

Паратипы: АрмССР, Ахурянский р-н, с. Крашен, правый борт ущелья Махари-дзор, среди скал, 1800 м, 14.VII 86, К. Г. Таманян, Г. М. Файвуш (ERE 134046); Ахурянский р-н, с. Крашен, г. Марал, правый борт ущелья Махари-дзор, по гребню, 1900 м, 26.VIII 86, Э. Ц. Габриэлян (ERE 134047).

Родство: от близких видов *C. ruthenica* Lam и *C. kajastana* Tzvel. хорошо отличается формой и числом стеблевых листьев (8—17, а не 3—4), формой и размерами обертки, числом рядов, формой и наличием придатков листочков обертки, морфологией цветков, формой, размерами и окраской семянки и пиллуса, окраской эндосперма.

Ниже приводим таблицу с отличительными признаками трех родственных видов василька.

Вид описывается в честь его коллектора Камиллы Геворковны Таманян.

Поступило 23.I 1989 г.

Биолог. ж. Арменин, № 3, (42), 1989

УДК 581.9

ЭНДЕМИЗМ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ АРМЯНСКОГО НАГОРЬЯ

Э. Ц. ГАБРИЭЛЯН, Г. М. ФАЙВУШ

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Показано, что флора Армянского нагорья не представляет собой единого комплекса, и совершенно справедливо отнесение отдельных его частей к разным фитоценозам. Установлено также, что на территории Советской Армении сосредоточено наибольшее количество видов и секций рода *Centaurea* по сравнению с другими районами как Передней Азии, так и всего ареала рода.

Յուշը 1 տրվել, որ Հայկական լեռնաշխարհի ֆլորան իրենից չի ներկայացնում միասնական կոմպլեքսի և միանգամայն էինտ է նրա առանձին նստվածները վերաբերել տարբեր ֆլորիստիկականներին: Յուշը է աշխարհում Ուղեշխարհի Հայաստանի տարածքում: Կամիլյանաթ այլ շրջանների հետ ինչպես Առաջավոր Ասիայի, այնպես էլ ջնդի աֆրոդը արևայում, կենտրոնացված է այդ ջնդի սկզբիաների և տեսակների առաջին շանակություններ:

It has been shown that flora of the Armenian Highlands is not a single common complex and it is most proper that its separate parts are treated to different units of floristic divisions. It is established that in the territory of Soviet Armenia a greater number of species and sections of the genus *Centaurea* are concentrated compared with other regions of Antasia, as well as on the whole area of the genus.

Флора Армянского нагорья—род *Centaurea*—эндемизм.

Армянское нагорье, занимающее около 400 тыс. км², расположено на территориях СССР, Турции и Ирана, относится к системе Переднеазиатских нагорий и занимает промежуточное положение между Иранским и Малоазийским нагорьями равнинами Закавказья и Месопотамии.

Горные системы нагорья представлены как вулканическими, так и складчатыми хребтами. Климат в целом континентальный. Среднее количество осадков 300—800 мм в год в горах и 150—300 мм во впадинах, с максимумом в весенний период. Растительность в своем пояском распределении характерна для Армено-Иранской провинции. Нижние пояса занимают полупустынные и фриганоидные сообщества, выше располагаются степи, луговые и луга, широко распространены тридактанники. Лесов мало и приурочены они в основном к более влажным местообитаниям [8].

Хотя геоморфологически Армянское нагорье представляет собой единое целое, флора его очень разнообразна. При флористическом районировании различные части нагорья попадают в разные хорны. Расположено оно на стыке Бореального и Древнесредиземноморского подцарств Голарктического царства [13, 33]. Большая часть Армянского нагорья расположена в Ирано-Туранской области и охватывает почти целиком Армено-Иранскую провинцию (полностью Армянскую подпровинцию, значительную часть Атропатенской и небольшую часть Курдо-Загросской). Самая северная часть нагорья относится к Кавказской провинции Циркумбореальной области. В то же время, как увидим ниже, существуют флористические комплексы, характерные для Армянского нагорья в целом.

Вначале, исходя из административного деления, рассмотрим части Армянского нагорья, расположенные в Турции, СССР и Иране. Флористическое богатство этих частей примерно одинаково и составляет около 3200—3500 видов, при этом около 60—70% из них являются общими или для всех трех частей или для двух из них [21, 23, 31].

Спектры крупнейших семейств для всех трех частей довольно близки. В них входят наиболее полиморфные *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lillaceae*, *Rosaceae*. Различия заключаются в соотношении или иного семейства и зависимости от конкретных условий того или иного района.

В спектрах крупнейших родов также разница не очень велика. Первые места в них занимают *Astragalus*, *Centaurea*, *Allium*, *Carex*, *Silene*, *Verbascum*, *Veronica*.

Остановимся на вопросах эндемизма на Армянском нагорье. Сначала о родопом эндемизме. Хотя родовой эндемизм очень характерен для всей Ирано-Туранской области, но значительно сильнее он проявляется в ее восточной части. На Армянском нагорье эндемичными или почти эндемичными родами являются *Peltariopsis*, *Pseudonanastatica*, *Pseudovesicaria*, *Physoptylis*, *Takhtajaniella* (*Brassicaceae*), *Diploaenia*, *Stenotaenia*, *Szovitsia* (*Apiaceae*), *Aipyanthus* (*Boraginaceae*), *Callicephalus* (*Asteraceae*). Все три вида рода *Peltariopsis* произрастают только на территории Армянского нагорья — *P. grossheimii* — эндемик Южного Закавказья, *P. planisiliqua* встречается в Советской Армении, Битлисе, Хаккарии и Западном Иране, *P. drabicarpa* — узколокальный эндемик Западного Ирана. Монотипный род *Takhtajaniella* — узколокальный эндемик Нагорного Карабаха, близок к роду

Alyssum. Монотипный род *Pseudoanastatica* распространен в Южном Закавказье и Иране, близок к роду *Clypeola*. Очень своеобразный монотипный физокарпный род *Pseudovesicaria*, который считался эндемиком Большого Кавказа, недавно был обнаружен на Малом Кавказе и в Армении на осылях альпийского пояса г. Арапац на высоте 3900 м над ур. м. Вероятно, тщательные поиски могут выявить этот интереснейший вид в альпийском поясе прилегающих к Южному Закавказью районов Армянского нагорья. Род *Physoptychis*, два вида которого — *P. gnaphalodes* и *P. haussknechtii* — в основном встречаясь во всех трех частях Армянского нагорья, иррадиируют на западе до Сиваса, на юго-востоке до Северного Ирака и до Северо-Западного Ирана. Три рода из сем. *Apiaceae*: *Diplotaenia* — монотипный род, распространен в Юго-Восточной Анатолии, Северном и Западном Иране; *Szovitsia* — также монотипный род, распространен в Северо-Восточной Анатолии, Северо-Западном Иране и Закавказье; *Stenotaenia* — шесть видов этого рода распространены в Анатолии, Иране и Южном Закавказье. Монотипный род сем. *Boraginaceae* — *Airyunthus* распространен в Анатолии, Закавказье и Северном Иране; также монотипный род сем. *Asteraceae* — *Callicephalus* распространен в Северо-Восточной Анатолии, Южном Закавказье, Северо-Западном и Северном Иране.

Более подробно остановимся на видовом эндемизме Армянского нагорья. Примерно 25—30% всего видового состава флоры являются эндемиками этого региона. Наиболее богато эндемичными видами семейство *Fabaceae* (около 40% его видового состава), затем следуют *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Liliaceae*, *Scrophulariaceae*. Примечательно отсутствие в этом списке третьего, по общему числу видов — семейства *Poaceae*, которое содержит всего 25—30 (около 10%) эндемичных для Армянского нагорья видов, подавляющее же большинство злаков — широкоареальные палеарктические и древнесредиземноморские виды.

Среди родов, включающих наибольшее число эндемиков, выделяется *Astragalus* (около 50—60% его видового состава), являющийся при этом самым крупным родом на Армянском нагорье. Интенсивное видообразование в этом роде — вообще характерная черта Ирано-Туранской области и Армянского нагорья, в частности [30]. При этом здесь много не только эндемичных видов, но и секций, например, *Acanthophaea*, *Macrosemium*, *Adiaspatus*, *Pterosphaerus*, *Rhacophorus*, *Grammocalyx*, *Hymenostegis*, *Ornithopodium*, *Hololeuca*, *Holophyllus* и др. Ряд видов, которые считаются эндемиками Турции или Ирана, были найдены в Южном Закавказье: *A. eriopodus* [9], *A. coracatus*, *A. campylosema* [7] и др. Многими исследователями отмечалось, что турецкие, иранские и кавказские эндемики должны устанавливаться с большой осторожностью [2, 5, 27, 28, 34]. Кроме астрагалов, много эндемиков содержат роды *Centaurea*, *Allium*, *Dianthus*, *Verbascum*.

Здесь вкратце остановимся на представителях *Centaurea* s. l. Поскольку советская часть Армянского нагорья теснейшим образом сля-

запа с малоазийской, продолжим анализ, сделанный Вагеницем для Юго-Западной Азии [36]. Хотя он справедливо отмечает, что примененный им метод анализа распространения видов довольно груб, но для сравнимости с его данными мы также следуем этому. Для удобства Вагениц использовал систему сетки, которую применил Дэвис по «Flora of Turkey» [23], поделивший всю исследуемую территорию на равные в широтном и меридиональном направлении квадраты.

Согласно Вагеницу [36], наибольшее разнообразие видов и секций рода *Centaurea* приходится на Восточную Анатолию и особенно на место схождения трех стран—Ирана, Ирака и Турции, где произрастает 35 видов из 17 секций. В сопредельных с Закавказьем частях Восточной Анатолии встречается 18—34 вида из 13—19 секций. Вагениц предполагает, что примерно такая же высокая концентрация видов и секций должна быть в Закавказье и больше нигде по всему ареалу рода *Centaurea*. Однако полученные нами данные превзошли все ожидания. На крохотной территории Советской Армении, занимающей менее одного квадрата, обитает около 70 видов *Centaurea s. l.* из 25 секций (рис. 1, 2). На прилежащей территории Нахичеванской АССР—

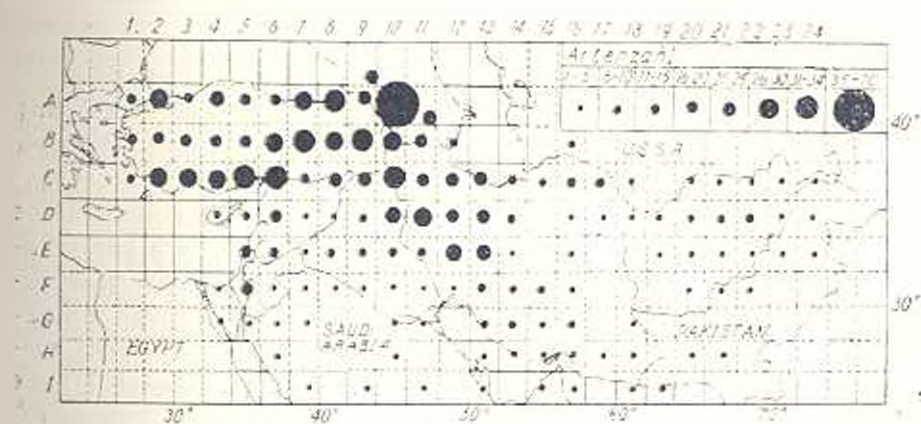


Рис. 1. *Centaurea* в Юго-Западной Азии: число видов по квадратам (по Вагеницу [36] с дополнениями Э. И. Габриэлян и Г. М. Файвуша).

30 видов из 20 секций. Еще меньше видов в Юго-Западном Закавказье (Грузия) и Восточном Закавказье (Азербайджан), по 24 вида из 15 секций (естественно, видовой состав несколько различен). Следует отметить, что вообще насыщенность видами (более 3200) весьма небольшой территории Советской Армении (всего 29965 км²) по сравнению с таковой Грузии (4200 видов на 76 тыс. км²) и Азербайджана (4000 видов на 85700 км²) чрезвычайно высока.

По распространению узколокальных эндемиков, согласно анализу Вагеница [36], число видов выше всего в Киликийском Тавре (6 видов) и по соседству (5 видов), а также в Восточной Анатолии и в Загросских горах (по 5 видов). В Южном Закавказье узких эндемиков оказалось 12 (возможно, больше). Из них 6 представляют собой изолированные виды, не имеющие близкородственных таксонов. Осталь-

ные, хотя и родственны близким видам, но имеют четкие отличительные признаки. По всем эндемичным видам имеется много свежих сборов.

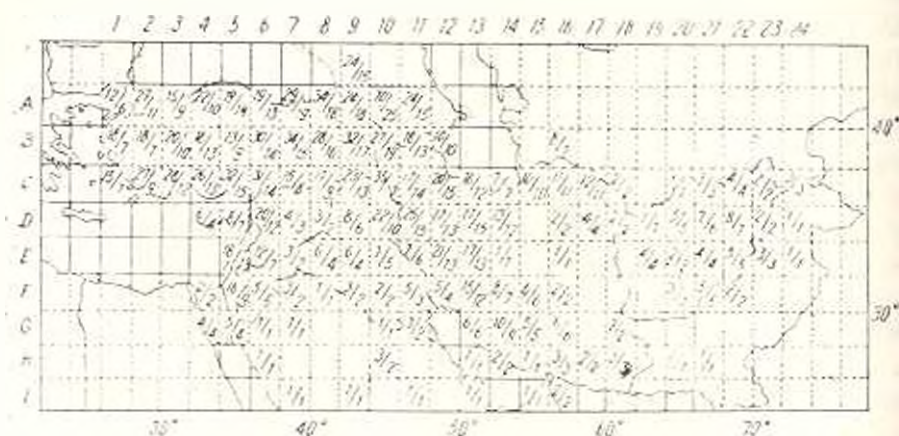


Рис. 2. *Centaurea* в Юго-Западной Азии: в числителе — число видов, в знаменателе — число секций по квадратам (по Вагеницу [36] с дополнениями Э. Ц. Габриэлян и Г. М. Фанвуша).

Если рассмотреть разнообразие видов по секциям, то оказывается, что в Южном Закавказье больше всего видов из секций *Psephellus*, *Acrotophus* и *Acrocentron* — по 6, далее идут *Xanthopsis* и *Phaeopappus* — по 4. Секция *Centaurea* представлена 3 видами.

Вагениц [36] указывает, что огромное разнообразие в числе видов и секций свидетельствует о том, что Восточная Анатолия и прилегающие к ней Закавказье, Иран и Ирак являются первичным центром эволюции рода. Сцепленное распространение большинства групп и высокая степень эндемизма указывают, что процессы видообразования протекали *in situ* и в относительно новейшее время. Горы Южной Турции также являются одним из активных, но вторичных центров формирования видов.

Необходимо добавить, что в Закавказье, кроме чрезвычайного многообразия различных внутривидовых таксонов и видов *Centaurea*, в очень многих группах можно обнаружить сильное разнотипное внутривидовое формообразовательные процессы. Этим объясняется, наряду с большим числом эндемичных видов, существование множества эндемичных таксонов более низких рангов.

Вышеизложенное в какой-то мере объясняется детальными карплогическими исследованиями Тонян [15–19], которая исследовала большинство армянских представителей подтрибы *Centaureinae* и выявила огромное разнообразие как основных чисел хромосом (8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15), так и соматических (2n = 16, 18, 19, 14, 26, 28, 30, 32, 40, 44, 54, 60). Кроме того, ею выявлены корреляции между плоидностью и характером строения эвкитин пыльцевых зерен; плоидностью и величиной зерен; плоидностью и сочетанием различных морфологических признаков, размерами и количеством устьиц и др. Ею уста-

ноплено шесть полиплоидных рядов. Наибольшим разнообразием хромосомных чисел отличаются виды рода *Centaurea*. Некоторые подроды и секции характеризуются одним основным числом (*Chartolepis* — $x=9$, *Acrolophus* — $x=9$, *Phaeorappus* — $x=9$ и др.), и то же время другие группы имеют по нескольку чисел (*Cyanus* — $x=8, 10, 11, 12$; *Microlophus* — $x=8, 9$ и т. д.). У ряда видов ею впервые обнаружены В-хромосомы (*C. phaeorappoides* — 3В, *C. carduiiformis* — 1В, *C. behen* — 3В и т. д.).

Здесь хотелось бы привлечь внимание ботаников к серии интересных работ советских зоологов-генетиков Воронцова и Лянуновой [35], выявивших факт существования беспорной корреляции зон высокой сеимичности с областями интенсивного хромосомного разнообразия. Приуроченность случаев нестабильности кариотипа к горным районам, где влияние изоляции, мозаичности биотопов выражено сильнее, чем в равнинных, можно объяснить еще и следующими факторами: 1) в сейсмически активных районах чаще меняется давление изоляции за счет обвалов, изменений русел рек, селевых потоков, создавая особу благоприятные условия для фиксации новых хромосомных вариантов и тем самым ускоряя темпы видообразования; 2) изменчивость хромосом может быть индуцирована сопутствующими землетрясениям мутагенными факторами — γ -излучением, повышенной концентрацией радоновых вод, солей тяжелых металлов, что ведет к повышению частоты хромосомных перестроек и др.

Поскольку основные поднятия гор в Армении, в частности, вершины Зангезурского и других хребтов сформировались в верхнем плиоцене (около 2 млн лет тому назад) [1], то они, как и все Армянское нагорье, будучи молодыми, отличаются высокой сейсмичностью. Интересно было бы провести подобные исследования и на видах растений, произрастающих в районах с разной сейсмической активностью. Возможно, факторы, вызывающие хромосомную изменчивость у животных, действуют и на растения. Следует добавить, что если очень гористый Мегринский район высокосейсмичен, то такие межгорные равнины, как Араратская и Ширакская, не менее сейсмичны и также характеризуются интенсивным видообразованием и эндемизмом.

Вернемся к *Centaurea*. Отмеченная Тонян широкая изменчивость хромосом в Армении и, как следствие этого, веер микровидов в целом ряде групп, как и таксонов более высокого ранга в подтрибе *Centaureinae*, вероятно, являются результатом не только действия фактора изоляции небольших популяций и высокой мозаичности биотопов в горных районах, но и усилением мутагенеза благодаря высокой сейсмичности региона.

Следует добавить, что такое характерное для рода *Centaurea* явление, как наличие высокого процента эндемичных узколокальных видов, секций, подродов, совершенно изолированных в систематическом отношении от других групп, является результатом сальтационного макроэволюционного мутагенеза. Тахтаджян [14] пишет, что основной и более обычный тип видообразования соответствует доминантной макроэволюционной модели. Но по крайней мере многие, если не большин-

ство изолированных видов, особенно эдафические эндемики, имеют сальтационное происхождение. Это же относится и к многим монотипным несинонимичным родам. В качестве примера, подтверждающего это положение, приведем незаслуженно забытый, не имеющий близких родственников эндемичный монопитный род *Chrysorappus*, описанный Тахтаджяном [12].

Такие полиплоидные виды, как *C. erivanensis* ($2n=32$), *C. behen* ($2n=36+33$), *C. huetii* ($2n=40+23$), *C. pulcherrima* ($2n=36$), *C. glastifolia* ($2n=36$), *Serratula biebersteinii* ($2n=60$), *Centaurea kotschyi* subsp. *persica* ($2n=44$) и др., также, вероятно, имеют сальтационное происхождение. Эти макромутанты оказались жизнеспособными. Попав в благоприятные эколого-генетические условия, они под действием естественного отбора и приспособления сумели выжить и дать начало новым таксонам. Вагениц [36] отмечает, что большое число эндемичных *Centaurea* известно только из классического местонахождения и некоторые снова не собирались более эти лет и вполне возможно уже исчезли. По-видимому, ими могли быть именно нежизнеспособные мутанты.

Не менее интересен в ботанико-географическом отношении род *Cousinia*, ареал которого почти полностью расположен в Ирано-Туранской области. Максимум видового разнообразия этого рода приурочен к Центральному Ирану, где сосредоточено около 400 видов [31, 32]. Можно с уверенностью утверждать, что на Иранском нагорье находится основной, первичный центр видообразования этого рода, однако, как показало изучение распределения всех видов *Cousinia* по ареалу рода, имеется несколько вторичных центров видообразования по периферии ареала [22]. Два таких центра расположены на Армянском нагорье [11, 29]. Надо указать, что в Советской Армении наиболее интенсивное видообразование в этом роде происходит в южной части республики—в Мегринском и Зангезурском флористических районах, при этом наиболее активно оно в рядах *Illicifolia* и *Decipiens* секции *Cirsioideae* (*Cousinia erivanensis*, *C. iljinii*, *C. lomakinii*) и в секции *Cynaroidae* [11].

Очень интересен род *Onosma*, включающий в себя на Армянском нагорье около 60 видов, но при этом около 40 из них распространены только в южной части нагорья и около 25% их—эндемики этого региона.

Активное видообразование в роде *Pyrus* наиболее характерно для северной части Армянского нагорья, в основном для Малого Кавказа, где призрастает множество узколокальных эндемиков.

Вообще подавляющее большинство видов указанных родов—неоэндемики, при этом все перечисленные роды характеризуются наличием центров интенсивного видообразования как по всей Ирано-Туранской области, так и в Армено-Иранской провинции.

Все виды флоры Армянского нагорья по типу ареала можно разделить на несколько групп. Пас. естественно, больше интересуют узкоареальные и эндемичные виды, и также виды с очень сильной дизъюнкцией ареала.

В первую, довольно многочисленную группу можно включить узколокальные эндемики. Эта группа видов чрезвычайно интересна со многих точек зрения — и систематики, и флористики, и ботанической географии. Обилие таких видов в каком-либо роде явно указывает на активное видообразование и, обычно, на молодость этой группы. Перечисление даже половины узколокальных эндемиков Армянского нагорья займет очень много места, поэтому мы укажем только несколько наиболее интересных и характерных с нашей точки зрения. Это эндемики Советской Армении: *Acantholimon gabrieljanae*, *Alchemilla heteroschista*, *Alyssum hajastanum*, *Galium sevanense*, *Isatis arnoldiana*, *I. sevangensis*, *Scrophularia olgae*, *Stipa gegarkani* (эндемики бассейна оз. Севан); *Carthamus tamamschjanae*, *Gypsophila takhtadjanii*, *Milium transcaasicum*, *Pyrus browiczii*, *P. daralaghezica*, *Ribes armenum*; *Stenotaphrum daralaghezica* (эндемики Найка); *Acantholimon fedorovii*, *Astragalus megricus*, *A. ordubadensis*, *Colutea komarovii*, *Iris grossheimii*, *Linaria megrica*, *Scrophularia takhtadjanii*, *Verbascum erivanensis* (эндемики Мегринского и Ордубадского районов); *Centaurea hajastana*, *C. takhtadjanii* (эндемики Ширака) и многие другие.

Соответственно можно отметить и узколокальные эндемики и в турецкой и иранской частях Армянского нагорья. Например, *Acantholimon spiricianum*, *Isatis bitlisica*, *Marrubium vulcanicum* (Битлис); *Arenaria anustipetala*, *A. davisii*, *Cousinia tangensis* (окр. оз. Ван); *Astragalus hakhturicus* (Хаккяри), *Galium tortumense*, *Verbascum transcaasicum* (Северо-Восточная Турция), *Cousinia harazensis*, *C. stroterolepis*, *Echinops elbursensis*, *E. iranachahrii*, *Scorzonera iuristanica* (Северо-Западный и Западный Иран) и многие другие.

Узколокальные эндемичные виды, отражая интенсивность процесса видообразования на данной территории и подчеркивая оригинальность и самобытность ее флоры, служат необходимым подспорьем и важнейшим критерием при флористическом районировании, но не указывают достаточно четко и ясно на связи близлежащих флор. С этой точки зрения значительно больший интерес представляют относительно узкоареальные виды, являющиеся элементами двух или нескольких смежных флор.

Если представить Армянское нагорье в виде треугольника, вершины которого расположены в турецкой, иранской и советской частях, то можно выделить группы видов, характерные для двух отдельно взятых частей. Здесь надо вспомнить, что эти три части разделяются между Армянской и Атраратенской подпровинциями Армено-Иранской провинции и Кавказской провинцией.

Так, выделяется группа «армянских» видов, которые распространены в турецкой и советской частях Армянского нагорья. Эта группа видов весьма многочисленная и представлена такими интереснейшими видами, как *Acantholimon araxanum*, *A. caryophyllaceum*, *A. glutaceum*, *Alcea karstana*, *A. sophiae*, *Allium karsianum*, *Allochrysa versicolor*, *Asperula affinis*, *Astragalus szovitsii*, *A. torrentum*,

Campanula massalskyi, *Catabrosella araratica*, *C. fibrosa*, *Carduus nawaschii*, *Cousinia brachyptera*, *Festuca karsiana*, *Hedysarum elegans*, *Heracleum trachyloma*, *H. transcaasicum*, *Hypericum formosissimum*, *Oenanthe sophiae*, *Prangos arcis-romanae*, *Peucedanum zedelmeyerianum*, *Ranunculus obesus*, *Sameraria glastifolia*, *Scilla rosenii*, *Scrophularia macrobotrys*, *S. nachitschevanica*, *Stelleropsis magakjanii*, *Verbascum hajastanicum* и др. Одно только перечисление некоторых видов этой группы уже указывает на теснейшие флористические связи между этими частями Армянского нагорья. Практически во всех крупных семействах среди эндемиков Армянского нагорья значительную часть составляют «армянские» виды. При этом следует учесть, что многие из них играют важную роль и в сложении растительного покрова.

Не менее многочисленна группа «атропатенских» видов, распространенных в иранской и советской частях Армянского нагорья. Среди них также имеется множество видов, интересных как с систематической и флорогенетической, так и с фитоценологической точек зрения. Например, *Acantholimon karelinii*, *Allium materculae*, *A. derderianum*, *Astragalus grammocalyx*, *A. armenensis*, *Campanula bayerniana*, *Centaurea leuzeoides*, *C. phaeopappoides*, *Corydalis persica*, *Cousinia chlorocephala*, *C. giganteolepis*, *Euphorbia woronowii*, *Heliotropium szovitsii*, *Iris elegantissima*, *I. lycotis*, *Limonium fischeri*, *Leontice armena*, *Pimpinella confusa*, *Pseudonastatica dichotoma*, *Salsola cana*, *S. macera*, *Scilla mischtschenkiana*, *Scrophularia zwartiana*, *Tencrium taylorii*, *Verbascum megricum* и др.

Менее многочисленна, но также очень интересна группа видов, распространенных только в турецкой и иранской частях Армянского нагорья. Большинство из них сосредоточены вблизи границы между этими странами, между озерами Ван и Резане. Наиболее интересны из них *Acantholimon curviflorum*, *Alcea excubita*, *Alchemilla hessii*, *Astragalus capito*, *A. sphaeranthus*, *A. siliquosus*, *Centaurea vanensis*, *Cephalaria hirsuta*, *Cousinia urumiensis*, *Diplotaenia cachrydifolia*, *Dracocephalum aucheri*, *Elymus gentryi*, *Erigeron daensis*, *Heracleum lasiopetalum*, *H. persicum*, *Isatis kotschyana*, *Oxytropis kotschyana*, *Ranunculus crymophilus*, *Salvia macrochlamis*, *Silene pungens* и многие другие.

Однако наиболее интересна группа видов, распространенных во всех трех частях Армянского нагорья, т. е. типично «армен-атропатенские» виды. Их довольно много и они отражают и подчеркивают наиболее интересные стороны флорогенеза на Армянском нагорье. К числу этих видов относятся *Acantholimon bracteatum*, *A. sahendicum*, *Acanthophyllum mucronatum*, *Alcea flavovirens*, *Allochrysa hungei*, *Arenaria blepharophylla*, *A. szovitsii*, *Astragalus paradoxus*, *A. saganlugensis*, *A. schelkovnikovii*, *Campanula karakuschensis*, *Eryngium wanaturii*, *Hedysarum formosum*, *Hypericum armenum*, *Lullemantia caucasica*, *Linaria pyramidata*, *Onobrychis altissima*, *O. atropatana*, *O. subcaulis*, *Onopordum armenum*, *Salvia hydrangea*, *S. limbata*,

Scrophularia amplexicaulis, *S. atropatana*, *S. ilwensis*, *Sorbus luristanica*, *Szovitsia callicarpa*, *Tomanthea carthamoides*, *Veronica microcarpa* и др.

Чрезвычайно большой интерес представляют виды с сильно дизъюнктивным и необычным ареалом. Большинство из них являются реликтами, сохранившимися от прошлых эпох, и указывают на древнейшие флористические связи. Рассмотрим несколько таких видов: *Chaenorhinum gereense*—очень интересный вид, встречается только в Южном Иране (Шираз) и в Советской Армении (Вайк); *Microspermum coralioides*—вид с очень разорванным ареалом, произрастает в Испании, Центральной Анатолии и Советской Армении (окр. Еревана); *Linum seljukorum*—встречается на засоленных болотах в Центральной Анатолии и в окрестностях Еревана; *Sorbus hajastana*—вид, считавшийся эндемиком Советской Армении, недавно обнаружен на северном склоне Главного Кавказского хребта; *Thesium compressum* и *Falcaria jacarioides*—произрастают на засоленных болотах Центральной Анатолии, в Советской Армении и Северо-Западном Иране; *Lycium anatolicum*—произрастает в Внутренней Анатолии, обнаружен в южной части Советской Армении; *Didymopanax aischeri* произрастает на Восточном Кавказе, Армянском нагорье, в Ираке и Средней Азии; *Nectaroscordum tripedale*—имеет очень прерывистый ареал, известны небольшие популяции на Большом Кавказе, в Советской Армении, Северо-Западном Иране, Северном Ираке, Восточной и Юго-Западной Анатолии и др.

Говоря о древних флористических связях Армянского нагорья, нельзя не упомянуть о его связи с Дагестаном. Как известно, в плиоцене (в киммерийском ярусе) образовалась связь Кавказа по суше с Центральной Азией, в это же время современная Армения соединяется сушей с Дагестаном и степями Предкавказья, и происходит интенсивный обмен растениями, и Южное Закавказье идет миграция пустынных и степных элементов. В верхнем плиоцене происходит поднятие гор до 5000 м над ур. моря (в это же время формируется Загелзурский хребет). Пути для переднеазиатской ксерофитной флоры на Малый и Большой Кавказ открылись с миоцена (сармат, мэотис), когда Кавказ был огромным полуостровом Малой Азии, но с особенной интенсивностью миграция продолжалась в условиях континентального засушливого климата среднего плиоцена [20]. Свидетельством тому является найденная Т. маджановым [20] древняя заселенная пустыня Дагестана с такими галоксерофитными реликтами, как *Salsola dendroides*, *S. ericoides*, *Nitraria schoberi*, *Reaumuria alternifolia* и др. Неотектоническим поднятием в верхнем плиоцене территория Горного Дагестана была изолирована высокогорным естественным барьером, и началось формирование локальных эндемиков с узким ареалом, таких, как *Convolvulus ruprechtii*, *Salvia daghestanica*, *Hordeum daghestanicum*, *Salsola daghestanica* (очень близкая к *S. canescens*) и др. Однако довольно много реликтовых пустынных видов сохранилось до настоящего времени и произрастает отдель-

ми изолированными популяциями как и древней пустыне Дагестана: так и в аридных районах Армянского нагорья, например, *Centaurea caspia*, *Colpodium versicolor*, *Erianthus ravennae*, *Melampyrum chlorostachyum*, *M. mulkijaniani*, *Scleropoa rigida*, *Stipa arabica*, *Verbascum nudicaule* и др. Интересным примером, подтверждающим эти древние связи, является нахождение на Севанском хребте, высокогорный рельеф которого отсутствовал вплоть до перанеогена, переллеазиатского вида *Convolvulus calvertii* [3]. Позднее мощные горные поднятия и другие геоморфологические преобразования привели к изоляции переллеазиатских ксерофитных флор. Исчезновению многих и сохранению некоторых элементов в отдельных рефугиумах. Одним из таких убежищ, очевидно, и является ущелье, в котором обнаружен *C. calvertii*—реликт древней ксерофитной флоры, существовавшей еще до эпохи неотектонических поднятий. Таким образом, нахождение переллеазиатского вида *C. calvertii* на Севанском хребте (в сравнение его с викарным *C. ruprechtii*) указывает на древние флористические связи пустыни Нагорного Дагестана с Южным Закавказьем и Передней Азией.

Надо указать, что, конечно, не все интереснейшие в ботанико-географическом и систематическом отношении виды укладываются в приведенные выше рамки. Так, например, очень интересна группа видов, распространенных в Ираке и Иране, заходящих в Восточную Анатолию, а на севере доходящих до Южного Закавказья (в основном до Мерсинского и Зангезурского флористических районов АрмССР и Нахичеванской АССР)—*Anchonium elychrysifolium*, *Convolvulus commutatus*, *Physoptychis gnaphalodes*, *Vavilovia aucheri* или такой высокогорный вид, как *Dracocephalum botryoides*, произрастающий на Восточном Кавказе, в Дагестане, на двух самых высоких вершинах Советской Армении (Арагац и Капутажух) и в Иране, и многие другие.

До сих пор мы говорили о чертах сходства, отражающих общность отдельных частей Армянского нагорья, хотя и относящихся к разным фитохоронам. Сейчас же кратко остановимся на различиях.

Как известно, любая флора не является застывшим элементом растительной оболочки Земли. Процесс флорогенеза никогда не прекращается. Каждая флора со временем обогащается новыми элементами и теряет другие. Естественно, наибольший вклад в обогащение какой-либо определенной флоры вносят соседние, близлежащие. Так и флора Армянского нагорья находится под сильным влиянием окружающих ее территорий. Само собой разумеется, что разные части столь обширной территории испытывают неодинаковое влияние со стороны окружающих флор. Вкратце остановимся на появлении этого влияния на отдельные части Армянского нагорья.

На северо-западе Армянского нагорья наиболее сильно проявляется влияние эвксинской флоры. Именно здесь лучше всего представлены чрезвычайно характерные для Эвксинской провинции [25] леса из *Fagus orientalis* с *Corylus colurna*, распространены березовые леса с *Betula medwedewii* и *B. litwinowii*. Со стороны Понтийских гор, являющихся непреодолимым рубежом для многих эвксинских видов

(например, множество видов рода *Hieracium*), из территорию Армянского нагорья проникают эвксинские и эвксино-гирканские виды (например, *Campanula latiflora*, *C. pontica*, *Chamaejasme acaule*, *Dianthus carmelitarum*, *Geranium psilostemon*, *Hypericum orientale*, *Pimpinella rhodantha*, *Rhamnus ibericus*, *Scaligeria tripartita*, *Teucrium hircanicum*) и многие относительно мезофильные бореальные, а часто и средиземноморские виды. Другим путем проникновения бореальных видов на территорию Армянского нагорья служит Кавказ (очевидно, именно этим путем пришли в Северную Армению такие евросибирские виды, как *Bellis perennis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lycnis flos-cuculi* [4, 6] и др.).

Основной путь миграции на территорию Армянского нагорья средиземноморских и центральноазиатских видов лежит с запада (например, *Alyssum huetii*, *Atraphaxis grandiflora*, *Haplophyllum cappadocicum* и др.), при этом подавляющее большинство азиатских и средиземноморских видов не проникают на восток дальше «Анатолийской диагонали» [24—26]. Однако некоторые средиземноморские виды широко распространены по всей территории Армянского нагорья. Здесь надо напомнить о существовании в Армении в Зангезурском флористическом районе самой большой на Кавказе естественной рощи из *Platanus orientalis* (в подлеске произрастает *Periploca graeca*, здесь же довольно много деревьев *Juglans regia*).

С юга и юго-запада на территорию Армянского нагорья проникают наиболее ксерофильные малоазиатские (в том числе месопогамские) виды. Многие из них распространились только до Курдских гор—района Хаккарии, Ван (например, *Asplenium haussknechtii*, *Nigella unguicularis*, *Ranunculus diversifolius*, *R. myosuroides* и др.), но довольно большая группа видов с „малоазиатско-кавказским“ типом ареала произрастает от Сирии и Ирака до Большого Кавказа (часто заходя в Предкавказье). Это, например, *Campanula aucheri*, *C. collina*, *Cephalaria gigantea*, *Corydalis alpestris*, *Dianthus cretaceus*, *Poa iberica* и др.

С севера на Армянское нагорье (особенно из флору Советской Армении) очень большое влияние оказывает Кавказ. Естественно, большинство кавказских видов сосредоточено в северной части Армении, например, *Agastis latifolia*, *Astragalus calycinus*, *Astrantia trifida*, *Cerastium holosteam*, *Galanthus alpinus*, *Gypsophila tenuifolia*, *Viola caucasica*, *Verbascum formosum* и др.), но многие значительно спускаются на юг, доходя, как уже было сказано, до Сирии и Ирака, и на юго-восток до Загросских гор в Иране. Здесь же выделяется группа видов, отражающих древние флористические связи степей Предкавказья с Южным Закавказьем. Так, недавно в южной части Армении был обнаружен *Paraver bracteatum*—чрезвычайно красивый крупноцветковый вид, известный только из Предкавказья.

С востока и юго-востока на Армянское нагорье наиболее сильно влияет иранская флора, особенно Хорассанской и Курдо-Загросской провинций. Несмотря на огромное их флористическое различие,

существует довольно много атропатено-хорассанских (*Euphorbia marschalliana* и др.), атропатено-курдо-загросских (*Keseda microcarpa*, *Allium viride*, *Rosularia persica* и др.) и даже армено-атропатено-курдо-загросских (*Echinops pungens*, *Onosma sericea*, *Paracaryum strictum* и др.) видов [10].

Итак, мы очень кратко рассмотрели Армянское нагорье с флористической точки зрения. К каким же выводам можно прийти?

Во-первых, флора Армянского нагорья не представляет собой единого флористического комплекса, и совершенно справедливо и естественно отнесение его отдельных частей к разным фитохорионам. При этом вполне возможно, как это указывает Тахтаджян [13], для Армянской и Атропатенской подпровинций этот ранг несколько занижен и следует рассматривать их на уровне провинций. С другой стороны, поскольку Армянское нагорье представляет собой единое целое геоморфологически, существует целый комплекс видов, характерных для всего нагорья в целом, что указывает на некоторые черты общности и сходства процессов флорогенеза на всей его территории.

Во-вторых, все части Армянского нагорья находятся под взаимным влиянием, с одной стороны, о чем свидетельствуют виды, связывающие, скажем, Советскую и Турецкую Армению, или виды, произрастающие в Советской Армении и Северо-Западном Иране. С другой стороны, каждая из частей Армянского нагорья испытывает сильнейшее влияние иранских с ними флор. Сейчас очень трудно прогнозировать дальнейшие пути флорогенеза, но можно предположить два варианта, связанных с общим изменением климата. Если начнется процесс общего похолодания и в то же время повышения влажности, т. е. будет уменьшаться общая континентальность климата, то, очевидно, усилится влияние кавказской и евксинской (и вообще бореальной в широком смысле) флор, при этом можно предположить стирание особо сильных различий между Армянской и Атропатенской подпровинциями. Если же продолжится общая аридизация и усиление континентальности, то увеличится влияние центральноанатолийской и иранской флор и следует ожидать еще большего флористического расчленения этих частей Армянского нагорья.

ЛИТЕРАТУРА

1. Варданянц Л. А. Постпалеоценовая история Кавказа, Черноморско-Каспийской области. Ереван, 1943.
2. Габриэлян Э. Ц. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван, 1978.
3. Габриэлян Э. Ц. Биолог. ж. Армении, 33, 1, 73—77, 1980.
4. Габриэлян Э. Ц., Гусьян К. Е. Биолог. ж. Армении, 33, 5, 527—531, 1980.
5. Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948.
6. Гусьян К. Е. Уч. зап. ЕГУ, 3, 135, 1977.
7. Гусьян К. Е. Уч. зап. ЕГУ, 2, 161, 1984.
8. Ефремов Ю. К. Армянское нагорье. В кн. Зарубежная Азия. Физическая география. М., 1956.
9. Мирзоева Н. В. Биолог. ж. Армении, 32, 6, 586—587, 1979.
10. Сагателян А. А. Бот. журн., 65, 5, 650—661, 1981.
11. Тамазян К. Г., Фийерш Г. М. Биолог. ж. Армении, 40, 6, 464—469, 1987.

12. Тахтаджян А. Л. Бот. зап. герб БИН СССР, 7, 12, 271—276, 1938.
13. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли, Л., 1978.
14. Тахтаджян А. Л. Бот. журн., 68, 12, 1593—1603, 1983.
15. Тонян Ц. Р. Биолог. ж. Армении, 21, 5, 86—96, 1968.
16. Тонян Ц. Р. Биолог. ж. Армении, 21, 8, 69—78, 1968.
17. Тонян Ц. Р. Биолог. ж. Армении, 25, 11, 47—50, 1972.
18. Тонян Ц. Р. Биолог. ж. Армении, 33, 6, 332—554, 1980.
19. Тонян Ц. Р., Мелакян А. К. В кн.: Пальпология, Ереван, 1975.
20. Тумаджанов Н. Н. Бот. журн., 51, 6, 784—791, 1966.
21. Флора Армении, 1—8, Ереван, 1954—1987.
22. Чернева О. В. Бот. журн., 59, 2, 183—191, 1974.
23. Davis P. H. Flora of Turkey and East Aegean Islands Edinburgh, 1—10, 1965—1985.
24. Davis P. H. Plant life of South-West Asia, Edinburgh, 15—27, 1971.
25. Davis P. H. Kew Mag., 2, 4, November, 357—362, 1985.
26. Ekim T., Güner A. Proc. Roy. Soc. Edinb., 89B, 69—77, 1966.
27. Gabrieljan E. C. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 82, 1, 483—496, 1961.
28. Gabrieljan E. C. Problems of Balkan Flora and Vegetation, Sofia, 216—222, 1970.
29. Haber-Morath A. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 82, 3, 223—264, 1972.
30. Podlech D. Proc. Roy. Soc. Edinb., 89B, 37—41, 1966.
31. Rechinger K. H. Flora Iranica, Graz, 1, 143, 1963—1980.
32. Rechinger K. H. Proc. Roy. Soc. Edinb., 89B, 45—58, 1966.
33. Takhtajan A. L. Floristic regions of the World, 1956.
34. Tamamschjan S. G. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 38, 2, 201—204, 1968.
35. Vorontsov N. N., Lyapunova E. L. Chromosom. today, 8, 279—284, 1984.
36. Wagenitz G. Proc. Soc. Edinb., 89B, 11—21, 1986.

Поступило 10.1.1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 3, (42), 1989

УДК 584.9

ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ АЛЬПИЙСКОЙ ФЛОРЫ БАРГУШАТСКОГО ХРЕБТА

С. А. БАЛОЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Установлено, что в альпийском поясе Баргушатского хребта произрастают 220 видов и подвидов сосудистых растений из 124 родов 38 семейств. Проведен сравнительный анализ с альпийскими флорами массива г. Арагац и Мегрипского хребта, принадлежащих к разным системам Закавказского нагорья. Выявлено значительное сходство с альпийской флорой Мегрипского хребта.

Հաստատվել է, որ Կարաբաղյան լեռնաշղթայի ալպյան շերտում աճում են 220 տեսակի և ենթատեսակի անթափար թույլեր, որոնք պատկանում են 124 չեղերի և 38 ընտանիքների: Կատարվել է համեմատական անալիզ Երասխայի լեռնազանգվածի և Մեղրիի լեռնաշղթայի ալպիական հարածների հետ, որոնք պատկանում են Անդրկովկասյան լեռնաշղթայի տարբեր համակարգերի ՄՀՀ ենահատիկուն է նկատվել զերտներն հետ:

It is established that 220 species and subspecies of vessel plants from 124 genera and 38 families grow in Alpine belt of Bargushat range. Comparative analysis with Alpine flora of the mountain Aragats massif and Meghri range is made, belonging to different systems of Transcaucasian Highlands. A significant similarity with the latter is observed.