной полосе Каспия с характерной флорой как фрагменты того прибрежно-морского ландшафта, который был развит на берегах древнего Тетиса. Недаром на морских побережьях встречаются виды одного из наиболее примитивных в семействе Chenopodiaceae рода Beta. Несомненно, что колыбелью галофильной флоры явились именно морские побережья, откуда они постепенно распространились впоследствии на освободившиеся после регрессий обширные засоленные пространства.

Средняя Азия была одним из наиболее мощных очагов формирования галофильной пустынной флоры в пределах Древнесредиземноморской области. Здесь выработалось не только огромное количество эндемичных видов и серий, но и значительное число секций и даже родов. Нельзя, однако, того же сказать про галофильные пустыни Закавказья. Весьма низкий процент эндемичных форм и крайняя молодость этого эндемизма говорит об очень недавнем происхождении пустынь Азербайджана и Армении. Пустынная растительность распространилась здесь лишь в четвертичное время, после Арало-Каспийской регрессии. Когда в результате регрессии Арало-Каспийского моря на низменностях Закавказья образовались значительные пространства засоленных местообитаний, они быстро заселились солончаковой флорой из Туранской флористической провинции. Определенную роль играли при этом те прибрежно-морские галофильные формы, о которых говорит Ильин, но подавляющее большинство компонентов пришло из среднеазиатских пустынь. В своем движении на запад среднеазиатские типы огибали большей частью Каспийское море с севера, но некоторая их часть могла проникнуть сюда и через солончаковые пустыни Ирана.

Более древний и в тоже время более гетерогенный характер носят растительные сообщества типа „гаммады“. Сообщества этого типа широко распространены в Древнесредиземноморской области, причем всюду они отличаются очень значительным эндемизмом, что уже само по себе говорит за очень большую их древность (Попов 1923, Тахтаджян 1937, Ильин 1939).

Гипсофильная пустынная растительность предгорий долины среднего Аракса была описана впервые автором этих строк (Тахтаджян 1937). Позднее интересную работу посвятил южно-кавказской гаммаде Ильин (1939). Наиболее типичные участки гаммады находятся в рай-

оне между Джульфой и Ордубадам, а небольшие ее фрагменты можно встретить недалеко от Еревана между Веди и Арташатам. "Экологически и флористически гаммада Южного Закавказья очень близка к гаммаде Копет-Дага и является, по сравнению с этой последней лишь значительно более обедненной. Есть все основания полагать, что гаммада Южного Закавказья еще более близка (вернее тождественна) с гаммадой Иранского Азербайджана, где несомненно этот тип растительности занимает значительные пространства на предгорьях с мягким волнистым рельефом" (Тахтаджян 1937).

Каково происхождение гаммады? С нашей точки зрения элементы флоры гипсофильных пустынь имеют двойное происхождение. Большинство их берет начало из галофильных пустынь побережий Тетиса. Сюда относятся прежде всего представители семейства *Cheporodiaceae*. В частности, для гипсофильных пустынь Южного Закавказья характерны такие эндемичные виды рода *Salsola*, как *S. cana*, *S. futilis*, *S. stellulata*, *S. flavovirens*. Все они относятся к установленной Ильным иранской секции *Belanthera*. Виды этой секции широко распространены в Иране. Опушенные солянки *Salsola cana* и *S. stellulata* являются одними из самых характерных и обычных растений закавказской гаммады. Первая из них очень близка к произрастающей на гипсоносных толщах Копет-Дага *Salsola Aucheri* и сама там встречается, а вторая описана Коровиным из Копет-Дага и затем обнаружена мною в Закавказье. *S. futilis* близка очень к *S. cana* и эндемична для Ордубадского района. Наличие в Дагестане (в районе Чир-юрты) эндемичного представителя иранской секции *Belanthera* (*S. daghestanica*), говорит о былом более широком распространении этих гипсолюбивых солянок. Еще более замечательным компонентом гипсофильных пустынных сообществ Южного Закавказья является описанная Ильным из окрестностей Джульфы *Anabasis Eugeniae*. По мнению Ильина (1937) этот вид является самым оригинальным и обособленным в роде *Anabasis*, но ближе всего он стоит к *A. setifera*. "Этот вид имеет сильно дизъюнктивный ареал: один участок его расположен в восточном Египте, главным образом в районе Аравийской пустыни, на Синайском полуострове, в южной Палестине, а также в припалестинской Аравии; другой значительный участок его ареала находится уже на большом расстоянии от этих пунктов, к юго-востоку от Каспийского моря, в Иране, где наблюдался в Дамгане, в Сейстане (Хорасан) и Хейрабаде (Керман). Драр указывает, что в Египте этот вид является обычным растением литоральной зоны, где образует часто большие заросли... Сам факт такого сильно разорванного ареала является сам по себе довольно значительным, тем более, что этот вид принадлежит несомненно к

древнейшей секции рода *Anabasis*, характеризующейся особенно развитыми листьями" (Ильин 1937). Два остальных вида этой секции являются однолетниками. Один из них встречается в северо-восточном Иране, другой в Средней Азии. „Можно предполагать,—пишет Ильин,—что некогда, очевидно не ранее середины третичного периода, *A. setifera* был широко распространен в литоральной зоне древнего Тетиса и его местонахождение ныне в крайнем углу Средиземного моря есть дериват когда то обширного его распространения. На востоке по усыхании вод Тетиса и последующего затем горообразования *A. setifera* был отнесен от литоральной полосы в глубь пустынь Ирана“. Выходцами из галофильных пустынь являются также *Halotis pilosa*, *Bienertia cycloptera*, *Statice carnosae*, *S. puda* и *Reaumuria persica*. Первые два вида являются общими со среднеазиатскими и иранскими гаммадами, последние же два являются иранскими.

Далеко не все элементы гипсофильных пустынь являются однако, выходцами из среды галофильных пустынь. Такие их компоненты, как *Amblyopogon xanthocephalus*, *A. Woronovii*, *Tanacetum canescens*, *Acantholimon Karelinae*, *Acanthophyllum squarrosum*, *Gaillonia Szovitsii*, *Cousinia Iljinii*, *C. macroptera*, *Rhinopetalum gibbosum*, *Stipa szovitsiana*, *Acantholepis orientalis*, *Asperula trichodes*, *Reseda microcarpa*, *Ferula oopoda*, *Eremostachys macrophylla*, *Scabiosa Olivieri* и другие являются или общими с некоторыми наиболее ксерофильными типами фриганоидных сообществ или генетически тесно связаны с их компонентами. Отсюда можно сделать вывод, что гипсофильная пустынная растительность возникла в зоне контакта галофильных пустынь и фриганоидной растительности. Она является результатом приспособления выходцев из этих двух довольно различных по своей жизненной обстановке типов растительности к своеобразной экологической обстановке гипсоносного субстрата.

Гипсофильная пустыня является глубоко своеобразным и узкоспециализированным типом растительности, элементы которого не оказались в дальнейшем в состоянии проникнуть в экологически чуждые им растительные сообщества. Трудно представить себе поэтому, чтобы из гипсофильной пустыни мог возникнуть какой либо другой тип растительности. Однако, несмотря на это, Попов (1925) высказывает уверенность, что растительность подвижной песчаной пустыни Средней Азии возникла в результате трансформации типов гаммады. „Песчаная пустыня Средней Азии возникла, несомненно на месте и за счет гипсоносных третично-меловых отложений и заимствовала от последних, в порядке преемственности, значительное количество растительных форм. Последнее обстоятельство выриси-

выдается все яснее, по мере того, как мы изучаем генетические отношения характерных систематических групп песчаной пустыни... Обобщая, не приводя всех фактов, имеющих по этому вопросу, я устанавливаю следующее положение: растительность песчаной пустыни в значительной части происходит от третичной ксерофильной растительности гипсоносных каменистых пустынь. В последний конец третьера и в современный она пробежала очень быстрым темпом свою эволюцию от каменистых плотных склонов до сыпучего субстрата песчаной пустыни, причем разные циклы ее начали эту эволюцию в различное время и некоторые из них не закончили ее до настоящего времени" (Попов 1925). Такова точка зрения Попова, которая не согласуется, однако, с данными ботанико-географического анализа.

Выходцы из гипсофильных пустынь могли играть лишь ничтожную роль в сложении растительного покрова аридных песков. Слишком различны экологические условия гаммады и псаммофильной пустыни, для того чтобы специализированные гипсофильные типы могли трансформироваться с легкостью в еще более специализированные псаммофильные формы. Каково же, в таком случае, происхождение растительности песчаных пустынь Средиземья вообще и Армении в частности?

Ряд очень важных компонентов псаммофильной растительности принадлежит, несомненно, к литорально-средиземноморскому элементу. На прибрежных песках древнего Тетиса уже в глубине третичного времени должны были формироваться псаммофильные, а ближе к морю—галопсаммофильные формы. Связи с этой литорально-средиземноморской растительностью ясно выражены как во всех песчаных пустынях Средиземноморской области, так и в островках псаммофильной растительности Армении. Рассмотрим, с этой точки зрения, некоторые факты.

Одним из характерных растений кучевых песков и песчаных почв долины среднего Аракса является описанная Ильиным эндемичная солянка *Salsola Tamamshjanae*. Ближайшим к нему видом является распространенная на бугристых и грязевых песках, подножьях бархан и песчаных почвах Восточного Закавказья (Ширван), Дагестана, Нижней Волги и Средней Азии *S. pellucida*. По наблюдениям Ильина (1939) вид этот встречается также по литоральной ракушечной полосе Каспия. По мнению этого автора *S. Tamamshjanae* можно рассматривать как одну из рас этого родоначального для него вида, подвергшегося формообразовательному процессу под влиянием усыхания Кура-Араксинского залива, существовавшего еще в эпоху отложения апшеронских слоев четвертичного времени. Оба

Труды—7

вида относятся к ряду *Ruthenicae*, некоторые представители которого, как, например, *S. tragus* принадлежат к числу наиболее характерных растений песчаных морских побережий.

Значительный интерес представляет, с этой точки зрения, также *Agriophyllum lateriflorum*, встречающийся на песках близ Араздаяна. Главная часть ареала этого вида тянется от Аральского моря до китайской границы, но он отсутствует в южной части Средней Азии. Остальные виды рода *Agriophyllum* являются типичными псаммофитами, встречающимися на прибрежных и континентальных песках Ирана, Средней и Центральной Азии и Южной России.

Особый интерес представляет для нас род *Calligonum* и его армянский представитель *C. polygonoides*. Род *Calligonum* включает в себе около 90 видов, распространенных в Северной Африке и Западной и Средней Азии до Зайсана и пустыни Гоби. Его представители являются типичными растениями бугристых и кучевых песков. Он стоит близко к роду *Atraphaxis*, распространенному в Северной Африке, Греции и Западной и Средней Азии. Оба рода являются производными от каких-то более мезофильных аркто-третичных форм *Polygonaceae*. Древесный стебель является у них, как и у всех древесных представителей порядка *Caryophyllales*, вторичным, возникшим из травянистого стебля. Предки его были, поэтому несомненно травами. Из представителей рода *Calligonum* в Армении встречается лишь один чисто переднеазиатский вид—*C. polygonoides*. Ближайшим к нему видом является *C. bakuense* эндемичный для Восточного Закавказья (Апшеронский полуостров). Несколько более отдаленное родство он обнаруживает с эндемичным для Восточного Закавказья *C. Petunnikovi* и со среднеазиатскими видами секции *Pterygobasis*.

На формирование псаммофильных сообществ Средиземноморской области определенное влияние оказала гондванская и, в частности, африканская псаммофильная растительность. Представителем гондванской псаммофильной флоры является род *Aristida*. По Невскому (1937) этот род является типичным представителем „флоры вельвичии“. Гондванское происхождение этого рода подтверждается, по его мнению тем, что в одном из районов „флоры вельвичии“ недавно обнаружен злак, с полным правом могущий быть признанным предком аристид—род *Plectrachne* из трибы *Danthonieae*. Встречающаяся в долине среднего Аракса *A. adscensionis* является космополитом тропических и субтропических стран. Другой встречающийся в долине среднего Аракса вид—*A. plumosa*—распространен от Восточного Средиземья до Памиро-Алая. Ближайшими видами являются

A. repnata (Нижняя Волга, Кавказ, Иран, Западная Сибирь, Средняя Азия) и *A. Karelinae* (Средняя Азия).

На песках и песчаных почвах долины среднего Аракса встречается часто *Pholurus persicus*. Кроме Южного Закавказья этот псаммофильный злак встречается также в Иране и Средней Азии. Род *Pholurus* вместе с близким к нему родом *Monerma* Невский считает средиземноморскими, но в то же время близкими к тропическим представителям трибы *Leptureae*. „И *Monerma*, и *Pholurus* стоят ближе к тропическому *Lepturus repens*, чем к роду *Ischnurus* с песков побережья острова *Socotra*, представляющему, очевидно, дериват *Lepturus repens* со своеобразно устроенной *gluma*. Производить непосредственно от *Lepturus s. str.* можно и *Monerma* (утрата остиности, однолетность—вторичные признаки), но *Pholurus* уже затруднительно в виду наличия колосковых чешуй. Но этим лишь подчеркивается своеобразие средиземноморских *Leptureae* при всей несомненной генетической их близости к тропическому *Lepturus*“ (Невский 1937).

Очень значительный процент флоры кучевых песков и песчаных почв составляют элементы имеющие генетические связи с растениями фриганоидных сообществ или даже общие с фриганоидной растительностью. Сюда относятся *Stipa szovitsiana*, *Bromus tectorum*, *Trigonella poëana*, *Euphorbia marschalliana*, *Nepeta micrantha*, *Helichrysum rubicundum*, *Haplophyllum villosum*, *Acantholimon quinquelobum*, *Astragalus kochianus*, *Sterigmotemum incanum*, *Erysimum persicum*, *Heliotropium ellipticum*, *Ziziphora tenuior*, *Z. persica*, *Anthemis candidissima*, *Onobrychis subacaulis*, *Scrophularia heterophylla*, *Nonnea pulla*, *Papaver Belangeri*, *Celsia suworowiana* и др. Имеется также целый ряд общих видов с эфемерово-галактиевой пустыней, как *Agropyron orientale*, *Aphanopleura trachysperma*, *Carex stenophylloides* и др.

Определенные связи имеются также с горно-луговой растительностью. Представителем этой связи является очень обычный на песках долины Аракса *Trisetum Cavanillesii*. Он распространен в Средиземье, в Закавказье, Иране и Средней Азии. Ближайшим к нему видом является псаммофильный восточносредиземноморский вид *T. lipeage*, встречающийся изолированным островком также на Апшеронском полуострове. Оба эти вида являются однолетними псаммофильными производными многолетних мезофильных луговых видов рода *Trisetum*. Они смогли приспособиться к экологическим условиям сухих песков лишь путем перехода к однолетнему и притом к эфемерному образу жизни.

Можно отметить, наконец, некоторую связь псаммофильной растительности с галофильными сообществами. Связующим звеном

является весьма характерное для слегка засоленных песчаных почв псаммогалофильное растение *Seidlitzia florida*. Второй вид этого рода растет в Аравии.

Псаммофильные сообщества долины среднего Аракса содержат в своем составе ряд очень изолированных в систематическом отношении и глубоко своеобразных компонентов. К числу подобных элементов относится прежде всего атропатенский эндем *Astragalus paradoxus*. Этот своеобразнейший псаммофильный астрагал является единственным представителем секции *Macrosemium*, стоящей особняком в системе рода. „*Species insignis, nulli affinis*“, писал о нем Буассье.

В систематическом отношении сильно изолирован также псаммофильный род *Oligochaeta*, состоящий из двух видов — атропатенского вида *O. divaricata* и ирано-туранского *O. minima*. От ближайшего к нему монотипного среднеазиатского рода *Schischkinia*, он отличается также весьма сильно и стоит поэтому изолированно в системе *Centaureinae*.

Все эти факты говорят о том, что псаммофильная растительность Армении и всей Передней Азии является очень древним и глубоко своеобразным типом растительности в образовании которого приняли участие выходцы из самых различных сообществ и совершенно различные фитогеографические элементы.

В течение длительного времени существования псаммофильных сообществ атропатенской подпровинции в ней успели выработаться такие древние „псаммоэндемики“, как *Astragalus paradoxus*. Но наряду с таким древним „псаммоэндемизмом“ мы здесь наблюдаем и следы более молодого видообразования выражающегося в наличии таких псаммофильных форм как *Erodium oxypetalum* и др.

Таким образом, мы приходим к выводу, что псаммофильная растительность весьма древняя и в то же время крайне гетерогенная по своему происхождению, формировавшаяся из выходцев самых различных растительных сообществ подвергшихся более или менее глубокой эколо-морфологической перестройке. При этом одной из наиболее слабых оказались связи с растительными формациями типа гаммады.

Значительно теснее связана генетически с гаммадой эфемерово-галянтиевая пустыня долины среднего Аракса. Фрагменты пустынь этого типа приурочены к третичным гипсоносным красным глинам распространенным к юго-востоку от Еревана и в некоторых других местах долины среднего Аракса.

Наиболее характерным растением красных глин является однолетняя солянка *Halanthium rariflorum*, распространенная в Южном

Закавказье и Северном Иране. Олиготипный род *Halanthium* иранского происхождения и виды его приурочены к глинистым склонам. Очень близок к нему ирано-туранский род *Halotis* один из двух видов которого (*H. pilosa*) обнаружен также на гипсоносных третичных глинах близ Нахичевани. Близки к ним также роды *Halimocnemis*, *Gamanthus* и *Halocharis*. В род *Halimocnemis* входит около 12 видов распространенных в Передней и Средней Азии и растущих на takyрах, пухлых солончаках, солонцах, глинисто-солончаковых пустынях, гипсоносных глинах, в песчано-глинистых пустынях и полыно-солянковых пустынях, на песках и пр. Один из видов этого рода (*H. sclerosperma*) растет на глинистых склонах близ Нахичевани.

Все эти роды не очень древние и мы можем предположить вслед за Ильиным (1937), что формирование их, как и рода *Haloxylon*, происходило в относительно более позднее время и шло параллельно с образованием песчаных и солончаковых пустынь на месте бывшего моря. „Это—роды, в большинстве случаев более или менее еще слабо морфологически разграниченные, отличающиеся известным полиморфизмом, не резкой видовой обособленностью (*Gamanthus*, *Halimocnemis*, *Halocharis*, *Halanthium*), отсутствием дизъюнкций в очертаниях своих ареалов, всегда отсутствующие в литоральной полосе не только современного Средиземья, но и Каспийского и Черного морей и характерные для современных, особенно типа гаммады (гипсоносных) пустынь Средней Азии и Ирана“.

Halanthium gariflorum и *Gamanthus pilosus* встречаются в Южном Закавказье небольшими изолированными островками. В 1915 году Сосновским *Halanthium gariflorum* был обнаружен на красных и желтых глинистых буграх, тянувшихся вдоль среднего течения р. Ольты-чая, а в недавнее время тем же исследователем *Gamanthus pilosus* был найден на солонцеватых гипсоносных глинах близ Рустави и Аспиндза в Ахалцхском районе Грузинской ССР. Эти крайние местонахождения, являются, повидимому, реликтовыми и представляют собой результат ксеротермических инвазий прошлого.

Интересно, что на гипсоносных глинах встречаются и другие солянки и в том числе *Seidlitzia florida*. Этот последний вид встречается местами в значительных количествах на песчаных разностях, образуя, таким образом, сообщества переходные к псаммофильной растительности.

Наряду с галиантиумом очень характерны для растительности красных глин многочисленные эфемеры. Среди последних первое место занимают однолетние виды пырея: *Agropyron distans*, *A. orientale* и *A. Buonapartis*. Местами на очень рыхлых глинах *A. distans* образует почти чистые ассоциации. Из остальных злаков очень обыч-

на *Poa bulbosa*. На наиболее слабо засоленных глинах встречается эфемероидная осока *Carex pachystylis*. Очень многочисленны различные двудольные эфемеры.

Осоково-мятликовые формации с доминированием *Poa bulbosa* и *Carex pachystylis*, очень широко распространены в подгорных равнинах вдоль южных хребтов Средней Азии, где они занимают обширные пространства глинистых пустынь. Исследователями растительности Средней Азии формации эти квалифицировались самым различным образом. Попов (1926) относит их к „лессовым или глинистым пустыням“. Коровин (1934)—к „эфемерово́й пустыне“, Шенников (1935) считает их „эфемеровыми лугами“, а Овчинников (1940) нашел даже возможным квалифицировать их как „полусаванны“. Не вдаваясь здесь в подробный разбор этого вопроса, отметим лишь, что последние две точки зрения не имеют под собой решительно никаких оснований. Ни по набору жизненных форм, ни по структуре сообщества и ни по сезонной ритмике они не имеют ничего общего ни с саванной, ни даже с „полусаванной“. Совершенно не подходят они также под понятие луга, т. е. сообществ с густым дерном из мезофильных широколистных злаков и двудольных трав и холодным (зимним) периодом покоя. Однако хотя низкотравные осоково-мятликовые формации и не являются лугами, но эдификаторы их являются производными аркто-третичной луговой растительности. „Бореальные корни“ рассматриваемой группы отмечает и Овчинников, не отрицающий того, что сравнение рассматриваемой формации с бореальными лугами „не лишено некоторого основания“. И мятлик живородящий, и осока толстостолбиковая являются пустынными производными чисто луговых исходных форм. Эволюция их шла по пути „эфемеризации“, т. е. приспособления к пустынному климату „убеганием от засухи“ и переживания неблагоприятного времени года в форме корневищ (у осоки), луковиц и пр. Этот процесс эфемеризации происходил на всем обширном пространстве Древнего Средиземья и в частности очень интенсивно протекал в Передней Азии.

За средиземноморский характер эфемерово́й флоры говорит географическое распространение и таких злаков, как *Boissiera rumilio*, распространенного в Восточном Средиземье и Передней и Средней Азии, и в еще большей степени распространением обширной свиты двудольных эфемеров, таких как *Koelpinia linearis*, *Ceratocephalus orthoceras*, виды *Valerianella* и многие другие.

Весь этот обширный „эфемеретум“ создавался первоначально не на глинистых пространствах, а в среде фриганоидной растительности, откуда он распространился широко в области чисто пустынь.

ной растительности, оказавшись здесь в условиях наиболее интенсивного видообразования.

Ритм эволюции пустынной растительности был столь же тесно связан с ритмом климатических пертурбаций, как и эволюция мезофильной растительности Армении. Наихудшие условия для развития пустынь создавались в плювиальные фазы плейстоцена. В интерплювиалах же, а также в ксеротермический период, пустынные типы получили возможность к широкому распространению, к проникновению иногда далеко вглубь районов с господством мезофильной растительности. Сохранившиеся в настоящее время островки ксерофильной растительности в бассейне озера Севан или в Ахалцихском районе Грузии являются реликтами, свидетельствующими о бывшей широкой инвазии ксерофильных типов.

9. Заключение

Все изложенные в предыдущих главах факты и соображения приводят нас к выводу о крайней гетерогенности растительного покрова Армении и прилежащих к ней областей Закавказья. Гетерогенность эта выражается как в различном возрасте покрывающих территорию Армении типов растительности, так и в глубоком иногда различии путей их генезиса. Но как ни различно происхождение отдельных типов растительности, экологическая их эволюция отличается одной общей чертой—она идет по пути возрастающей ксерофилизации. Мне уже приходилось писать несколько раз о той роли, которую играет ксерофилизация в формировании флоры Армении. Прекрасным подтверждением этой ксерофильной эволюции является, например, история родов *Tomanthea* и особенно *Cousinia*. „Эколого-морфологическую трансформацию мезофильных представителей луговой аркто-третичной флоры мы можем и теперь видеть *in statu nascendi*. Такие группы как *Pyrus*, *Amygdalus*, *Centaurea*, *Silene*, многие крестоцветные, злаки и пр. усиленно и теперь трансформируются, превращаясь из мезофитов в ксерофитов (Тахтаджян 1941). Наш краткий и пока еще предварительный анализ истории развития важнейших типов растительности Армении представляет дальнейшее подтверждение роли ксерофильной эволюции в формировании современного растительного мира Армении и всей Передней Азии.

Другой общий вывод, который мы можем сделать на основании нашего исследования, касается вопроса о происхождении так называемых вторичных сообществ. Территория Армении уже в течение нескольких тысячелетий является ареной весьма активной деятельности человека, передвижений народов, ожесточеннейших войн и хищнических набегов варварских орд. Можно было, поэтому, предпола-

гать, что за это время в природе под влиянием человека должны были возникнуть новые, не существовавшие ранее типы естественных сообществ. Предположение это, однако, не оправдывается. Все распространенные в Армении вторичные растительные сообщества представлены всегда одновременно первичными участками, т. е., иначе говоря, деятельность человека приводит только к расширению площади распространения одних типов растительности за счет других, но не порождает нигде новых типов. Этот вывод, к которому я пришел на основании своих 15-тилетних наблюдений над растительностью Закавказья, идет в разрез с общепринятыми взглядами на возникновение многих „вторичных“ сообществ. Между тем все без исключения вторичные сообщества, не исключая даже чисто рудеральных, гнездятся где нибудь в виде первичных типов, иногда определенно зоогенных, но всегда естественных, „доисторических“. Изменения, вызванные человеком в естественной растительности, сводились лишь к уничтожению одних сообществ и распространению других. Это объясняется, конечно, тем, что всякое растительное сообщество представляет собой сложившееся в течение очень длительного времени устойчивое сочетание взаимоприспособленных форм, что исключает возможность создания их в те сроки, в которые укладывается история человека. Творческая же роль человека проявилась, главным образом, в создании искусственных псевдоценозов, представленных плантациями культурных растений и парковыми насаждениями.

10. ЛИТЕРАТУРА

- Богачев В. В. 1940. Картины первобытной природы Ашшерова (Бинагады). Изд. Азерб. филиала АН СССР, Баку.
- Борисова А. Г. 1936. К систематике копетдагских трагакантов. Тр. Бот. Инст. АН СССР, серия I, Фл. и Сист. Высш. Раст. 3: 213—224.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флор Земного Шара. Изд. АН СССР, М.-Л.
- Герасимов И. П. и К. К. Марков. 1939. Четвертичная геология. Учпедгиз, М.
- Герасимов И. П. и К. К. Марков. 1939. Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. Геогр. АН СССР, в. 33.
- Герасимов И. П. и К. К. Марков. 1941. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. Мат. по Ист. Фл. и Растительности СССР 1: 7—27.
- Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Изд. Азерб. филиала АН СССР, Баку.
- Долуханов А. Г. 1941. Растительность Лагодехского заповедника. Тр. Тбилисского Бот. Инст. 8: 3—75.
- Захаров С. А. 1921. О главнейших итогах и основных проблемах почв Грузии. Изв. Тифл. Гос. Почв. Инст. 1.

- Захаров С. А. 1935. Борьба леса и степи на Кавказе. Почвоведение. 4: 501—548.
- Ильин М. М. 1937. К происхождению флоры пустынь Средней Азии. Сов. Бот. 6:95—109.
- Ильин М. М. На пестроцветах Нахичеванской АССР. Юбилейный сборн. В. Л. Комарову, 288—301.
- Клеопов Ю. Д. 1941. Перигляциальные степи Европейской части СССР. Уч. Зап. Харк. Держ. Унив. 22:167—188.
- Клопотовский Б. А. 1930. Деградированные черноземы Воскресенского перевала в Армении. Закавказ. Краеведч. Сборн., 1, Тифлис.
- Клопотовский Б. А. 1935. О почвах северной части ССР Армении. Тр. Почв. Сект. Груз. Отд. Закавказ. Филиала АН СССР 1:305—355.
- Коровин Е. П. 1934. Растительность Средней Азии. М.—Ташкент.
- Краснов А. Н. 1888. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. Зап. Русск. Геогр. Общества по Общ. Геогр. 19, СПб.
- Крашенинников И. М. 1923. Киргизские степи как объект ботанико-географического анализа и синтеза. Изв. Гл. Бот. Сада 22 (1):1—31.
- Крашенинников И. М. 1937. Анализ реликтовой флоры Ю. Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. Бот. 4:16—45.
- Крашенинников И. М. 1939. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. Бот. 6—7:67—99.
- Криштофович А. Н. 1941. Палеоботаника. Госгеолиздат, М.—Л.
- Кузнецов Н. И. 1894. Подрод *Eugentiana* рода *Gentiana*. СПб.
- Кузнецов Н. И. 1909. К вопросу о происхождении нагорно-ксерофитной флоры Кавказа. Систематика рода *Rindera* Pall. Тр. Бот. Музея Имп. Ак. Наук, СПб, 7:20—68.
- Кузнецов Н. И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Имп. АН. СПб, сер. 8, т. 24, № 1.
- Кузнецов Н. И. 1910. Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа. Изв. Русск. Географ. Общ. 46:213—260.
- Лавренко Е. М. 1940. Степи СССР. Растительность СССР. 2:1—265.
- Литвинов Д. И. 1890. Гео-ботанические заметки о флоре Европейской России. Бюлл. Имп. Моск. Общ. Испыт. Пр. 3:322—434.
- Литвинов Д. И. 1902. О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. Тр. Бот. Музея Имп. Ак. Наук. СПб. 1:76—109.
- Малеев В. П. 1940. Основные этапы истории растительности Средиземноморья в четвертичный период. Изв. Всесоюзн. Геогр. Общ. 2:158—183.
- Малеев В. П. 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Мат. по Ист. Флоры и Растительности СССР, 1:61—144.
- Медведев Я. С. 1915. Растительность Кавказа. Тр. Тифлисск. Бот. Сада 18 (1).
- Овчинников П. Н. 1940. К истории растительности юга Средней Азии. Сов. Бот. 3:23—48.
- Палибин И. В. 1935. Этапы развития флоры Прикаспийских стран современности мелового периода. Сов. Бот. 3:10—50.
- Панютин П. С. 1939. Высокотравье Западного Кавказа. Изв. Гос. Геогр. Общ. 9:1339—1351.
- Пастухов Н. Л. 1926. Очерки природы Талыша. Тр. Тифл. Бот. Сада, серия 2, в. 4:1—74.

- Петров В. А. 1939. Растительные остатки закированного слоя Бивагадов. Изв. Азерб. филиала АН СССР. 6: 100—107.
- Попов М. Г. 1923. Флора пестроцветных толщ Бухары. Тр. Турк. Научн. Общ. 1. Ташкент.
- Попов М. Г. 1925. Generis *Zygophylli* species asiaticae. Бюлл. Среднеазиатского Гос. Унив. 11: 105—122, 12: 109—126.
- Попов М. Г. 1925. 10 лет работы в Средней Азии (автообзор). Изв. Инст. Почвоведения и Геобот. Среднеазиатского Гос. Унив. 1: 27—37.
- Попов М. Г. 1926. Экологические типы растительности пустынь Южного Туркестана. Изв. Гл. Бот. Сада 24: 168—175.
- Попов М. Г. 1927. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Ср. Аз. Гос. Ун-та, 15: 239—292.
- Попов М. Г. 1933. Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век автофитов и реликтовые типы этой флоры. Пробл. Реликтов. во фл. СССР. 1: 10—26.
- Пояркова А. И. 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. Бот. Инст. АН СССР, сер. 1, в. 1.
- Рейнгард А. Л. 1930. Стратиграфия ледникового периода Альп по П. Беку и А. Пенку и оледенение Кавказа. Мат. по Четв. Пер. СССР.
- Сосновский Д. И. 1943. Опыт хронологизации основных фитоценозов Восточной Грузии. Сообщ. АН Груз. ССР 4 (2): 161—168.
- Тахтаджян А. Л. 1937. Ксерофильная растительность скелетных гор Армении. Тр. Арм. филиала АН СССР, сер. биол. 2: 61—130.
- Тахтаджян А. Л. 1937. Род *Cousinia* и его кавказские представители. Тр. Арм. филиала АН СССР, серия биол. 2: 172—201.
- Тахтаджян А. Л. 1941. Ботанико-географический очерк Армении. Тр. Бот. Инст. Арм. филиала АН СССР, 2: 1—180.
- Тихомиров Б. А. 1942. Вопросы истории растительности СССР на конференции по палеогеографии четвертичного периода. Бот. Журн. 27 (6) 147—156.
- Тумаджанов И. И. 1938. Леса горной Тушетии. Тр. Тбил. Бот. Инст. 5: 105—248.
- Турутанова-Кетави А. Н. 1933. Некоторые данные к новейшей ископаемой флоре Армении. Тр. Геол. Инст. АН СССР, 3: 209—217.
- Федоров А. А. 1942. Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Арм. филиала АН СССР 9—10 (23—24), 137—155.
- Федоров А. А. 1943. Кавказские представители рода *Rumex* L. s. str. Тезисы докторской диссертации. Изд. Арм. филиала АН СССР, Ереван.
- Федченко Б. А. 1922. К вопросу о филогении некоторых *Plumbaginaceae*. Бот. Мат. Герб. Гл. Бот. Сада 3 (1): 1—4.
- Фомин А. 1910. *Sambrunilaceae* in Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Материалы для флоры Кавказа. Тр. Имп. СПб. общ. Естеств. 33 (3).
- Хитрово В. Н. 1907. *Carex humilis* Leysser и ее значение в степном вопросе. Изв. Общ. Исл. Прир. Орл. Губ., Киев 1: 97—127.
- Шенников А. П. 1935. Принципы ботанической классификации лугов. Сов. Бот. 5: 35—49.
- Шенников А. П. 1938. Луговая растительность СССР. Растительность СССР, 1: 429—647.
- Юзепчук С. В. 1941. Род *Sibbaldia*. Фл. СССР, 10: 223—228.
- Ярошенко Г. Д. 1929. Сосна и дуб Армении. Изд. Наркомзема Арм. ССР. Эривань.

- Ярошенко Г. Д. 1945. Динамика развития лесной растительности Северной Армении за последние 300 лет. Докл. АН Арм. ССР 3 (5): 151—155.
- Ярошенко П. Д. 1946. О взаимоотношениях лугов и некоторых других фитоценозов в высокогорьях Кавказа. Изв. АН Арм. ССР, 1: 13—30.
- Clements F. E. 1936. The origin of the desert climax and climate. Essays in Geobot. in Hon. of W. A. Satchell, 87—140.
- Johnson B. L. 1945. Cyto-taxonomic studies in *Oryzopsis*. Bot. Gaz. 107 (1): 1—32.
- Johnson B. L. 1945. Natural hybrids between *Oryzopsis hymenoides* and several species of *Stipa*. Amer. Jour. Bot. 33: 599—608.
- Johnson B. L. and Q. A. Rogler. 1943. A cytotoxic study of an intergeneric hybrid between *Oryzopsis hymenoides* and *Stipa viridula*. Amer. Jour. Bot. 30: 49—56.
- Podpera J. 1923. Geobotanický rozbor areálu rostlinných stepí priuralských. Spisy Vyd. Přírod. Fak. Masarykovy Univ. 27: 1—67.

ԱՐՄԵՆ Լ. ԹԱԽՏԱՋՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԲՈՒՍԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ԶԱՐԴԱՑՄԱՆ ՊԱՏՄՈՒԹՅԱՆ ՇՈՒՐՋԸ

ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

Ներածություն.—Վերին պլիոցենային և պլեյստոցենային սառցապատումը և նրա ազդեցությունը Հայաստանի անտառային բուսականության վրա.—Հայաստանի անտառային բուսականության էվոլյուցիոն հոլոցենում.—Սուբալպինյան բարձրալեռները.—Ալպինյան բուսականության գենեզիսը.—Ստեպային բուսականության զարգացման հիմնական փուլերը.—Բսկերաֆիլ նոսր անտառները և ֆրեզանսիլ բուսականության զարգացումը.—Անապատային բուսականության էվոլյուցիան.—Եզրակացություն.—Դրականություն

Armen L. Takhtajan

ON THE HISTORY OF THE DEVELOPMENT OF VEGETATION OF ARMENIA

Introduction.—Upper Pliocene and Pleistocene glaciations and their influence upon the forest vegetation of Armenia.—Evolution of forest vegetation of Armenia in Holocene.—Subalpine altherbosa.—The origin of alpine vegetation.—Chief stages of the development of steppe vegetation.—The development of xerophilous woodlands and phryganoid vegetation.—The evolution of desert vegetation.—Conclusions.—Literature

