

А. Г. ГУКАСЯН

ВИДООБРАЗОВАНИЕ В РОДЕ *ZINGERIA* (POACEAE) ФЛОРЫ АРМЕНИИ

Обсуждаются числа хромосом представителей рода *Zingeria* P. A. Smirn. флоры Армении. Кариологически изучены 3 вида, представленные диплоидной ($2n=2x=4$) у *Z. biebersteiniana* (Claus) P. A. Smirn., тетраплоидной ($2n=4x=8$) у *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn. и гексаплоидной ($2n=4x=12$) у *Z. kochii* (Mez) Tzvelev циторами. В пределах рода *Zingeria* вырисовывается полиплоидный ряд $2n=4, 8, 12$ с основным числом $x=2$.

Числа хромосом, полиплоидный ряд, циторама, *Zingeria*

Դոմինանտային թվեր, պոլիպլոիդիայի շարք, ցիտորաма, *Zingeria*
P. A. Smirn. ցեղում (ընդ. Poaceae): Քննարկվում են Հայաստանի ֆլորայի *Zingeria* P. A. Smirn. ցեղի ներկայացուցիչների քրոմոսոմային թվերը: Կարիոլոգիական հետազոտվել են 3 տեսակ, որոնցից՝ *Z. biebersteiniana* (Claus) P. A. Smirn. տեսակը ներկայացված է դիպլոիդ ($2n=2x=4$), *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn.՝ տեتراպլոիդ ($2n=4x=8$) եւ *Z. kochii* (Mez) Tzvelev՝ հեքսապլոիդ ($2n=4x=12$) ցիտորասաներով: *Zingeria* ցեղի սահմաններում ֆիքսվել է պոլիպլոիդ շարք $2n=4, 8, 12$ բազային թվով $x=2$:

Քրոմոսոմային թվեր, պոլիպլոիդիայի շարք, ցիտորաма, *Zingeria*
Ghukasyan A. G. Speciation in Genus *Zingeria* P. A. Smirn. (Poaceae) of the Armenian Flora. Chromosome numbers of representatives of genus *Zingeria* P. A. Smirn. of the Armenian flora are discussed. Three species of this genus have been karyologically investigated and are represented by the diploid ($2n=2x=4$) *Z. biebersteiniana* (Claus) P. A. Smirn., tetraploid ($2n=4x=8$) *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn. and hexaploid ($2n=4x=12$) *Z. kochii* (Mez) Tzvelev cytoraces. Within genus *Zingeria* the polyploidy series $2n=4, 8, 12$ with the basic number $x=2$ has been defined.

Chromosome numbers, polyploidy series, *Zingeria*

Злаки (Poaceae) являются одним из крупнейших и широко распространенных семейств цветковых растений. Выбранный нами для исследования род *Zingeria* P. A. Smirn., относящийся к трибе Aveneae (Tzvelev, 1989), уникален тем, что образует полиплоидный ряд, кратный не 7, как у преобладающего большинства злаков, а 2 и демонстрирует разные этапы эволюционного преобразования кариотипа у злаков.

Олиготипный род *Zingeria*, согласно «Index Kewensis» (1985, 1987), насчитывает шесть однолетних видов: *Z. biebersteiniana* (Claus) P. A. Smirn., *Z. densior* (Hackel) Chrtek, *Z. kochii* (Mez) Tzvelev, *Z. pizidica* (Boiss.) Tutin, *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn., *Z. verticillata* (Boiss. & Balansa) Chrtek, распространенных в восточной Европе, Крыму, в низовьях Волги, на Кавказе (Предкавказье и Закавказье), в Малой Азии, Сирии, Ливане, Северном Ираке, Северо-Западном Иране. Во флоре Армении, согласно новейшей обработке Э. Ц. Габриэлян (2010), произрастает 4 вида этого рода: *Z. kochii*, *Z. pizidica*, *Z. trichopoda* и *Z. biebersteiniana*.

Чрезвычайно редкий вид *Z. biebersteiniana* имеет дизъюнктивный ареал, произрастает на Кавказе (в Предкавказье и Южном Закавказье), юго-востоке Восточной Европы (Нижний Дон, низовья Волги, в Крыму), в Восточной Анатолии. В Армении этот злак обнаружен лишь в нескольких пунктах из Верхне-Ахурянского, Апаранского, Севанского и Дарелегисского флористических районов: в 1968 г. впервые был собран Э. Ц. Габриэлян на юго-восточных склонах Цахкунянского хребта, в окрестностях с. Агверан на высоте 1600—1700 м над ур. моря, в дубовом лесу; в 1978 г. обнаружен А. Л. Тахтаджяном и Э. Ц. Габриэлян в Вайке, в окрестностях Джермука выше дубового леса; в 1983 г. собран Н. С. Ханджян на северном макросклоне Цахкунянского хребта, в Анкаванском ущелье; в 2002 г. Э. Ц. Габриэлян и А. А. Нерсисян в с. Арденис (1750 м над ур. моря) и в 2006 г. обнаружен А. Г. Гукасян на северном склоне горы Араилер (1850 м над ур. моря).

Диплоидный вид *Z. biebersteiniana* ($2n=2x=4$) кариологически исследован на материале из Астраханской и Вологодской областей (Цвелев, Жукова, 1974; Семенов, Семенова, 1975; Сорокин, 1991; Сорокин, Пунина, 1992), а также на материале из Армении: Верхне-Ахурянского,

Апаранского и Дарелегисского флористических районов (Назарова, Гукасян, 2004; Kotseruba et al., 2003, 2005, 2010). Для этого вида S. Bjorkman (1956) на материале из восточной Румынии приводит тетраплоидное число хромосом $2n=8$, которое, скорее всего, может относиться к виду *Z. pizidica*, произрастающему в Малой Азии и Румынии, а не к *Z. biebersteiniana*.

Однолетний злак *Z. biebersteiniana* является одним из первых представителей однодольных растений, у которого обнаружено наименьшее число хромосом $2n=4$. Такое же низкое число хромосом, ($2n=4$) выявлено у многолетнего злака *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh., относящегося к трибе Poeae (Соколовская, Пробатова, 1977; Гвения-нидзе и др., 1982; Давлианидзе и др., 1984; Давлианидзе, 1985; Назарова, Гукасян, 2004, Kotseruba et al., 2005). Известно, что для большинства родов семейства Poaceae характерно основное хромосомное число $x=7$. Очевидно, что низкие основные числа $x = 2, 4, 5, 6$ возникли в результате анеуплоидной редукции, а вторичные основные числа $x = 9, 10, 11, 13$ возникли путем гибридизации и последующей амфилоидии (Tzvelev, 1989). Генетические исследования показали статистически высоко вероятную монофилию родов *Zingeria* и *Colpodium* Trin. (Родионов и др., 2007). По всей видимости, редукция числа хромосом произошла у их общего предка.

Малое число хромосом, при их относительно больших размерах, а также простота идентификации делают малохромосомные виды очень удобными объектами для экспериментов в различных областях цитологии. В частности, проведен ряд работ по дифференциальной окраске хромосом *Z. biebersteiniana*, в результате которых у II пары хромосом на обоих плечах в прицентромерном районе выявлены крупные блоки гетерохроматина (Семенов, Семенова, 1975; Семенов, 1986; Сорокин, 1991, 1993; Сорокин, Пунина, 1992). Что касается I пары хромосом, одни авторы отмечали наличие прицентромерных блоков (Семенов, Семенова, 1975; Семенов, 1986), тогда как другие авторы таких блоков здесь не обнаружили (Сорокин, 1991, 1993; Сорокин, Пунина, 1992). Однако, при окрашивании хромосом АТ-нуклеотидспецифичным флюорохромом, у обеих пар хромосом на плечах высвечивались прицентромерные блоки. Это означает, что и у I пары хромосом *Z. biebersteiniana* в прицентромерном районе есть гетерохроматиновый сегмент, который при С-окрашивании выявляется нерегулярно. Кроме того, при окрашивании АТ-нуклеотидспецифичным флюорохромом у обеих хромосом I пары были выявлены вторичные, не окрашенные перетяжки в прицентромерном районе, которые не наблюдались при других обработках. В литературе приводятся также интересные данные, касающиеся объема соматического набора хромосом *Z. biebersteiniana*, который оказался в 1,5 раза больше, чем у 28-хромосомного вида *Agrostis tenuis* Sibth. (Сорокин, Пунина, 1992). Следовательно, 4-хромосомный простой геном *Z. biebersteiniana* дает вполне достаточную информацию для осуществления онтогенеза, как и сложный геном из 28 хромосом *Agrostis tenuis*, у которого, видимо, не только очень многие гены, но и многие хромосомы не принимают участия в онтогенезе, и содержащаяся в них информация является избыточной. Это в очередной раз указывает на эволюционную продвинутость *Z. biebersteiniana* в кариологическом отношении среди всех других видов злаков.

Вид *Z. trichopoda* произрастает на Кавказе, в Северном Ираке, Северо-Западном Иране. Тетраплоидный вид *Z. trichopoda* ($2n=4x=8$) кариологически исследован на сборах со среднего (1470—1535 м над ур. моря) и верхнего (2110—2300 м над ур. моря) горных поясов Армении (Соколовская, Пробатова, 1977, 1979; Назарова, Гукасян, 2004, Kotseruba et al., 2003, 2005), а также на материале из Грузии (Цвелев, Болховских, 1965; Давлианидзе, 1985).

На территории Армении нами изучено 5 популяций этого вида из Верхне-Ахурянского, Апаранского, и Дарелегисского флористических районов (Вайоцзорский р-он, окр. Джермука, по старой дороге к г. Вайк, правый борт реки Арпачай, 1470 м над ур. моря, 04.07.1999, Ц-2699, Гукасян; Амасийский р-он, оз. Арпалич, с. Бердашен, 2100 м над ур. моря, лугостепь, 30.07.1998, Ц-3041, Габриэлян; Разданский р-он, окрестности с. Ахундов, левый борт реки Мармарик, 17.08.2003, Гукасян; Амасийский р-он, оз. Шарко, 1750 м над ур. моря, Ц-3719, 18.07.2002, Габриэлян, Нерсисян). Все хромосомы набора ($2n=8$) являются метacentрическими, центромерный индекс которых варьирует в пределах 38—47,6. На длинном плече III пары хромосом хорошо видны вторичные перетяжки. Формула кариотипа: $2n=14M$. Суммарная длина хромосом диплоидного набора составляет $\Sigma=53,25$ мкм. Индекс симметрии $TF\%=46$.

Кроме того, для вида *Z. trichopoda*, собранного в Армении из Севанского и Зангезурского флористических районов (Сисианский р-он, 6 км от с. Ангехакот, 2110 м над ур. моря, /VLA/) и из Нахичевана (окрестности с. Биченах, 2160 м над ур. моря, /VLA/) А. П. Соколовской и Н. С. Пробатовой (1977, 1979) наряду с тетраплоидной циторасой ($2n=8$) приводится диплоидная цитораза ($2n=4$). Авторы утверждают, что тщательное изучение всех образцов показало, что по размерам колосков все они относятся к *Z. trichopoda*, но по внешним признакам две хромосомные расы не удалось отличить. Возможно, в пределах *Z. trichopoda* существуют две кариологические расы, то есть требуется дальнейшее исследование популяций этого вида.

Гексаплоидный вид *Z. kochii* ($2n=6x=12$) является эндемиком Армении, описан из Эчмиадзина «Etschmidsin in Armenia, 1838, leg. C. Koch». Ареал этого вида ограничен относительно небольшим равнинным и слабо всхолмленным районом вдоль р. Аракс, северо-западнее г. Ереван и далее вдоль рек Ахурян и Мармарик. *Z. kochii* растет по берегам рек, на влажных местах. Впервые вид был кариологически изучен З. В. Болховских (Цвелев, Болховских, 1965) по сборам С. К. Черепанова 1960 г. из Ахурянского района (левый борт реки Ахурян, близ г. Ленинакан). Исследуемые нами образцы этого вида, собранные в 2003 г. И. Г. Габриэляном, В. В. Коцерубой и А. Г. Гукасян в окрестностях с. Пюник (Ахундов) Разданского района, вдоль берега р. Мармарик, также представлены гексаплоидной циторасой (Kotseruba et al., 2010).

По внешней морфологии *Z. beibersteiniana* является наиболее высокоспециализированным видом рода *Zingieria*, что проявляется в своеобразном строении метелки, приспособленной к анемохории, очень мелких колосках (1,2—1,6 мм) на длинных ножках и туповатых верхушках колосковых чешуй. Тогда как *Z. trichopoda* имеет несколько менее крупные и менее разветвленные метелки, а колоски более крупные (1,8—2 мм) на более коротких ножках, а *Z. kochii* — еще менее раскидистые метелки с еще более крупными колосками (2—3 мм) на довольно коротких ножках. Существует мнение, что в полиплоидных рядах у злаков размеры колосков и отдельных частей колоска вообще, как правило, увеличиваются с увеличением хромосомных чисел (Цвелев, Жукова, 1974). В полиплоидном ряде рода *Zingieria* вид *Z. beibersteiniana* обладает наиболее мелкими колосками, что можно считать подтверждением наблюдений Н. Н. Цвелева и П. Г. Жуковой (1974).

Таким образом, в роде *Zingieria* установлен трехчленный полиплоидный ряд: диплоид *Z. beibersteiniana* ($2n=4$), тетраплоид *Z. trichopoda* ($2n=8$) и гексаплоид *Z. kochii* ($2n=12$). Предполагается, что вид *Colpodium versicolor* совместно с *Z. beibersteiniana* были предковыми формами, участвовавшими в образовании аллополиплоидных видов *Z. trichopoda* и *Z. kochii* (Kotseruba et al., 2003, 2005). Результаты анализа геномной *in situ* гибридизации

(GISH, Sp-GISH) выяснено, что вид *Z. beibersteiniana* участвовал в гибридизации при образовании обоих видов *Z. trichopoda* и *Z. kochii*, в то время как результаты GISH с *Colpodium versicolor* показали, что этот высокогорный вид является довольно близким, но не прямым предком *Z. trichopoda*. Следует отметить, что в геноме *Z. kochii* наблюдалась гибридизация с четырьмя не принадлежащими *Z. beibersteiniana* хромосомами, что позволяет предполагать наличие трех геномов у этого вида. Возможно, что существовал (или существует) еще один 4-хромосомный вид, который как и *Z. beibersteiniana* участвовал в гибридизации при образовании обеих аллополиплоидных цингерий (Kotseruba et al., 2010). Произрастание всех этих видов во флоре Армении свидетельствует о наличии здесь значительных формообразовательных процессов.

Литература

- Габриэлян Э. Ц. 2010. Род *Zingieria* P. A. Smirn. // В кн.: "Флора Армении", (ред. А. Л. Тахтаджян), Koeltz Scientific Books, 11: 294—298.
- Гвинианидзе З. И., Авазтели А. А. 1982. Числа хромосом некоторых представителей высокогорных флористических комплексов Кавказа // Сообщ. АН ГССР, 106, 3: 577—580.
- Давлианидзе М. Т. 1985. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Paeoniaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР // Бот. журн., 70, 5: 698—700.
- Давлианидзе М. Т., Мосулишвили М. И. 1984. Числа хромосом некоторых злаков флоры Грузии // Замет. по сист. и геогр. раст., Тбилиси, 40: 68—72.
- Назарова Э. А., Гукасян А. Г. 2004. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван. 171 с.
- Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Маче Э. М., Тюпа Н. Б., Носов Н. Н. 2007. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных геномов 45S рРНК // Бот. журн., 92, 1: 57—69.
- Семенов В. И. 1986. Внутривидовая топология гетерохроматины у злаковых // Бюл. Глав. Бот. сада, 140: 68—73.
- Семенов В. И., Семенова Е. В. 1975. Дифференциальная окраска *Zingieria beibersteiniana* (Claus) P. Smirn. в митозе и мейозе // Изв. СО АН СССР, Сер. Биол., 3, 15: 80—84.
- Соколовская А. П., Пробатова Н. С. 1977. О наименьшем числе хромосом ($2n=4$) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow. (*Poaceae*) // Бот. журн., 62, 2: 241—245.
- Соколовская А. П., Пробатова Н. С. 1979. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Бот. журн., 64, 9: 1245—1258.
- Сорокин С. Н. 1991. Сравнительно-кариологическое изучение отдельных представителей трибы *Aveneae* семейства *Poaceae* // Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Ленинград. 16 с.
- Сорокин С. Н. 1993. Кариосистематическое изучение некоторых представителей трибы *Aveneae* семейства *Poaceae* // Бот. журн., 78, 4: 36—47.
- Сорокин С. Н., Пунина Е. О. 1992. О кариосистематике *Zingieria beibersteiniana* (*Poaceae*) // Бот. журн., 77: 75—79.
- Цвелев Н. Н., Болховских З. В. 1965. О роде цингерия (*Zingieria* P. A. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*). (Кариосистематическое исследование) // Бот. журн., 50, 9: 1317—1320.
- Цвелев Н. Н., Жукова П. Г. 1974. О наименьшем основном числе хромосом в семействе *Poaceae* // Бот. журн., 59, 2: 265—268.
- Bjorkman S. O. 1966. *Zingieria beibersteiniana* (Claus) P. Smirn. — one more grass species with the chromosome number $2n=8$ // Svensk. Bot. Tidskr., 50, 3: 513—515.
- Index Kewensis. 1985. (ed. G. Taylor), Koeltz Scientific Books, XIV, Koenigstein / west Germany: 149.
- Index Kewensis. 1987. (ed. R. Davis), Clarendon Press, XVIII, Oxford: 346.
- Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A. 2003. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid

- grass *Zingieria trichopoda* ($2n=8$) // Genome, 46 (1): 156—163.
- Kotseruba 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.
- Kotseruba 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 *Zingieria 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 Ջ. 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 երկրաբանական անցյալում Հայաստանի դենդրոֆլորայի զարգացման պատմության կարևոր փուլերից են եղել ուշ միոցենը (սարմատ), պլիոցենը, ինչպես նաև անտրոպոգենը, երբ սկսվել է բուսականության բերքաֆիտի տիպերի ձևավորումը: Դրա հիմքերը դեռևս ձևավորվել էին վաղ միոցենում, իսկ ներկայումս բուսականության բերքաֆիտի տիպերն ունեն բավականին լայն տարածում:

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

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

Հայաստան, միոցեն, պլիոցեն, պեյստոցեն, 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 xerophilous 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, общих родов или семейств в современной флоре



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