

grass *Zingeria trichopoda* (2n=8) // Genome, 46 (1): 156—163.
 Kotscherba V., Pistrick K., Gernand D., Meister A., Ghukasyan A., Gabrielyan I., Houben A. 2005. Characterization of the low-chromosome number grass *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (2n=4) by molecular cytogenetics // Caryologia, 58 (3): 241—245.
 Kotscherba V., Pistrick K., Blattner F., Kumke K., Weiss O., Rutten T., Fuchs J., Endo T., Nasuda S., Ghukasyan A.,

Houben A. 2010. The evolution of the hexaploid grass *Zingeria kochii* (Mez) Tzvelev, (2n=12) was accompanied by complex hybridization and uniparental loss of ribosomal DNA // Molecular Phylogenetics and Evolution, 56: 146—155.
 Tzvelev N. N. 1989. The system of grasses (*Poaceae*) and their evolution // Bot. Rev., 55: 141—204.

Институт ботаники НАН РА, 0063, Ереван, ул. Ачарян 1; botanyinst@sci.am

Ж. А. ВАРДАНЯН, И. Г. ГАБРИЕЛЯН

ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ДЕНДРОФЛОРЫ И ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ АРМЕНИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

На основании сравнительного анализа ископаемой и современной дендрофлор можно предположить, что важными этапами в истории формирования дендрофлоры Армении в геологическом прошлом являлись поздний миоцен (сармат), плиоцен, а также антропоген, когда началось формирование ксерофильных типов растительности, заложенных еще в раннем миоцене и имеющих в настоящее время широкое распространение.

На территории Армении обнаружено 169 видов ископаемых древесных растений, относящихся к 85 родам из 44 семейств, в том числе голосеменных — 15 видов, покрытосеменных — 154. Из указанного числа в составе современной дендрофлоры встречается более 90 видов (около 28% от современной дендрофлоры).

Дендрофлора Армении гетерогенна, что выражается как в различном возрасте покрывающих территорию типов растительности, так и в глубоком различии путей генезиса видов древесных растений. В результате влияния различных (геологических, климатических и антропогенных) факторов сильно изменилось соотношение естественных типов растительности, в частности сократилась лесная растительность, исчезли многие ценные и редкие виды древесных, появились вторичные ксерофильные растительные формации.

Армения, миоцен, плиоцен, плейстоцен, ископаемая дендрофлора, современная дендрофлора, климат.

Վարդանյան Շ. Հ., Գաբրիելյան Ի. Գ. Հայաստանի և շրջակա տարածքների դենդրոֆլորայի և ծառաբնական բուսականության կազմավորման և զարգացման բնութագրիչ գծերը: Բրածո և ժամանակակից ֆլորաների համեմատական վերլուծության հիման վրա կարելի է ենթադրել, որ երկարաժամկետ անցյալում Հայաստանի դենդրոֆլորայի զարգացման պատմության կարևոր փուլերից են եղել ուշ միոցենը (սարմաթ), պլիոցենը, ինչպես նաև անտրոպոգենը, երբ սկսվել է բուսականության քերոֆիլ տիպերի ձևավորումը: Գրա հիմքերը դեռևս ձևավորվել էին վաղ միոցենում, իսկ ներկայումս բուսականության քերոֆիլ տիպերն ունեն բավականին լայն տարածում:

Հայաստանի տարածքում ուսումնասիրվել են ծառաբնական 169 բրածո տեսակներ, որոնք պատկանում են 85 ցեղի և 44 ընտանիքի, որոնցից մերկասերմերին են պատկանում 15, իսկ ծածկասերմերին՝ 154 տեսակներ: Այդ բվից ժամանակակից դենդրոֆլորայում հանդիպում են ավելի քան 90 տեսակ ծառեր և բվեր (ժամանակակից դենդրոֆլորայի մոտ 28%-ը):

Հայաստանի ֆլորան հետերոգեն է, որն արտահայտվում է ինչպես տարածքը ծածկող բուսականության տիպերի տարբեր հասակներով, այնպես էլ դրանց գենեզիսի ուղիների խորը տարբերություններով: Տարբեր գործոնների ազդեցության հետևանքով (երկարաժամկետ, կլիմայական, անբրոպոգեն) խիստ ձևավորվել են բուսականության բնական տիպերը, մասնավորապես՝ կրճատվել է անտառային բուսականությունը, վերացել են շատ արժեքավոր և հազվագյուտ ծառաբնական տեսակներ, ի հայտ են եկել երկրորդական քերոֆիլ բուսական համակցություններ:

Հայաստան, միոցեն, պլիոցեն, պլեյստոցեն, բրածո դենդրոֆլորա, ժամանակակից դենդրոֆլորա, կլիմա:

Vardanyan Zh. H., Gabrielyan I. G. Characteristic Features of Formation and Development of Dendroflora and Woody Vegetation of Armenia and the Adjacent territories. Proceeding from the comparative analysis of fossil and modern dendroflora, one can presume that the Late Miocene (Sarmatian), Pliocene and Anthropogene were important stages in the history of formation of the dendroflora of Armenia in the past geological ages.

169 species of fossil woody plants of 85 genera and 44 families have been found in the territory of Armenia. More than 90 species (about 28 %) of those mentioned above occur in the present-day dendroflora of Armenia.

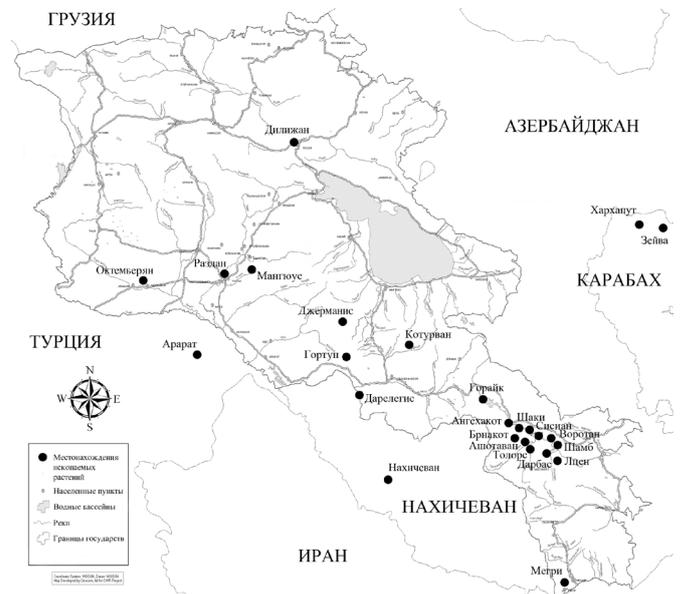
The dendroflora of Armenia is heterogenous which is proved by different ages of the vegetation types and profound differences between the genesis ways of species of woody plants. The correlation between the

native types of vegetation has strongly shifted under the impact of geological, climatic and anthropogenic factors. In particular, the forest vegetation has decreased, many valuable and rare woody species have disappeared and secondary xerophyllous plant formations have appeared.

Armenia, Miocene, Pliocene, Pleistocene, fossil dendroflora, modern dendroflora, climate.

Современная территория Республики Армения включает северо-восточную часть Армянского нагорья, а также южные и юго-восточные склоны Малого Кавказа, занимаемая, в основном междуречье средних течений рек Куры и Аракса. Общая территория составляет около 30 тыс. кв. км, лесная растительность покрывает всего лишь 11% территории республики. В ней основную часть занимает ксеро-мезофильная лесная растительность (*Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Quercus macranthera* Fisch. et C. A. Mey. ex Hohen., *Q. iberica* Stev., и т. д.), сосредоточенная в основном на севере и юго-востоке республики. Ксерофильная лесная растительность, представленная дубовыми лесами или аридными можжевельниками и широколиственными редколесьями, в основном, занимает центральные районы, а также некоторые районы на севере и юго-востоке республики. Несмотря на крайне низкую и неравномерно распределенную облесенность, дендрофлора Армении чрезвычайно богата и включает 323 вида (Варданян, 2003).

Формирование и развитие лесной растительности Армении тесно связаны с геологической историей ее территории. Так, первые свидетельства о растениях, габитус которых позволяет отнести их к древесным, появляются в верхнем триасе, примерно 210—190 млн. лет тому назад. В триасовых отложениях окрестностей бывшего села Джерманис (Арагатский марз) обнаружены (Криштофович, Принада, 1933; Добрускина, 1982; Делле, Габриелян, 1994) древовидные папоротники и хвощи, не имеющие, однако, многих родов или семейств в современной флоре



Карта 1. Местонахождения ископаемых растений на территории Армении, Нагорного Карабаха и Нахичевана

Армении (Карта 1; Рис. 1, фиг. 1). Однако для понимания палеоклимата и растительности того периода следует учитывать географическое расположение этой территории (намного южнее, чем сегодня), а также конфигурацию материков и островов в конце триаса.

Первая ископаемая флора Армении исследована немецким геологом Германом Абигом, начиная с 1850-х годов (Abich, 1857; Abich, 1859; Абих, 1909). Образцы собраны из миоценовых отложений с территории Западной Армении (Турецкая Армения, по Abich; 1859), близ села Аргаджи у подошвы на С-З стороне горы Арапат. Из древесных упоминаются *Podocarpus eocenica* Ung., *Salix angusta* A. Braun и др. Собранные здесь образцы хранятся в Государственном музее Грузии (бывший Кавказский музей) в Тбилиси.

Следующая ископаемая флора, содержащая остатки древесных растений, исследована из бассейна реки Олты в Русской Армении (ныне территория Турции) В. В. Богачевым и А. И. Шишкиной (1915). Из миоценовых отложений авторами приводятся определения *Alnus* sp., *Populus* sp., *Daphnogene lanceolata* Ung., *Cinnamotum* sp.

Уже с территории Советской Армении Богачев (1938) к востоку от бывшего селения Мангюс (Котайкский марз) из верхнемиоценовых отложений сланцеватых глин по макроотпечаткам растений приводит определения *Planera ungeri* и *Salix* sp. Отсюда А. Л. Тахтаджян и Е. Ф. Кузюкина (1986) приводят определения еще 6 видов древесных растений: *Populus praediversifolia* Takht. et Kutuzk., *Ilex aquifolium* L., *Pistacia* cf. *lentiscus* L., *Rhamnus* cf. *alaternus* L., *Helianthemum* sp., *Cistus* sp. И. Г. Габриелян и Р. А. Овсепян (2004) описывают новый вид клена — *Acer zhilini* I. Gabr. et Hovsep., а И. Г. Габриелян и С. Г. Жилин (2005) описывают новый вид тополя — *Populus takhtajanii* I. Gabr. et Zhilin (Рис. 1, фиг. 7—8).

По данным И. В. Палибина (1937) и Тахтаджяна (1966) поздне-меловая флора Даралагеца представлена 26 видами высших растений, в том числе 7 — хвойными. Наиболее интересные из них: *Sequoia reichenbachii* (Geinitz.) Heer, *Araucaria angusta* (Palib.) Takht., *Brachyphyllum araxenum* Palib., *Pinus* sp., *Smilax praeexcelsa* Palib., *Myrica zenkeri* (Ett.) Velen., *Platanus cuneifolia* (Bonn.) Jarm., *Comptonia yakovlevii* (Palib.) Takht. и другие виды (Рис. 1, фиг. 2). По утверждению А. Гукасова (1901) вся территория Армянского нагорья в конце мелового периода была покрыта обширным морским пространством с островами, связанными с Малой Азией, Балканским полуостровом и Средней Европой. Нахождение ископаемых остатков (отпечатки листьев) древесных растений из сеноманских отложений вблизи села Ауш в Даралагезе (Тахтаджян, 1966) указывает на то, что наряду со склерофильными — *Comptonia*, *Myrica* и др. встречались также широколиственные породы, например *Platanus*, *Populus*, *Betulites* и др.

До олигоцена растительность на Кавказе развивалась на островах, периодически возникавших в результате движения земной коры и, соответственно, материков. По геологическим данным (Гукасов, 1901; Освальд, 1916; Архангельский, 1953; Габриелян, 1964), поднятие суши на территории Армении началось со среднего миоцена, а многие пункты (Мургузский, Варденисский, Вайкский хребты и др.) были сушей еще в эоцене-олигоцене, что подтверждается реликтовым характером их растительности (Мулкиджанян, 1975).

Одной из хорошо исследованных палеофлор Армении является позднеолигоцен-раннемиоценовая флора Дилижана, находящаяся на территории гор Дилижан и его окрестностей. М. Е. Арутюнян (1968, 1972, 1975) и Жилин с Габриеляном (1999) приводят список богатой флоры древесных: *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Acer paleosaccharinum* Stur., *Alnus paleojaponica* Weyland, *Carpinus grandis* Un-

ger, *C. neilreichii* Kov., *Castanopsis furcinervis* (Rossm.) Kr. Et Wld., *Cercis miochinensis* Hu et Chaney, *Comptonia diforme* (Stbg.) Berry (Рис. 1, фиг. 5), *Daphnogene bilinica* (Unger) Kvachek et Knobloch, *Deutzia dilidjanica* Harutjunjan, *Myrica lignitum* (Unger) Saporta, *Ocotea kolakovskii* Harutjunjan, *Populus rottensis* Weyland, *Pterocaria paradisiaca* (Unger) Iljinskaya, *Tilia praegrandidifolia* Menzel, *Zelkova zelkovaefolia* (Unger) Buzek et Kotlaba, *Zizyphus zizyphoides* (Unger) Heer и т. д. (36 таксонов).

В миоцене во многих районах Армении, особенно в южной ее части, климат характеризовался уже значительной континентальностью. В сарматском веке (поздний миоцен) Кавказский остров увеличился в своих размерах, что вызвало и крупнейшие изменения во флоре. Именно тогда, отмечает А. А. Гроссгейм (1936, 1948), во многих областях Закавказья, наряду с вечнозелеными породами уже существовали также многие листопадные виды из родов *Salix*, *Pyrus*, *Carpinus*, *Juglans*, *Ulmus*, *Acer* и др. Это предположение подтверждается также макро- и микро- палеоботаническими исследованиями (Баранов, 1959; Лейе, 1962; Манукян, 1977, 1978; Манукян, Ерамян, Аракелян, 1975), согласно которым в нижнем миоцене господствующими формациями являлись хвойно-широколиственные смешанные леса из представителей родов *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Cedrus*, *Ulmus*, *Carya* и др. В среднем миоцене соотношение голосеменных и покрытосеменных значительно меняется, в результате чего ведущая роль в формировании древесной растительности стала принадлежать широколиственным породам: *Carya*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Quercus*, *Castanea*, *Betula*, *Alnus*, *Salix* и др. В составе древостоев все еще сохраняются вечнозеленые элементы: *Myrica*, *Hamamelis*, *Liquidambar* и др. В дальнейшем (поздний миоцен: сармат) мезофильные растения постепенно уступают место более ксерофильным, формируется ксерофитизированный травяной покров, доминирующий в настоящее время в растительном покрове Центральной и Южной Армении. Л. К. Манукян (1978) приводит определения и описания 218 таксонов из Октемберянского прогиба, большинство из которых принадлежат древесным растениям (определены, в основном, до рода).

Палеоботанические исследования, проведенные Н. Г. Гохтуни (1966а, б, 1968, 1969, 1970, 1971, 1994), расширяют наши представления о флоре позднего миоцена (сармата). В ущелье реки Раздан близ Еревана из сарматских отложений Гохтуни собрала богатый ископаемый материал. Растительный комплекс, по данным этого автора, содержит 41 вид древесных растений, относящихся к 34 родам из 27 семейств. Из них 12 видов ныне встречаются в составе дендрофлоры Армении: *Rhus coriaria* L., *Acer hrazdanicum* Gokhtuni (Рис. 1, фиг. 6), *Carpinus orientalis* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Ligustrum vulgare* L., *Populus euphratica* Olivier, *Tilia cordata* Mill., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. Koch, *Berberis vulgaris* L. и др.

Интересные данные содержатся в работах А. Л. Тахтаджяна, Н. Г. Гохтуни и И. Г. Габриеляна (Тахтаджян, Гохтуни, 1972; Гохтуни, Тахтаджян, 1988; Гохтуни, Габриелян, 1989), посвященных позднесарматской ископаемой флоре из Нахичеванских соленосных отложений. Эта палеофлора представлена 19 видами растений, близкими к современной гирканской флоре (Рис. 1, фиг. 3). Среди ископаемых растений *Parrotia persica* С. А. Мей. и *Quercus castaneifolia* С. А. Мей. — основные лесообразующие породы в нижнем горном поясе и на низменности Талыша и соседних районов северо-западной части Ирана (Гирканская флора). В Нахичеванской палеофлоре довольно богато представлены также *Zelkova carpinifolia*, *Fagus orientalis*, *Alnus barbata* С. А. Мей. и др., являющиеся основными элементами современной термомезофильной дендрофлоры Талыша. Следовательно,

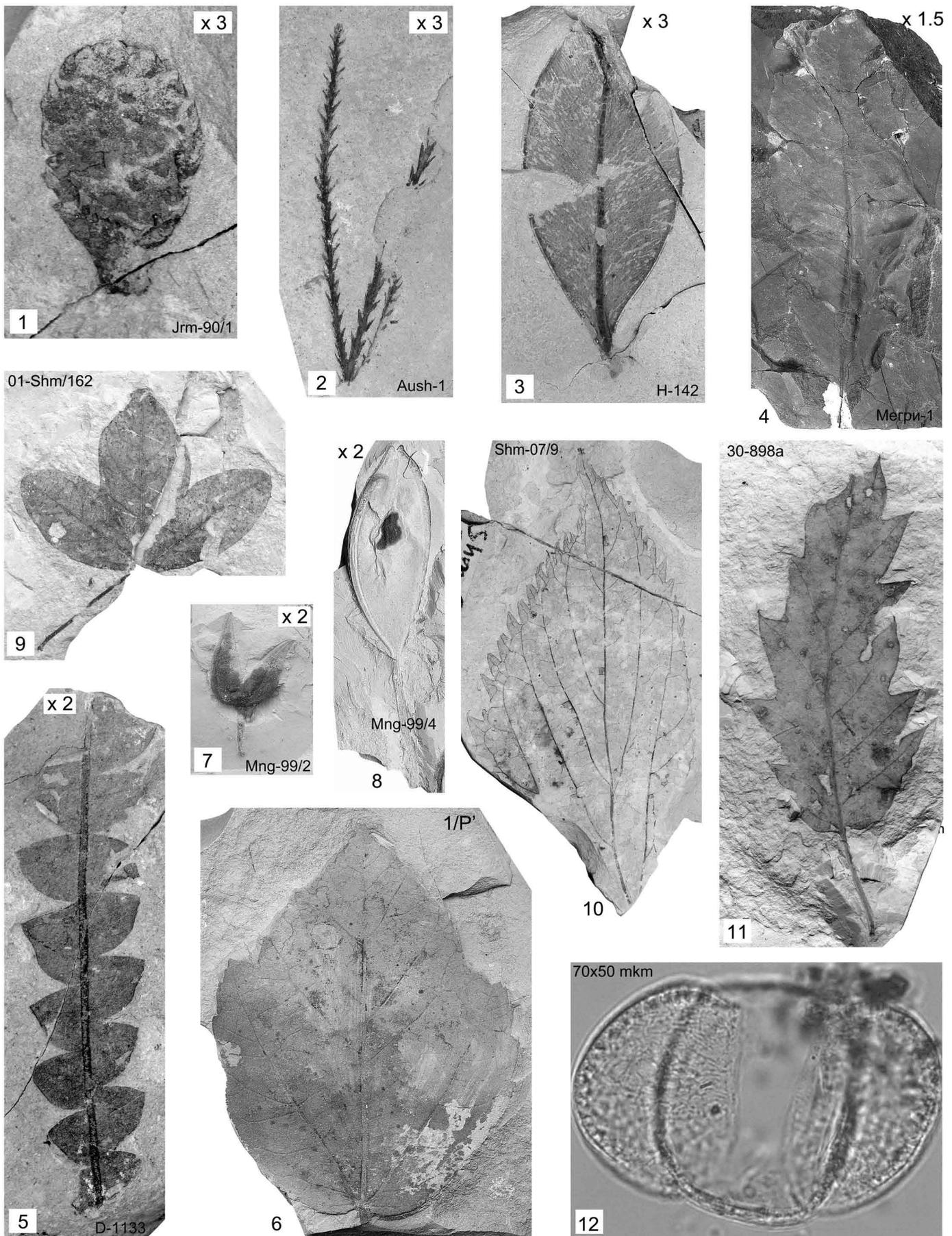


Рисунок 1. Ископаемые растения из различных местонахождений Армении и Нахичевана:

1 — *Coniferae* sp., поздний триас, Джерманис; 2 — *Sequoia reichenbachii* (Geinitz) Heer, мел (сеноман), Ауш; 3 — *Buxus sempervirens* L., миоцен (сармат), Нахичеван; 4 — *Periploca graeca* L., средний плиоцен, Мегри; 5 — *Comptonia diforme* (Stbg.) Berry, поздний олигоцен, Дилижан; 6 — *Acer hrazdanicum* Gokhtuni, миоцен (сармат), Ереван; 7 — *Populus takhtajanii* I. Gabr. et Zhilin, миоцен (сармат), Мангюс; 8 — *Gleditchia* sp., миоцен (сармат), Мангюс; 9 — *Acer* cf. *ibericum* M. Bieb., ранний плейстоцен, Шамб; 10 — *Celtis caucasica* Willd., ранний плейстоцен, Шамб; 11 — *Quercus castaneifolia* Boiss., ранний плейстоцен, Брнакот; 12 — *Pinus* sp., ранний плейстоцен, Шамб.

начало формирования современной дендрофлоры Армении и сопредельных территорий следует отнести к позднему миоцену — ко времени миграции на Кавказ представителей родов *Quercus*, *Prunus*, *Pyrus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Malus*, *Fraxinus*, *Elaeagnus* и др., многие из которых составляют основу современной дендрофлоры республики.

В плиоцене происходит дальнейшая континентализация климата, вытеснение остатков субтропической флоры и широкое развитие листопадных пород, элементы которых: *Juglans regia* L., *Fagus orientalis*, *Acer ibericum* Bieb. и др., вместе с представителями более древней флоры: *Platanus*, *Taxus* и др., сохранились в виде нескольких реликтовых очагов между Колхидой и Гирканикой.

По сравнению с миоценовой, плиоценовая ископаемая флора (особенно поздний плиоцен — ранний антропоген), изучена довольно хорошо (Тахтаджян, 1956; Гохтуни, 1964, 1974, 1976, 1977, 1978, 1982, 1985, 1987а, б, 1988а, б, 1989). Изучением Н. Г. Гохтуни выявлены интересные находки плиоценовой флоры из разных районов Южной Армении: окрестности селений Гортун (Арагатский марз), Котурван (Вайоц Дзорский марз), городов Сисиан и Мегри (Сюникский марз). Из найденных в Котурванской флоре 11 видов 5 встречаются в современной дендрофлоре: *Populus nigra* L., *P. tremula* L., *Acer campestre* L., *A. ibericum*, *Ulmus glabra* Huds., другие 6 видов отсутствуют не только в составе дендрофлоры Армении, но и Кавказа.

Гортунская палеофлора (Гохтуни, 1974, 1976, 1977, 1978, 1987, 1988; Габриелян, 1991; Гохтуни, Габриелян, 1994) представлена 47 видами, из которых около 50% сохранились во флоре Армении до настоящего времени. Ряд видов-реликтов входит в состав различных формаций и группировок современной древесной растительности. К ним относятся: *Acer hyrcanum* Fisch. et C. A. Mey., *A. trautvetteri* Medw., *Ficus carica* L., *Staphylea pinnata* L., *Zelkova carpinifolia*. Другие же являются основными лесобразующими породами и встречаются почти во всех лесных районах республики: *Acer platanoides* L., *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aucuparia* L., *Ulmus glabra*. Анализ гортунской флоры показывает, что в ее составе наиболее богато представлены семейства *Aceraceae* и *Betulaceae*, некоторые представители которых в настоящее время не произрастают в Армении (*Acer velutinum* Boiss., *Betula medwedewii* Rgl., *Ostrya carpinifolia* Scop., *Pterocarya pterocarpa* (Mchx) Kunth. и др.), но совместное их нахождение в ископаемом состоянии в Гортунском местонахождении свидетельствует о том, что в раннем плиоцене в Армении были распространены леса, характерные в настоящее время для Талыша и Колхиды.

На основании изучения ископаемой флоры с рудной площадки Агарака (Мегринский район Армении) А. Л. Тахтаджян (1956) предполагает, что в плиоцене господствовал, по-видимому, субтропический климат средиземноморского типа с очень сухим и жарким продолжительным летом и относительно мягкой дождливой зимой. В таких условиях, по данным ископаемых отпечатков, были широко распространены *Acer pseudoplatanus* L., *Periploca graeca* L. (Рис. 1, фиг. 4), *Cinnamomum lanceolatum* (Ung.) Heer, *Laurocerasus officinalis* Roem., *Celtis glabrata* Stev. Характерное для Мегринского района совместное нахождение листопадных и вечнозеленых видов, по А. Л. Тахтаджиану (1956), говорит о переходном характере флоры. Во многих других районах Закавказья этот переход — от вечнозеленой флоры к листопадной, совершился еще в позднем миоцене, однако здесь, в условиях более теплого климата, вечнозеленые элементы продержались дольше.

Значительное число видов ископаемых древесных растений обнаружены Н. Г. Гохтуни (1987а,б, 1988а,б, 1989, 1994) и И. Габриеляном и И. Г. Габриеляном с соавторами (1990, 1991, 1993, 1994а, б, 1996, 1998, 2002а, б, 2004,

2005, 2007а, б, 2008а, б, с, 2010, 2011) в различных горизонтах сисианской диатомитовой свиты, возраст которой датируется ранним плейстоценом (Bruch, Gabrielyan, 2002; Ollivier, et al., 2007; Roiron, et al., 2007; Gabrielyan, et al., 2008; Scharrer, et al., 2008). Список этой флоры по результатам исследований А. Криштофовича (1939), А. Тахтаджяна (Тахтаджян, А. Габриелян, 1948) и Н. Гохтуни (1987, 1988, 1989) был представлен 29 видами. Позднее список дополнен И. Габриеляном и насчитывает уже около 170 видов, из которых около 90 являются древесно-кустарниковыми видами. Среди них немало ксерофильных видов, имеющих большое распространение в республике: *Cotinus coggygia* Scop., *Spiraea hypericifolia* L., *S. crenata* L., *Acer ibericum*, *Celtis caucasica* Willd., *Fraxinus oxycarpa* Willd., *Punica granatum* L., *Paliurus spina-christi* (Mill.) A. C. Sch., *Calligonum polygonoides* L. и др. Следовательно, в раннем плейстоцене на сухих южных экспозициях в долине реки Палеоворотан существовали аридные редколесья и другие ксерофильные растительные группировки, однако они были распространены еще слабо и сосредоточены на больших высотах, чем современные сходные группировки. Основная лесная растительность была составлена видами, широко представленными в Армении: *Quercus macranthera*, *Q. iberica*, *Carpinus betulus*, *Populus alba* L., *P. nigra*, *Salix alba* L., *S. caprea* L., *Tilia begoniifolia* Stev., *Fraxinus excelsior*, *Prunus divaricata* Ldb., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Ulmus minor* Mill. и др. Помимо этих видов обнаружен ряд деревьев, ныне сохранившихся в рефугийных областях Гирканики, Понта и на Балканах: *Quercus castaneifolia* (Рис. 1, фиг. 11), *Q. cerris* L., *Rhododendron ponticum* L., *Acer opalus ssp. obtusatum* (Willdenow) Gams, *A. velutinum*, или в более или менее теплых и влажных областях Кавказа и Анатолии: *Acer cappadocicum* Gleditsch, *Zelkova carpinifolia*, *Diospyros lotus* L., *Quercus ilex* L. и др.

За последние годы из Сисианской свиты интересные данные получены также по результатам палеопалинологических исследований S. Sharrer и A. Bruch (Scharrer, Bruch et al., 2008) (Рис. 1, фиг. 12).

Наступившие одно за другим оледенения Кавказа изменили количественные соотношения всех существующих типов растительности, сильно обеднили и уменьшили в размерах леса с вечнозеленым подлеском. В результате произошло расширение площади лесов более умеренного типа и развитие ряда других формаций. Изменения флоры и растительности под влиянием ксерофильно-теплых межледниковых и мезофильно-холодных ледниковых эпох особенно четко представлены палеопалинологическими исследованиями Шамбского разреза Сисианской свиты (Sebastien, 2010) и работами по ископаемым кленам по всему Воротанскому бассейну (Gabrielyan, Eder, 2011). Именно тогда происходило широкое расселение многих древесных растений бореального происхождения: *Betula pendula* Roth., *Sorbus aucuparia* L., *Cerasus avium* и др.

Последледниковая эволюция древесной растительности Армении шла по пути возрастающей ксерофитизации. В эти засушливые периоды с юга началось широкое распространение представителей ксерофильных типов растительности из Передней Азии (Малеев, 1935; Гроссгейм, 1936; Тахтаджян, 1941; Сосновский, 1943). Для формирования флоры Армении, особенно ее южной части, в плейстоцене ксеротермическая эпоха имела исключительно важное значение. Она способствовала как широкому распространению ксерофитов на территории республики, так и бурному видообразованию. Пресс южных флор особенно наблюдается в Вайке и Зангезуре-Мегри в полосе контакта мезофильной кавказской и ксерофильной армено-иранской “флор”, где сложились благоприятные условия для видообразования, в первую очередь, для родов *Pyrus*, *Sorbus*, *Crataegus*, *Astragalus* и др.

Таким образом, на основании сравнительного анализа ископаемой и современной дендрофлоры можно предположить, что самыми важными этапами в истории формирования дендрофлоры Армении в геологическом прошлом являлись поздний миоцен (сармат), плиоцен и антропоген, когда началось формирование ксерофильных типов растительности, заложенных еще в раннем миоцене и имеющих в настоящее время широкое распространение. Ископаемая дендрофлора Армении представлена следующим образом: с. Ауш (поздний мел) — 26 видов; ущелье реки Раздан (поздний миоцен) — 41; с. Гортун (ранний плиоцен) — 47; с. Котурван (плиоцен) — 11; Мегри (плиоцен) — 7; Сисиан (ранний плейстоцен) — 89; Нахичеван (поздний миоцен) — 26 видов (Карта 1; Рис. 2).

По данным палеоботанических исследований для разных геологических эпох на территории Армении и Нахичевана нам известны 169 видов ископаемых древесных растений, относящихся к 85 родам из 44 семейств: голосеменных — 15 видов, покрытосеменных — 154. Из указанного числа в составе современной дендрофлоры встречается более 90 видов (около 28% от современной дендрофлоры).

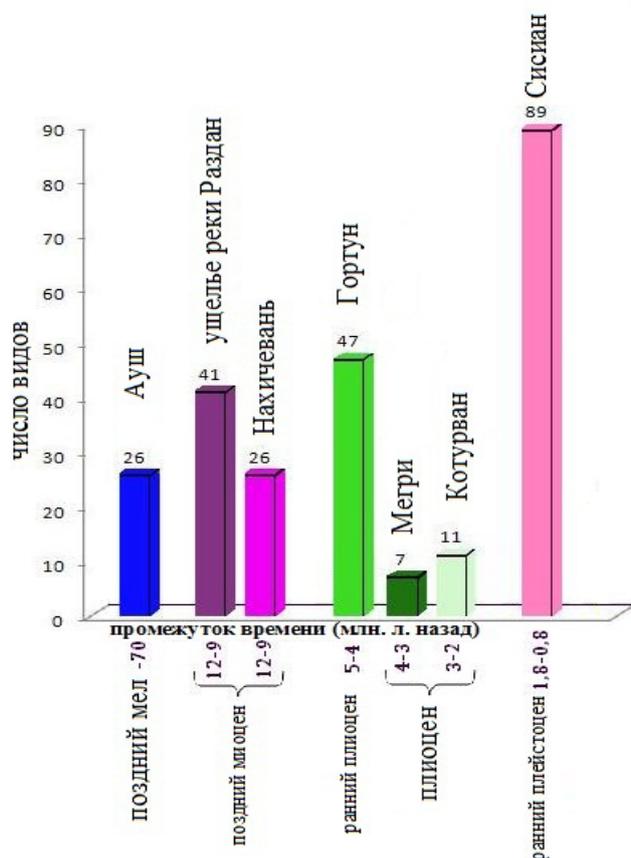


Рисунок 2. Количество видов ископаемых древесных растений различных местонахождений Армении и сопредельных территорий

В Армении более полно выявлены остатки и отпечатки плейстоценовой, плиоценовой и сарматской флоры, меньше — меловой и олигоценовой. В меловых отложениях наиболее часты отпечатки хвойных. Среди лиственных наибольшим родовым разнообразием представлены семейства *Aceraceae* и *Betulaceae*, затем *Anacardiaceae*, *Fagaceae*, *Salicaceae*, *Ulmaceae*, *Juglandaceae*. Видовым разнообразием отличается род *Acer*, содержащий 15 видов, из которых в Армении ныне встречаются 6 видов — *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. ibericum*, *A. hyrcanum*, *Acer laetum* С. А. Мей., *A. trautvetteri*. На втором месте по числу видов *Betula* — 9 видов, из которых 2 вида — *Betula pendula*, *B. pubescens* Ehrh. сохранились до настоящего времени и являются постоянным элементом

субальпийских криволесий Армении и Кавказа. Из других родов по частоте встречаемости следует отметить *Quercus* — 7 видов, *Populus* — 7, *Carpinus* — 6, *Ulmus* — 5, *Celtis* — 4, *Salix* — 4, *Fraxinus* — 4.

В течение исторического времени дендрофлора и древесная растительность Армении подвергались очень большому изменению. В течение нескольких тысячелетий Армения являлась ареной весьма активной деятельности человека, что привело к безвозвратному исчезновению многих ценных и интересных видов растений, сокращению площади лесов, расширению нагорных степей и площадей, занятых под сельскохозяйственные культуры. Вследствие уничтожения лесной растительности почвенный покров стал быстро смываться, а на скелетном субстрате вскоре появилась ксерофильная растительность, затрудняющая возобновление лесных формаций.

По материалам многочисленных ботанико-географических, палеоботанических, археологических и других источников (Шопен, 1852; Медведев, 1882; Кузнецов, 1900, 1909; Гринецкий, 1904; Буш, 1936; Мушегян, 1935; Г. Ярошенко, 1929, 1951; П. Ярошенко, 1941, 1956; Тахтаджян, 1941; Даль, 1947; Долуханов, 1951; Мириманян, 1953, 1959; Абрамян, 1967; Варданян, 2003 и др.) можно судить о том, что в ранний исторический период значительные, ныне безлесные площади южной Армении были покрыты густыми лесами. Зоологические материалы также свидетельствуют о наличии в прошлом больших массивов лиственных лесов в Вайке (Даль, 1947). В настоящее время незначительные остатки лесов, как в Вайоц Дзорском марзе, так и в других регионах центральной и южной Армении имеют угнетенный вид, сохранившись, большей частью, в виде жалких порослевых кустарниковых зарослей. За период около 2 тыс. лет интенсивные рубки и массовый выпас животных сильно изменили былой растительный покров.

Лесные массивы в Армении были значительно шире распространены вплоть до 19-го века. Г. Д. Ярошенко (1929) отмечает, что полтора века тому назад дуб в лесах Армении был господствующей породой на всех склонах и занимал обширные пространства в горных районах. По данным И. Шопена (1852), известного географа прошлого столетия, в Даралагезском магале Вайка крупный лес произрастал в большом изобилии, особенно лесисты были ущелья рек Елегис и Арпа, площадь крупных лесов здесь составляла больше 30 тыс. га. Б. Б. Гринецкий (1904), совершая путешествие по Южной Армении, отметил, что близ села Кушибеляк (ныне Кечут) склоны долины одеты лесами из дуба крупнопольничкового.

Выводы. Дендрофлора и древесная растительность Армении прошли длительный и сложный путь формирования и развития. Несмотря на то, что современная дендрофлора на родовом уровне, в основном, начала формироваться с неогена (в позднем миоцене), наиболее древние остатки древесных растений относятся к мезозою — (поздний триас и поздний мел). В позднем олигоцене — раннем миоцене, помимо узко субтропических вечнозеленых видов, уже существовали некоторые представители листопадных древесных, обнаруженные в отложениях горючих сланцев, расположенных на территории города Дилижан. В дальнейшем в верхнем миоцене растительность Армении принимает черты растительности Средиземноморья. В среднем плиоцене уже представлен весь современный родовой спектр древесных, однако все еще с примесью некоторых древних видов. В позднем плиоцене, раннем плейстоцене дендрофлора и растительность уже довольно близки с современной. Современный состав флоры и облик растительности формировались под воздействием довольно быстрых колебаний климата, которые начались со среднего плейстоцена и продолжались вплоть до позд-

него плейстоцена. Окончательный облик дендрофлора и растительность Армении приобретают в голоцене, отчасти уже под воздействием человека.

Таким образом, дендрофлора Армении гетерогенная, что выражается как в различном возрасте покрывающих территорию типов растительности, так и в глубоком различии путей их генезиса. В результате влияния различных (геологических, климатических и антропогенных) факторов сильно изменилось соотношение естественных типов растительности, в частности сократилась лесная растительность, исчезли многие ценные и редкие виды древесных, появились вторичные ксерофильные растительные формации.

ЛИТЕРАТУРА

- Абих Г. 1909. Палеонтология / Атлас без текста / М.: 71.
- Абрамян Г. С. 1967. Палеогеографический анализ распространения лесов в Армянской ССР // Изв. АН АрмССР, Науки о земле, 20, 5—6: 165—174.
- Арутюнян М. Е. 1968. О номенклатуре комптонии из олигоценовой флоры Дилижана // Изв. АН АрмССР, сер. Науки о Земле, 21, 6: 3—8.
- Арутюнян М. Е. 1972. Новый представитель рода *Ocotea* в олигоцене Армении // ДАН АН АрмССР, 54, 3: 172—174.
- Арутюнян М. Е. 1975. Олигоценовая флора Дилижана (Армянская ССР), ее стратиграфическое и палеогеографическое значение // Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Ереван: 25 с.
- Архангельский А. Д. 1953. Геологическое строение СССР. Западная часть. М.—Л.: 427 с.
- Баранов В. И. 1959. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР // "Высшая школа", Москва: 365 с.
- Богачев В. В., Шишкина А. И. 1915. Фауна и флора соленосных отложений русской Армении // Зап. Кавк. музея. Сер. А, 2: 76 с.
- Богачев В. В. 1938. Миоцен Закавказья // Тр. Аз. фил. АН СССР, X (144), сер. геол.: 27—46.
- Буш Н. А. 1936. Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. М.—Л.: 327 с.
- Варданян Ж. А. 2003. Деревья и кустарники Армении в природе и культуре. Ереван. 367 с.
- Габриелян А. А. 1964. Палеоген и неоген Армянской ССР. Ереван. 300 с.
- Габриелян И. Г. 1990. О сисианской палеофлоре Армении // Тр. III молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Л.: 160—162.
- Габриелян И. Г. 1991. Интересные находки из плиоценовой флоры Гортун (Армения) // Проблемы флористики и систематики растений Кавказа. Тезисы докл. всесоюзной конф. молодых ученых. Сухоми. 16 с.
- Габриелян И. Г. 1993. *Lonicera* и *Viburnum* (*Caprifoliaceae*) в позднем плиоцене — раннем плейстоцене бассейна реки Воротан (Армения) // Бот. журн., 78, 10: 59—64.
- Габриелян И. Г. 1994. Плиоцен-плейстоценовые флоры бассейна реки Воротан (Юго-Восточная Армения) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван. 21 с.
- Габриелян И. Г., Пипоян С. Х. 1998. Водная и прибрежная фауна и флора верховьев реки Воротан (Южная Армения) в позднем плиоцене — раннем плейстоцене // Тезисы докл. Респ. научн. конф. по зоологии. Институт Зоологии НАН РА. Ереван: 46—47.
- Габриелян И. Г. 2002. Позднеплиоценовый-раннеплейстоценовый вид тополя, *Populus gokhtuniae* sp. nov. (*Salicaceae*), из бассейна реки Воротан на Юго-Востоке Армении // Фл., растит., раст. рес. Армении, 14: 10—13.
- Габриелян И. Г., Жилин С. Г. 2005. *Populus takhtajanii* I. Gabrielyan et Zhil. sp. nov. // Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств (Под редакцией Л. Ю. Буданцева). Москва—Санкт-Петербург, 4: 148.
- Габриелян И. Г., Овсепян Р. А. 2004. *Acer zhilinii* (*Aceraceae*) — новый вид из Сарматских отложений Мангюса (Республика Армения) // Фл., растит., раст. рес. Армении, 15: 30—32.
- Гохтуни Н. Г. 1964. Котурванская ископаемая флора // Изв. АН АрмССР, сер. Науки о Земле, 27, 2: 3—16.
- Гохтуни Н. Г. 1966а. Новые виды сарматской флоры ущелья р. Раздан (Армения) // ДАН АрмССР, 43, 3: 160—165.
- Гохтуни Н. Г. 1966б. Уточнение списка сарматской флоры Армении по работе И. В. Палибина "Материалы к третичной флоре Армении" // Биолог. журн. Армении, 19, 10: 101—104.
- Гохтуни Н. Г. 1968. Сарматская флора ущелья реки Раздан близ Еревана // Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Ереван: 19 с.
- Гохтуни Н. Г. 1969. Материалы к сарматской флоре ущелья реки Раздан близ Еревана // Биолог. журн. Армении, 22, 10: 103—107.
- Гохтуни Н. Г. 1970. Сопоставление сарматской флоры ущелья реки Раздан с другими мио-плиоценовыми флорами // Биолог. журн. Армении, 23, 7: 62—65.
- Гохтуни Н. Г. 1971. Материалы к сарматской флоре Армении (флора ущелья реки Раздан близ Еревана) // Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 27: 94—128.
- Гохтуни Н. Г. 1974. Некоторые данные о гортунской ископаемой флоре // Биолог. журн. Армении, 27, 4: 101—102.
- Гохтуни Н. Г. 1976. Интересные находки гортунской ископаемой флоры // Биолог. журн. Армении, 29, 3: 90—92.
- Гохтуни Н. Г. 1977. Род *Acer* в гортунской флоре // Биолог. журн. Армении, 30, 3: 18—21.
- Гохтуни Н. Г. 1978. Материалы к гортунской ископаемой флоре Армении / Тез. докл. VI дел. съезда ВБО. (Кишинев, 12—17 сент., 1978) / Ленинград: 354—355.
- Гохтуни Н. Г. 1982. О находке рода *Pterocarya* Kunth в плиоценовых отложениях Армении // Биолог. журн. Армении, 35, 5: 414—416.
- Гохтуни Н. Г., Манукян Л. К. 1985. Леса Армении в историческом прошлом // Природа Армении: (На арм. яз.). (Գործունի Ն. Գ., Մանուկյան Լ. Կ. 1985. Հայաստանի անրառնները երկրաբանական անցյալում // Հայաստանի բնություն, 2: 50—52)
- Гохтуни Н. Г. 1987а. Новые данные о сисианской ископаемой флоре (Армения) // Биолог. журн. Армении, 40, 6: 500—503.
- Гохтуни Н. Г. 1987б. Семейство *Betulaceae* в гортунской ископаемой флоре // Биолог. журн. Армении, 40, 10: 837—843.
- Гохтуни Н. Г. 1988а. К изучению сисианской ископаемой флоры в Армянской ССР // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII делег. съезда ВБО. Алма-Ата: 90.
- Гохтуни Н. Г. 1988б. *Quercus macranthera* Fisch et C. A. Mey. ex Hohen. в сисианской ископаемой флоре // Биолог. журн. Армении, 41, 10: 863—864.
- Гохтуни Н. Г. 1989. Представители семейств *Aceraceae*, *Anacardiaceae* и *Betulaceae* в сисианской ископаемой флоре // Биолог. журн. Армении, 42, 2: 1068—1071.
- Гохтуни Н. Г. 1994. Раздан. Верхний миоцен // В кн.: Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, 12: 30.
- Гохтуни Н. Г., Габриелян И. Г. 1989. Ископаемая флора Нахичевана // Природа Армении, 4: 33—34 (На арм. яз.) (Գործունի Ն. Գ., Գաբրիելյան Ի. Գ. 1989. Նախիջևանի բնած Ֆլորան // Հայաստանի բնություն, 4: 33—34):
- Гохтуни Н. Г., Габриелян И. Г. 1994. Сисиан. Нижний плиоцен-верхний плиоцен // В кн.: Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, 12: 26—27.
- Гохтуни Н. Г., Габриелян И. Г. 1994. Гортун. Нижний плиоцен // В кн.: Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, 12: 27—28.
- Гохтуни Н. Г., Тахтаджян А. Л. 1988. Дополнительные данные о позднесарматских растениях из нахичеванских соленосных отложений // Бот. журн., 73, 12: 1708—1710.
- Гриневецкий Б. Б. 1904. Предварительный отчет о путешествии по Армении и Карабаху в 1903 году // Изв. Импер. русс. геогр. общ., 40, 3: 355—398.
- Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа // Тр. БИН АзФАН СССР, 1: 257 с.
- Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. Москва: 264 с.

- Гукасов А. 1901. Основные черты строения Армянского нагорья // Зап. КОРГО, 22, 1: 1—37.
- Даль С. К. 1947. Новые биогеографические данные об исторических границах лесов в Армянской ССР // ДАН АрмССР, 6, 3: 81—86.
- Делле Г. В., Габриелян И. Г. 1994. Джерманис. Верхний триас // В кн.: Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, 12: 49.
- Добрускина И. А. 1982. Триасовые флоры Евразии. Москва: 196 с.
- Долуханов А. Г. 1951. Остатки лесной растительности в верховьях реки Арпа // Изв. АН АрмССР, 4, 2: 137—154.
- Жилин С. Г., Габриелян И. Г. 1999. О находке эоценовой дилижанской флоры в Северной Армении // Фл., растит., раст. рес. Армении, 12: 54—55.
- Криштофович А. Н. 1939. К истории растительности бассейна Северной Двины и Закавказья // Бот. журн., 24, 5—6: 369—377.
- Криштофович А. Н., Принада В. Д. 1933. О верхнетриасовой флоре Армении // Тр. Всес. геол.-развед. объедин., 336: 1—26.
- Кузнецов Н. И. 1900. О причине безлесия Армении // Изв. Имп. русс. геогр. общ., 36, 6: 576—578.
- Кузнецов Н. И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. АН, физ.-мат. отд. СПб, 8, 24, 1: 171.
- Лейе Я. Б. 1962. Опыт расчленения и корреляции пород Шорахпурской толщи по данным спорово-пыльцевого анализа (Приереванский район Армении) // Научно-технический сборник. Серия: геология, горное дело и металлургия. Ереван, 3, 7: 13—18.
- Малеев В. П. 1935. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur* // Бот. журн., 20, 3: 292—321.
- Манукян Л. К. 1977. Миоценовая флора и растительность Октемберянского прогиба по палеопалинологическим данным // Биолог. журн. Армении, 30, 12: 9—15.
- Манукян Л. К. 1978. Флора и растительность Октемберянского прогиба (Юго-западная часть Армянской ССР) по палеопалинологическим данным // Дис. ... канд. биол. наук: 111 с.
- Манукян Л. К., Ерамян Э. Н., Аракелян Р. А. 1975. Комплексы спор и пыльцы из третичных осадочных отложений Октемберянской свиты // Палинология. Ереван: 57—65.
- Медведев Я. С. 1882. Очерки закавказских лесов // Лесн. журн., 1: 325—345.
- Мириманян Х. П. 1953. Проблема леса и степи в условиях Армении // Почвоведение, 9: 62—68.
- Мириманян Х. П. 1959. Послесельное происхождение нагорных степей Армении // Бот. журн., 44, 5: 617—633.
- Мулкиджанян Я. И. 1975. К истории арборифлоры Армянской ССР // Фл., растит., раст. рес. Армении, 6: 120—146.
- Мушегян А. 1935. О лесе и лесных насаждениях Советской Армении // Ереван: 96 с. (На арм. яз.) (Մուշեղյան Ա. 1935. Մուշեղյանի Հայաստանի անտառի եւ անտառային փնկարկների մասին: Երևան. – 96 է.)
- Освальд Ф. 1916. К истории тектонического развития Армянского нагорья // Зап. КОРГО, 29: 2.
- Палибин И. В. 1937. Меловая флора Даралагеза / Флора и систематика высших растений / Тр. БИН АН СССР. Сер. 1, Вып. 4: 171—197.
- Сосновский Д. И. 1943. Опыт хронологизации основных фитоценозов Восточной Грузии // Сообщ. АН ГрузССР, 4, 2: 161—168.
- Тахтаджян А. Л. 1941. Ботанико-географический очерк Армении // Тр. БИН АрмФАН СССР, 2: 180 с.
- Тахтаджян А. Л. 1956. Ископаемая флора с рудной площади Агарака в Мегринском районе Армянской ССР // Бот. журн., 41, 5: 652—657.
- Тахтаджян А. Л. 1966. Основные фитоценозы позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран // Бот. журн., 51, 9: 1217—1230.
- Тахтаджян А. Л., Габриелян А. А. 1948. Опыт стратиграфической корреляции вулканических толщ и пресноводных отложений плиоцена и плейстоцена Малого Кавказа // ДАН АрмССР, 8, 5: 211—216.
- Тахтаджян А. Л., Гохтуни Н. Г. 1972. Позднесарматские растения из нахичеванских соленосных отложений // Бот. журн., 57, 2: 247—250.
- Тахтаджян А. Л., Кутузкина Е. Ф. 1986. К позднесарматской флоре Мангюса (Армянской ССР) // В кн. Проблемы палеоботаники. Л., Наука: 143—149.
- Шопен И. 1852. Исторический памятник состояния Армянской области в эпоху присоединения к Российской империи. СПб: 1234.
- Ярошенко Г. Д. 1929. Сосна и дуб в Армении. Эривань: 165 с.
- Ярошенко Г. Д. 1951. Лесная растительность центральной части Южной Армении // Бюлл. бот. сада АН АрмССР, 21: 5—42.
- Ярошенко П. Д. 1941. О причинах безлесия Южной Армении // Изв. АрмФАН СССР, 2: 49—56.
- Ярошенко П. Д. 1956. Смены растительного покрова Закавказья в их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека. М.-Л.: 242 с.
- Abich H. 1857. Ueber das Steinsalz (по Богачеву, 1939, т. 12/63).
- Abich H. 1859. Ueber das Steinsalz und Seine Geologische Stellung im Russischen Armenien // Memories de L'Academie Imperiale des sciences de St.-Pet., VI, VII: 59—150 (по Палибину, 1931, с. 38).
- Akopian J., Gabrielyan I. & Freitag H. 2008. Fossil fruits of *Salsola* L. s.l. and *Halanthium* K. Koch (*Chenopodiaceae*) from Lower Pleistocene Lacustrine sediments in Armenia // Feddes Repertorium, 119, 3—4: 225—236.
- Bruch A. A., Gabrielyan I. G. 2002. Quantitative Data of the Neogene Climatic development in Armenia and Nakhichevan // Acta Universitatis Carolinae — Geologica, 46, 4: 41—48.
- Gabrielyan I. G. 1996. Fruit and Seed Imprints of *Acer*, *Carpinus* and *Fraxinus* from the Upper Pliocene-Lower Pleistocene in Armenia // Fifth Quadrennial conference of the IOP, Santa Barbara: 31.
- Gabrielyan I., Kovar-Eder J. 2011. The genus *Acer* from the lower/middle Pleistocene Sisian Formation, Syunik region, South Armenia // Review of Palaeobotany and Palynology. 165, 111—134.
- Gabrielyan, I., Scharrer, S., Bruch, A., Gasparyan, B. 2008. The Early Pleistocene Flora of the Darbas locality (Southern Armenia) // Joint 12th International Palynological Congress and 8th International Organisation of Palaeobotany Conference, Bonn: 86.
- Joannin, S., Cornée, J.J., Münch, P., Fornari, M., Vasiliev, I., Krijgsman, W., Nahapetyan, S., Gabrielyan, I., Ollivier, V., Roiron, P., Chataigner, C. 2010. Early Pleistocene climate cycles in continental deposits of the Lesser Caucasus of Armenia inferred from palynology, magnetostratigraphy, and ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating // Earth and Planetary Science Letters, 291, 1—4: 149—158.
- Ollivier V., Nahapetyan S., Roiron P., Gabrielyan I., Cornée J.-J., Joannin S. 2007. Quaternary geomorphological dynamics in Armenia: connections with volcanism, fluvio-lacustrine environments, glaciations effects and travertine formations // 4th International Limnogeology Congress (ILIC), July 11—14th 2007, Abstracts book, Barcelona: 164—165.
- Roiron P., Gabrielyan I., Joannin S., Nahapetyan S., Ollivier V., Cornée J.-J. 2007. Paleoenvironmental reconstruction of Pleistocene fluvio-lacustrine landscapes in Armenia by multiproxy studies: geomorphology, K/Ar chronology, paleomagnetism, leaf flora and pollen analysis // 4th International Limnogeology Congress (ILIC), July 11—14th 2007. Abstracts book, Barcelona: 88.
- Scharrer, S., Bruch, A., Gabrielyan, I., Kircher, U., Bachtadse, V. 2008. Early Pleistocene climate and vegetation change in Armenia based on pollen, leaves, fruits and seeds — the environment of early men in the Caucasus // Joint 12th International Palynological Congress and 8th International Organisation of Palaeobotany Conference, Bonn: 246—247.