



ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра биогеографии

На правах рукописи

АРУСТАМОВА ДЖУЛЕТА МЕЛИКОВНА

НАГОРНО-КСЕРОФИЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ АРМЯНСКОЙ ССР

(II.00.05 - биогеография)

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата географических наук

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА • 1973

Работа выполнена на кафедре биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор, лауреат Государственной премии А.Г.ВОРОНОВ.

Официальные оппоненты:

Доктор географических наук О.С.ГРЕБЕНЩИКОВ

Кандидат биологических наук В.Н.ПАВЛОВ.

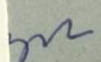
Ведущее научное учреждение - Институт ботаники Академии наук Армянской ССР (Ереван).

Автореферат разослан "11" января 1974 г.

Защита диссертации состоится "13" февраля 1974 г. на заседании физико-географического отделения Ученого совета географического факультета МГУ по адресу: Москва, Ленинские горы, МГУ, географический факультет, 18 этаж, аудитория 1807 в 15 часов.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке географического факультета МГУ.

Отзывы в двух экземплярах просим направлять по адресу: 117234, Москва В-234. МГУ, географический факультет, ученому

 /Е.Д.СМИРНОВА/

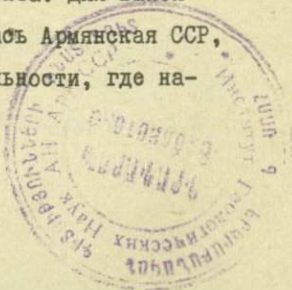
Растительный покров Армянской ССР весьма разнообразен. Здесь в крупной межгорной котловине в среднем течении реки Аракс, относящейся к Иранской флористической провинции, имеется своеобразный набор высотных поясов. Между долиной полупустыни и горными степями развит особый высотный пояс — пояс нагорно-ксерофильной растительности. Наличие этой растительности на Кавказе впервые было установлено Н.И.Кузнецовым (1909), затем аналогичные сообщества были обнаружены и в других районах Советского Союза, особенно в Средней Азии.

Первая классификация нагорно-ксерофильной растительности предложена К.С.Афанасьевым (1956) для Средней Азии на примере Туркестанского хребта. Классификация доведена до ранга формаций и групп ассоциаций.

1622 Проведена очень подробная классификация (Селедец, 1966) реликтовых сообществ тимьянников Среднерусской возвышенности (до ранга формаций). Тимьянники рассматриваются в качестве особого типа растительности.

Нагорно-ксерофильной растительности Армянской ССР посвящены работы А.Л.Тахтаджяна (1936, 1938, 1941) и А.К.Магакяна (1941). Однако в этих работах не затрагиваются вопросы ее классификации. Нет также сводной экологической и фитоценотической характеристики нагорно-ксерофильной растительности Армянской ССР и тем более Советского Союза в целом.

Автором сделана попытка восполнить этот пробел и выявить основные закономерности структуры, экологии и распространения этой растительности на территории Советского Союза. Для выполнения такой работы благоприятным регионом явилась Армянская ССР, находящаяся в центре ареала этого типа растительности, где на-



горные ксерофиты представлены наиболее полно и обладают целым комплексом экологических и фитоценологических особенностей.

В работе поставлены следующие задачи:

1. На основе анализа флористического состава сообществ нагорных ксерофитов выявить закономерности географического распространения нагорно-ксерофильной растительности в Советском Союзе, проследить ее связь с основными центрами происхождения этой растительности — иранским и малоазиатским, а также выявить флористическую специфичность отдельных районов распространения нагорно-ксерофильной растительности;

2. Определить объем типа нагорно-ксерофильной растительности, исходя из эколого-фитоценологических принципов, принимая в качестве определяющих признаков эдафические условия и флористический состав;

3. Выявить роль и место нагорно-ксерофильной растительности в растительном покрове Армянской ССР.

Работа выполнена на основе анализа обширного литературного материала по растительности Кавказа, Средней Азии, Среднерусской возвышенности и сопредельных территорий, а также двухлетнего полевого материала автора, собранного в Армянской ССР на Ераносском и Урцском хребтах. Используются методические пособия по полевым геоботаническим исследованиям степей и полупустынь с некоторыми изменениями методов исследования растительности в соответствии с фитоценологическими и экологическими особенностями нагорно-ксерофильной растительности.

Диссертация состоит из введения, восьми глав (методика исследований, анализ понятия "нагорные ксерофиты", определение объема типа нагорно-ксерофильной растительности, характеристика классов формаций типа нагорно-ксерофильной растительности, ха-

рактеристика географических особенностей типа нагорно-ксерофильной растительности, сравнительный анализ флористического состава нагорно-ксерофильной растительности различных районов Советского Союза, связи нагорно-ксерофильной растительности со средой, история формирования нагорно-ксерофильной растительности), заключения, списка литературы из 226 названий, списка латинских названий растений, 3 приложения по флористическому составу сообществ нагорных ксерофитов различных районов Советского Союза. Работа содержит 27 таблиц, 6 геоботанических и экологических профилей, 44 горизонтальных проекций доминирующих видов ассоциаций, гистограмм, графиков, 5 карт-схем.

X
X X

Термин "нагорные ксерофиты" был предложен Н.И.Кузнецовым в применении к экологической группе горных ксерофильных растений, сопряженных с щебнистыми, незасоленными, хорошо аэрированными почвами. Впоследствии термин нашел широкое применение в ботанической литературе не только по Кавказу, но и по сопредельным территориям.

Разные исследователи пытались заменить термин более определенными названиями: "горно-степная растительность", "горная степь" (Н.А. и Е.А.Бущ), "пустынно-каменистая степь нагорных ксерофитов" (Г.Г.Черняковская), "высокогорная кустарниковая степь" (А.А.Гроссгейм), "ореоксерофильная растительность" (А.Л.Тахтаджян), "фриганоидная растительность" (А.Л.Тахтаджян, А.А.Гроссгейм, М.Ф.Сахокия), "ксерофильная растительность скелетных гор" (А.Л.Тахтаджян) и т.д.

Термин, предложенный Н.И.Кузнецовым, получил более или менее широкое признание (Е.П.Коровин, С.А.Невский, А.А.Гроссгейм,

К.В.Станюкевич, Г.Т.Сидоренко, А.Д.Пятаева) и в какой-то степени отличает представителей этой растительности от других ксерофитов гор – обитателей солончаков, гипсовых каменистых пустынь и полупустынь. Однако термин по звучанию флористический, поэтому целесообразнее типу растительности дать название "нагорно-ксерофильная растительность", а термин "нагорные ксерофиты" сохранить за отдельными его представителями.

Трудно назвать иной тип растительности, который бы вызвал столь много разногласий в отношении наименования, объема, экологии, господствующих жизненных форм, признания или отрицания его самостоятельности, экологического единства сообществ, входящих в состав типа, чем тип нагорно-ксерофильной растительности.

Изучая эту растительность в отдельных участках дизъюнктивного ареала типа растительности, исследователи пытались обосновать объем типа, опираясь на его самые различные особенности, порою имеющие региональный характер. Одни авторы при определении типа учитывали экобиоморфы (Шифферс, 1933), вторые – особенности субстрата (Магакян, 1941; Чиликина, 1959), третьи же основывались на комплексе особенностей самой растительности (структура, видовой состав, анатомо-морфологические особенности доминантов, экобиоморфы) и экологических условий (субстрат, отношение растений к влаге, теплу (Толмачев, 1949),

Автором предлагается следующее определение типа нагорно-ксерофильной растительности: "Нагорно-ксерофильная растительность – это сообщества нагорных ксерофитов – низкорослых кустарников, полукустарников и травянистых многолетников с чертами ксероморфизма (жестколистность, тенденция к карликовому росту, развитие колючек, опушение, выделение эфирных масел, подушковидный рост, сильное развитие механической ткани), обитающие в горных странах

с засушливым вегетационным периодом на незасоленных деструктивных скелетных почвах или приуроченные к выходам коренных пород, находящихся на разных фазах разрушения (от каменистой до щебнистой), без примеси или с незначительной примесью мелкозема. Нагорные ксерофиты способны поддерживать свое существование целиком за счет использования влаги, накапливающейся в каменистом субстрате в результате таяния местного снежного покрова и весенних дождей, следовательно, независимы в своем развитии от осадков, могущих выпадать в течение вегетационного периода. Развитие нагорно-ксерофильной растительности зависит не от суммарного количества осадков, а от их сезонного распределения. Для этой растительности благоприятно совпадение периода засухи с летом. Каменистый субстрат обеспечивает растения влагой в течение всего вегетационного периода".

Согласно этому определению из типа нагорно-ксерофильной растительности выпадают арчевники, как лесной тип растительности (Виппер, 1953), шибляк, развивающийся на месте сведенных человеком лесов со значительным количеством мелкозема в субстрате и гаммада, которая развивается на деструктивных, но засоленных почвах. В составе типа остаются: томиляры, трагакантники и фригана. Такой объем типа оправдывается экологической общностью входящих в его состав классов формаций. Для установления объема этого типа растительности в качестве определяющего признака наряду с экологическими условиями выдвинут флористический состав - общность доминирующих видов.

Для установления критерия общности флористического состава автором на основе литературных данных о видовом составе сообществ нагорных ксерофитов Армянской ССР были определены коэффициенты общности видового состава между отдельными участками

Коэффициенты видовой общности для фриганы различных районов Армянской ССР
(в процентах)

Таблица I

№ № п/п	№ № районов Районы распростра- нения фриганы	I	2	3	4	5	6	7	8
1.	Близ села Геташен (Чайкенд)		20,8	18,2	14,3	26,4	19,2	10,9	17,1
2.	Между пос. Ехегнадзор и сел. Геташ (Койтур)	20,8	-	9,7	4,1	10,7	14,3	9,5	10,1
3.	Урцский хребет (Сарай-булах)	18,2	9,7	-	7,5	12,5	12,6	7,2	15,6
4.	Долина реки Вохчи	14,3	4,1	7,5	-	7,0	6,6	2,9	6,2
5.	Мегринский район	26,4	10,7	12,5	7,0	-	12,4	8,6	13,7
6.	Близ села Арпа	19,2	14,3	12,6	6,6	12,4	-	7,4	13,3
7.	Близ села Гарни	10,9	9,5	7,2	2,9	8,6	7,4	-	28,7
8.	Между селами Гарни и Зовашен (Джанатлу)	17,1	10,1	15,6	6,2	13,7	13,3	28,7	-

фриганы (табл. I), трагакантников и томилляров одного района, а также в пределах всей республики. Для серий описаний была применена формула Коха (С. Кох, 1957).

Индекс биотической дисперсии по Коху для фриганы Армянской ССР равен 8,0%. При этом сравнивался флористический состав фитоценозов, в которых общими видами, как правило, являются, в основном, доминанты, поэтому величина 8,0%, кажущаяся на первый взгляд незначительной, дает нам право объединить все участки растительности в одну типологическую единицу — класс формаций.

Аналогичным методом были определены и индексы биотической дисперсии для томилляров и трагакантников Армянской ССР, которые соответственно равны 10,9% и 20,3%.

При сравнении флористического состава фриганы, томилляров и трагакантников Армянской ССР кроме видовой общности была вычислена также родовая общность.

Коэффициенты общности (видовой и родовой) между фриганой, томилляром и трагакантником Армянской ССР (в %)

Таблица 2

№ № п/п	№ № классов формаций	I	2	3
Классы формаций				
1. Фригана	-	$\frac{21,1}{34,5}$	$\frac{8,5}{19,4}$	
2. Томилляр	$\frac{21,1}{34,5}$	-	$\frac{14,3}{34,4}$	
3. Трагакантник	$\frac{8,5}{19,4}$	$\frac{14,3}{34,4}$	-	

Примечание: В числителе — видовая общность, в знаменателе — родовая.

Как видно из таблицы, значения коэффициентов видовой и тем более редовой общности весьма высоки. Следовательно, фригану, томиляру и трагакантник можно объединить в один тип растительности, учитывая не только общность экологических, в частности эдафических условий, но и особенности самой растительности — общность доминирующих видов.

Классификационную схему высших таксономических единиц для типа нагорно-ксерофильной растительности можно представить так:

Тип растительности: нагорно-ксерофильная растительность

Классы формаций: томиляры, трагакантники и фригана.

Таким образом высшие таксономические единицы: тип растительности и классы формаций были установлены аналитическим способом. Ассоциации были установлены и охарактеризованы во время полевых работ в Армянской ССР, а после обработки полевого материала определены группы ассоциаций и формаций.

Основными методами полевых исследований были: заложение геоботанических и экологических профилей и линейных трансект, подробное геоботаническое описание, зарисовка горизонтальных проекций доминирующих видов, наблюдения над фитоклиматом.

Нагорно-ксерофильная растительность развивается в горах при крайней расчлененности рельефа, что придает растительности характер мозаичности и затрудняет выделение растительных ассоциаций. Последнее очень затруднено также крайней разреженностью растительного покрова (среднее проективное покрытие 15-20%), что определяется каменисто-щебнистым характером субстрата. Наибольшее проективное покрытие составляет 50%, местами же оно снижается до 5-10%. Такая разреженность растительности затрудняет установление доминантов, а также выделение ярусов.

Метод профилей позволяет иллюстрировать связь между растительностью и рельефом. Описание профилей проводилось по обще-

принятой методике (Юнатов, 1964).

В связи с быстрой сменой условий микрорельефа, участки, занятые отдельными фитоценозами, имеют незначительные размеры. По-року их величина меньше площади выявления ассоциации. Только за-кладкой геоботанических профилей возможно было выявить законо-мерности распределения этих фитоценозов, их приуроченность к оп-ределенным экспозициям и субстрату определенного механического состава.

В отечественной литературе растительные сообщества с домини-рованием кустарников и полукустарников из семейства Labiatae сравниваются с томилярами Испанского плато и именуются тимьян-никами.

Термин "тимьянник" был введен в русскую ботаническую лите-ратуру А.Н.Красновым в 1894 г. (Селедец, 1966) применительно к своеобразной реликтовой растительности меловых обнажений Средне-русской возвышенности. Вслед за А.Н.Красновым тимьянники считают аналогами средиземноморских томиляров Н.П.Виноградов, С.В.Голи-цын (1954), В.Д.Александрова (1954), В.П.Селедец (1966). В числе доминантов тимьянников Армянской ССР и Средней Азии аналогично средиземноморским томилярам, кроме видов рода *Thymus*, отмечены и другие губоцветные: *Salvia dracoscephaloides*, *Stachys inflata*, *Petrovskya scrophulariaefolia*, поэтому целесообразно сохра-нить за ними испанское название "томиляр".

Растительность тимьянников Среднерусской возвышенности про-являет высокую родовую флористическую общность с томилярами Ар-мянской ССР, Средней Азии и Средиземноморья. Коэффициент родовой общности равен соответственно - 14,5%, 6,6% и 10,0%, а видовой общности - 0,8%, 0,9% и 1,2%.

Очевидно, виды, входящие в состав этих сообществ, мигриро-

вали из Средиземья, Кавказа и хребтов Средней Азии в четвертичный период и нашли себе приют на меловых и известняковых обнажениях, занимая более сухие склоны южных экспозиций. Впоследствии этот район стал как бы островком среди окружающих степей и в силу своеобразных экологических условий сохранил свое своеобразие и стал вторичным центром видообразования для флоры меловых обнажений, о чем свидетельствует большое количество эндемичных видов. Однако, безусловно, флора окружающих степей наложила свой отпечаток на флористический состав этой реликтовой группы и Г.Т.Сидоренко и Н.В.Лысова (1951) по праву называют их "остепененными фрагментами тимьянников".

Группу реликтовых растений меловых обнажений Среднерусской возвышенности, очевидно, следует включить в состав нагорно-ксерофильной растительности, однако современное равнинное положение тимьянников говорит о том, что их следует считать реликтами нагорно-ксерофильной растительности.

Томилляры Армянской ССР изучались автором на примере Ераносского хребта (Зовашенский ключевой участок) и г.Ерах (г.Бозбурун).

Исходя из эколого-фитоценологических принципов, по основным доминантам в томиллярах вышеперечисленных ключевых участков можно выделить три формации: 1. форм. *Salvia dracosephaloides*
2. форм. *Stachys inflata* 3. форм. *Thymus kotschyanus*. Среди этих формаций можно выделить следующие ассоциации (доминанты указываются в порядке убывающего значения для фитоценоза).

Формация *Salvia dracosephaloides*

асс. *Salvia dracosephaloides* - *Acantholimon karelini*

асс. *Salvia dracosephaloides* + *Ephedra procera*

асс. *Salvia dracosephaloides* + *Ephedra procera* - *Artemisia fragrans*

II

асс. *Salvia dracocephaloides* + *Ephedra procera* + *Atraphaxis spinosa*

асс. *Salvia dracocephaloides* + *Atraphaxis spinosa* - *Thymus kotschyanus*

Формация *Stachys inflata*

асс. *Stachys inflata*

асс. *Stachys inflata* - *Ephedra procera*^{x/}

асс. *Stachys inflata* + *Artemisia fragrans* - *Ephedra procera*^{x/}

асс. *Stachys inflata* - *Atraphaxis spinosa*^{x/}

асс. *Stachys inflata* - *Salvia dracocephaloides*^{x/}

асс. *Stachys inflata* - *Thymus kotschyanus*

асс. *Stachys inflata* - *Acantholimon karelini*

Формация *Thymus kotschyanus*

асс. *Thymus kotschyanus*

асс. *Thymus kotschyanus* - *Salvia dracocephaloides*^{x/}

асс. *Thymus kotschyanus* + *Acantholimon karelini*

асс. *Thymus kotschyanus* + *Acantholimon karelini* + *Astragalus szovitsii*

Приводимый список несомненно включает не все существующие ассоциации томилляров.

Формация *Salvia dracocephaloides* приурочена к каменисто-щебнистому субстрату с примесью мелкозема. Доминант формации *S. dracocephaloides* предпочитает мелкоземистый субстрат, от степени же каменистости и щебнистости субстрата зависит, какой вид будет содоминантом. Кустарники *Ephedra procera* и *Atraphaxis spinosa* приурочены к выходам коренных пород или к каменистому субстрату, а *Acantholimon karelini* и *Thymus kotschyanus* предпочитают щебнистый субстрат.

Ассоциации, относящиеся к формации *S. dracocephaloides*

^{x/} Образует основу первого яруса.

образуют экологические ряды от каменисто-мелкоземистого субстрата к щебнисто-мелкоземистому и каменисто-щебнисто-мелкоземистому.

Формация *Stachys inflata* развивается на каменисто-щебнистом субстрате с незначительным количеством мелкозема и крупными выходами песчаника. Доминант формации *S. inflata* предпочитает щебнистый субстрат. При увеличении степени щебнистости *S. inflata* доминирует вместе с *Thymus kotschyanus* и *Acantholimon karelini* при увеличении же количества мелкозема в качестве содоминанта ассоциаций выступают *Salvia dracoscephaloides* и *Artemisia fragrans*, а *Ephedra procera* и *Atraphaxis spinosa* приурочены к выходам песчаника.

Ассоциации формации *S. inflata* образуют экологические ряды в зависимости от субстрата: щебнистого, мелкоземисто-щебнистого, каменисто-щебнистого, мелкоземисто-каменисто-щебнистого.

Формация *Thymus kotschyanus* развивается на щебнистом субстрате из мергелистых известняков. Доминант формации *Th. kotschyanus* предпочитает щебнистый субстрат. В зависимости от степени щебнистости или мелкоземистости появляются другие доминанты — в первом случае *Acantholimon karelini* и *Astragalus szovitsii*, во втором — *Salvia dracoscephaloides*.

Ассоциации этой формации образуют экологические ряды на щебнистом и мелкоземисто-щебнистом субстрате.

Формации томиляров образуют экологические ряды, связанные с уменьшением содержания мелкозема и увеличением щебнистости субстрата.

При выделении растительных ассоциаций в томилярах полевые исследования следует приурочить к фазе цветения доминирующих видов, так как массовое цветение нагорных ксерофитов приурочено к маю и июню, когда почва более или менее обеспечена влагой ли-

бо за счет выпадающих осадков, либо за счет влаги, сохранившейся в каменистом субстрате с весны. В сухие летние месяцы – в июле и августе – интенсивность жизненных процессов у нагорных ксерофитов томиляров снижается до минимума. После отцветания растения плохо заметны на сером фоне щебнистого субстрата.

В Советском Союзе томиляры распространены на Кавказе, в Средней Азии и на ограниченных по площади участках Среднерусской возвышенности.

В Армянской ССР томиляры встречаются на Ераносском хребте (между с.Зовашен и Веди), г.Ерах (Боз-бурун), между пос.Ехегнадзор и с.Гетап (Койтур) и выше с.Вернашен (Башкенд) (1000-1200 м)

В Средней Азии они распространены в западной части Гиссарского хребта, на Зеравшанском, Туркестанском, Алайском хребтах, частично в западном Тянь-Шане (на Кураминском хребте).

Сообщества трагакантовых астрагалов в Армянской ССР относятся к двум типам растительности: степям (трагакантовые степи) и нагорно-ксерофильной растительности (трагакантники) обычно на основании проективного покрытия, которое условно больше 50% в трагакантовой степи и меньше 50% – в трагакантнике.

Такое определение трагакантников неопределенно. Проективное покрытие больше 50% может быть и в сообществах с незначительным участием злаков. Естественно такие фитоценозы нельзя называть степями, так как в степях, за исключением северных равнинных степей, ведущая роль принадлежит злакам.

При разделении трагакантовых степей и трагакантников следует обращать внимание не только на проективное покрытие, но и на роль, которую играют трагакантовые астрагалы в фитоценозе.

Трагакантовыми степями следует называть степные ценозы с участием трагакантовых астрагалов, в проективном покрытии кото-

рых основная роль принадлежит степным элементам.

Трагакантники - это сообщества трагакантовых астрагалов, а также колючеподушечников Acantholimon и Onobrychis, развивающиеся на сильно денудированных сухих каменистых склонах, лишенных связного почвенного покрова.

На ключевом участке на высоте 1700-1900 м в долине реки Азат выше развалин села Еллиджа автором выделена формация Astragalus microcephalus со следующими ассоциациями:

асс. *Astragalus microcephalus*

асс. *Astragalus microcephalus* - *Thymus kotschyanus*

асс. *Astragalus microcephalus* - *Thymus kotschyanus* + *Thymus rariflorus*

асс. *Astragalus microcephalus* - *Acantholimon armenum*

асс. *Astragalus microcephalus* + *Spiraea hypericifolia*

Ассоциации формации *A. microcephalus* образуют экологические ряды на каменисто-щебнистом и мелкоземисто-каменисто-щебнистом субстрате.

Формация *A. microcephalus* развивается на каменисто-щебнистом субстрате, однако щебень на поверхности бывает частично сцементированным более мелкими продуктами выветривания и образует как бы корочку, которая очень неустойчива и быстро разрыхляется под ногами.

Доминант формации *A. microcephalus* приурочен к выходам коренных пород.

В отличие от томиляров в трагакантнике легче выделить растительные ассоциации, что обусловлено жизненной формой доминирующих видов. Подушки *Acantholimon armenum* и *Astragalus microcephalus*, а также *Thymus* сохраняются и после фазы цветения, потому нет надобности приурочивать полевые исследования

трагакантников к фазе цветения доминирующих видов.

В Советском Союзе трагакантники распространены от Крыма до Западного Тянь-Шаня.

В Крыму они встречаются на горных склонах Карадага.

Широкое распространение трагакантники имеют на Кавказе: по среднему течению Кубани, в Северной Осетии (Куртатинское ущелье), в Дагестане (Рутульский, Курахский, Ахтинский районы), в Армянской ССР (в Вединском, Апаранском, Варденисском, Азизбековском, Ехегнадзорском и Кироваканском районах на высоте 1300-2100 м), в Нахичеванской АССР и в Зуванте (Ленкоранский район). В Средней Азии они встречаются на Копет-даге, на хребте Кугитанг-тау, на гребне Туркестанского хребта, в бассейне реки Зеравшан, на Памире, в Центральном Тянь-Шане.

Растительные сообщества типа фриганы в Армянской ССР в большинстве случаев отличаются высокой ксерофильностью и большим количеством видов трагакантов. Особенно характерны мелколист-ные кустарники и растения-подушки. Из настоящих кустарников для фриганы характерны мелколистный трагакантовый вид миндаля и крушина Палласа.

В Армянской ССР фригана изучалась в районе Урцского хребта. Она проявляет почти все характерные черты фриганы Средиземно-морья: приуроченность к каменисто-скалистому субстрату, одинаковый набор жизненных форм, видовое богатство, наличие большого количества эндемичных видов, резкая разреженность растительного покрова.

В Советском Союзе фригана встречается в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии.

В Крыму она представлена небольшими участками, встречается спорадически во всех высотных поясах Горного Крыма, от подножья

до яйлы.

Наиболее типичная иранская фригана развивается в Армянской ССР в предгорьях долины реки Аракс до высоты 1500 м на южных склонах Ераносского и Урцского хребтов и горы Ерах. В Даралагязе она занимает скалистые субстраты в районе села Элпи и между Ехегнадзором и Азизбековым по ущелью реки Арпа (1000-1100 м). В Мегринском районе фригана развивается на гранитоидах и на красных верхнемеловых известняках (600-1400 м).

В Дагестане фригана распространена в предгорном поясе (до 600 м) и по долинам рек и по каменистым склонам заходит в Горный Дагестан.

В Нахичеванской АССР фригана занимает предгорья от 1000 (1200) до 1500(1600) м, образуя пояс, следующий за полынной полупустыней. В Нагорном Карабахе распространяется на обнаженных склонах в районе Степанакерта и Шуши.

В Восточном Копет-даге фригана развивается на известняках на высоте 600-800 м.

Для выявления закономерностей географического распространения, а также флористических особенностей проведен анализ флористического состава сообществ нагорных ксерофитов Кавказа и Средней Азии. Вычислялся коэффициент видовой и родовой общности между сообществами нагорных ксерофитов различных регионов.

По мере удаления от центра ареала нагорно-ксерофильной растительности к периферии, видовая общность уменьшается, порою даже отсутствует, а родовая общность сохраняется почти всегда между доминирующими родами.

В центре ареала нагорно-ксерофильная растительность отличается видовым богатством. В составе фриганы Армянской ССР насчитывается 192 вида, Нахичеванской АССР - 250 видов, на хребте Кара-тау - 30 видов.

В отдельных районах наблюдается обилие видов определенных родов, а также большое количество эндемичных видов. Если общность видового состава отдельных районов свидетельствует о возможности миграции в историческом прошлом, то обилие видов отдельных родов, а также эндемиков свидетельствует о том, что каждый район стал вторичным центром видообразования, в результате чего возникло флористическое своеобразие этого типа растительности в различных регионах.

Совокупность экологических условий, в которых формируется тип растительности, приводит к преобладанию в его составе растений, относящихся к определенной жизненной форме или группе форм.

Жизненные формы нагорно-ксерофильной растительности выделены автором на основании эколого-морфологических признаков по И.Г.Серебрякову (1964). Однако имеются некоторые отклонения от предложенной им схемы, связанные с особенностями нагорно-ксерофильной растительности.

Для нагорных ксерофитов можно выделить следующий набор жизненных форм:

I. Деревянистые растения (деревья, кустарники и кустарнички).

II. Полудеревянистые растения (полукустарники и полукустарнички).

III. Растения-подушки (рыхлые и плотные подушки).

IV. Многолетники с травянистым стеблем:

а/ со стеблем, ветвистым от основания,

б/ со стеблем, древеснеющим при основании,

в/ с деревянистым корнем,

г/ с корневищем,

д/ с луковицей,

е/ образующие плотные дерновины.



У. Двулетники и однолетники.

Представители нагорно-ксерофильной растительности ксерофиты.

Нагорные ксерофиты не гидрофобны. Они приурочены к более сухой части Средиземноморской области, а в пределах области они связаны с участками, характеризующимися относительным обилием осадков. Развитие нагорно-ксерофильной растительности зависит не от суммарного годового количества осадков, а их сезонного распределения. Субстрат под нагорными ксерофитами всегда бывает влажным. Каменистый субстрат удерживает и сохраняет влагу, полученную от дождей и таяния снегов. В первую половину вегетационного периода, а в некоторых случаях и в течение всего периода вегетации субстрат обладает оптимальной для развития растений влажностью (Коровин, 1934; Борисова, 1938).

Основной экологической чертой, определяющей тип нагорно-ксерофильной растительности в целом является сопряженность со скелетными, хорошо аэрированными и дренированными, незасоленными почвами.

Нагорные ксерофиты по своим анатомо-морфологическим признакам являются типичными ксерофитами, а следовательно гелиофитами. Они обладают высоким осмотическим давлением (у трагакантовых астрагалов), значительным развитием механических элементов.

Представители нагорных ксерофитов ветроустойчивы. Ветроустойчивость определяется особенностями самой жизненной формы хамефитов, их компактностью, иногда обтекаемостью (подушки), а также мощной корневой системой, которая защищает нагорные ксерофиты не только от механического, но и иссушающего действия ветра, а также обеспечивает растения достаточным количеством

воды при повышенной транспирации.

Нагорные ксерофиты развиваются в горах в условиях резких суточных колебаний температуры, большой сухости воздуха и интенсивной инсоляции. Компактная приземистая форма позволяет им благополучно переносить низкие температуры зимнего периода.

В томиллярах и трагакантнике автором велись однодневные ежечасные наблюдения за ходом температуры воздуха, почвы и в подушках астрагала и акантолимона на склонах разной экспозиции.

Каково же соотношение этих температур?

Сильнее всего нагревается поверхность почвы, чему способствует разреженный растительный покров и характер подстилающих пород — известняки и мергели. Они быстро нагреваются и быстро же отдают тепло.

на глубине 10 см в почве температура бывает выше температуры воздуха за счет тепла, переданного с поверхности почвы. Высокая температура поверхности почвы передается и в подушку растения.

Ход температуры в подушке растения зависит от формы подушки. Подушка *Astragalus microcephalus* в трагакантнике приподнята над поверхностью почвы и нагревается не только лучами солнца, но и за счет тепла, отражающегося от поверхности почвы, поэтому в подушке астрагала температура выше, чем в подушке акантолимона и выше температуры воздуха. Такая же закономерность наблюдается в подушке *Acantholimon karelini* в томиллярах. Иной ход температуры в плотной подушке *Acantholimon armenum*. Если на поверхности почвы амплитуда колебаний температуры достигает 24° , в подушке астрагала — 14° , то в подушке *Acantholimon armenum* она составляет всего 5° .

Формирование нагорно-ксерофильной растительности и зависит

от совокупности факторов - климатических, эдафических, орографических, флористических, взятых в историческом разрезе.

Историю нагорно-ксерофильной растительности можно восстановить на основе геологической истории района их распространения. В происхождении нагорно-ксерофильной растительности большая роль принадлежит климатическому фактору, а также геоморфологии района. В топографическом распространении сообществ нагорных ксерофитов решающее значение имеют экспозиция, крутизна и форма склонов, а также наличие обнажений и скал.

По мнению большинства авторов (Кузнецов, 1910; Гроссгейм, 1925; Тахтаджян, 1946) нагорно-ксерофильная растительность возникла в конце неогена. Основными очагами развития этой растительности были Иранское нагорье и Малая Азия, которые имели связь со Средиземноморским ксерофильным центром. Нагорно-ксерофильная флора получена Кавказом извне из крупных иранского и малоазиатского центров. Последние явились поставщиками ядра нагорно-ксерофильной растительности для районов с благоприятными климатическими и эдафическими условиями. В дальнейшем каждый из этих районов стал микроцентром развития этой оригинальной растительности, о чем свидетельствует самобытность флоры каждого района, выражающаяся в наличии эндемичных видов и автохтонных форм.

Распространению нагорно-ксерофильной растительности способствовали мощные горообразовательные процессы, начавшиеся в миоцене и продолжавшиеся в четвертичном периоде, вызвавшие континентализацию климата. Мощный сдвиг в распространении нагорных ксерофитов вызвало четвертичное оледенение. В плейстоценовые периоды видовой состав этой растительности обеднялся и занятая ею площадь сокращалась. Обратные процессы имели место в межплейстоценовые периоды, в связи с осушением климата.

Можно ли считать нагорно-ксерофильную растительность реликтовой?

Е.А. и Н.А. Буш (1926) считают ее реликтовой на Кавказе, так как она сохранилась в ущельях отдельных рек с благоприятными климатическими условиями. В составе нагорно-ксерофильной растительности имеются реликтовые сообщества - томиляры Среднерусской возвышенности. Часть трагакантников Памкро-Алая сокращают свой ареал и имеют реликтовый характер (Григорьев, 1951).

Однако нагорно-ксерофильная растительность находится в состоянии прогрессирующего развития. Расширению ареала типа нагорно-ксерофильной растительности благоприятствует не только активная деятельность человека, но и общая континентализация климата, которая началась в послеледниковое время и продолжается в настоящее время.

Нагорные ксерофиты следует охранять не только как интересный объект исследования для ботаников и географов, но и как единственные сообщества, заселяющие склоны со скелетными почвами, замедляющие перемещение вниз по склону движение делювиального чехла и следовательно тормозящие развитие процессов смыва и размыва.

Основные положения диссертации опубликованы в следующих работах:

1. О понятии "нагорные ксерофиты" и объеме типа нагорно-ксерофильной растительности. Вестник Московского университета, география, 1973, №3.

2. Томиляры Армянской ССР. Бюллетень МОИП, отдел биологический, 1973, т. LXXV, вып. 5.

Сдана в печать:

1. О трагакантниках Армянской ССР (В "Биологический журнал Армении").

По теме диссертации сделаны сообщения:

1. Современное состояние вопроса о нагорных ксерофитах Кавказа. На II конференции аспирантов и молодых ученых Географического факультета МГУ, 8 апреля 1971 г.

2. Сообщества нагорных ксерофитов Кавказа и Средней Азии и история происхождения нагорно-ксерофильной растительности. На заседании биогеографической комиссии Московского филиала Географического общества СССР, 22 ноября 1973 г.

ПОДП. К ПЕЧАТИ 17/ХП-73 Г. ФОРМАТ 60х90/16
БУМ. № 2. ФИЗ.ПЛ. 1,5. УЧ.-ИЗД.Л. 1,25. ЗАКАЗ 2391.
ТИРАЖ 200. БЕСПЛАТНО

ОТПЕЧАТАНО НА РОТАПРИНТАХ В ТИП. ИЗД. МГУ
МОСКВА, ЛЕНГОФЫ

1622