

- лейных. Автореф. дисс.докт. биол. наук. Ереван. 40 с.
- Оганезова Г. Г. 2008. Структура семени и система лилейных. Ереван. 248 с.
- Погосян А. И. 1974. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений флоры горного массива Арагац // Цитология и генетика, 5: 449-451.
- Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. 1974. К карио-географическому изучению некоторых видов растений г. Арагац // Биол. журнал Армении, 27, 8: 102-104.
- Седельникова Л. Л. 2014. Анатомическое строение эпидермы листа у растений семейства *Hyacinthaceae* и *Liliaceae* // Вестник КрасГАУ, № 4: 132-136.
- Таманян К. Г. 2001. Роды *Scilla* L., *Puschkinia* Adams, *Hyacinthella* Schur // А. Л. Тахтаджян (ред.). Флора Армении, 10: 246-262.
- Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Л.: 439 с.
- Щепилова О. Н., Барабаш Г. И., Навражных В. И., Щепилов А. Ю. 2017. Морфолого-анатомические и экологические особенности *Scilla sibirica* Haw. на территории Воронежской области // Материалы межрегиональной научн. конф., посвященной году особо охраняемых природных территорий и экологии. Курск: 70-72
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants // Bot. J. Linnean Soc. London, 161:105-21.
- Govaerts R. World Checklist of selected plants families. Kew Royal Botanic Gardens: <http://apps.kew.org/wcsp/>.
- Huber H. 1969. Die Samenmerkmale und Verbandschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. Munchen, Bd. 8: 219-538.
- Kandemir N., Çelik A. & Ermiş A. 2016. Comparative leaf and scape anatomy of some *Scilla* taxa in Turkey // Intern. Journal of Agriculture & Biology, 18, 5: 957-964.
- Lynch A. H., Rudall P. J. & Cutler D. F. 2006. Leaf anatomy and systematics of *Hyacinthaceae* // Kew Bulletin 61:145-159.
- Persson K., Wendelbo P. 1981. Taxonomy and cytology of the genus *Hyacinthella*. Part I // Candollea, 36: 513-541.
- Persson K., Wendelbo P. 1982. Taxonomy and cytology of the genus *Hyacinthella*. Part II (*Liliaceae-Scilloideae*) with special reference to the species in S.W. Asia // Candollea, 37: 157-175.
- Speta F. 1979. Die frühjahrsblühenden *Scilla*-arten des östlichen mittelmeeerraumes // Naturk. Jahrb. Stadt. Linz., 25: 19-198.
- Takhtajan A. L. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York: 643.
- Tamanyan K., Fayvush G., Kalashyan M., Aghasyan A., Nanagulyan S., Vardanyan J. 2010. Red Book of Armenia. Plants. Yerevan: 323, 326-327.
- Yildirim H., Yetsen K., Özdemir A., Özdemir C. 2017. An anatomical study of *Scilla* (Scilloideae) section *Chionodoxa* and *Scilla bifolia* in Turkey // Planta Daninha, vol. 35: 1-11.

*Institute of Botany after A. L. Takhtajyan NAS RA
0040, Yerevan, Acharyan, I.; arpineachoyan@mail.ru*

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

ПОТЕНЦИАЛ АДАПТИВНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ НА ПРИМЕРЕ *COLUTEA KOMAROVII* И *BERBERIS VULGARIS*

Изучена макро- и микроморфология растений со сходной побеговой системой, приуроченных к разным условиям обитания – мезофит *Berberis vulgaris* и ксерофит *Colutea komarovii*. Основные отличия между ними заключаются в разной степени активности апикальных и пазушных меристем брахибластов. У *Berberis vulgaris* формирование габитуса растений осуществляется за счет их апикальных меристем, тогда как у *Colutea komarovii* – за счет пазушных

меристем. У *Berberis vulgaris* функцию фотосинтеза выполняют оба типа побегов, что отражает их анатомическая структура. У *Colutea komarovii* фотосинтезируют только листья брахибласта, ауксибласты ответственны только за скелетную и водопроводящую функции растения, что также отражает их анатомическая структура. На этих примерах можно заключить, что морфологически сходная система побегов за счет разницы в активности составляющих элементов, дополненная разной степенью разделением функций между аукси- и брахибластами, обладает значительной потенциальной эволюционной развития в разных направлениях адаптивной специализации.

Брахибласты, ауксибласты, апикальная и пазушная меристемы, модульная система побегов, адаптация

Օգանեզովա Գ. Հ. Ընձյուղային համակարգի հարմարվողական մասնագիտացման պոտենցիալը *Colutea komarovii*-ի և *Berberis vulgaris*-ի օրինակներով: Ուսումնասիրվել է նմանատիպ ընձյուղային համակարգ ունեցող, սակայն տարբեր բնակամիջավայրերին հարմարված մեզոֆիտ *Berberis vulgaris* և քսերոֆիտ *Colutea komarovii* բույերի միկրո- և մակրոմորֆոլոգիան: Դրանց միջև եղած հիմնական տարբերություններն են հանդիսանում բրախիբլաստների գագաթնային և ծոցային մերիստեմների ակտիվության տարբեր աստիճանները: *Berberis vulgaris*-ի մոտ սաղարթի ձևավորումը իրականանում է գագաթնային մերիստեմայի հաշվին, իսկ *Colutea komarovii*-ի մոտ՝ ծոցային մերիստեմի հաշվին: *Berberis vulgaris*-ի մոտ ֆոտոսինթեզի ֆունկցիա իրականացնում են ընձյուղների երկու տիպն էլ, ինչն արտացոլում է դրանց անատոմիական կառուցվածքը: *Colutea komarovii*-ի մոտ ֆոտոսինթեզ իրականացնում են միայն բրախիբլաստների տերևները, աուքսիբլաստը պատասխանատու է միայն բույսի կմաղքային և ջրափոխադրման գործառույթների համար, ինչը նույնպես արտացոլում է դրանց անատոմիական կառուցվածքը: Այս օրինակներով կարելի է եզրակացնել, որ մորֆոլոգիապես համանման ընձյուղային մորֆոլների համակարգը՝ դրանց բաղադրիչ էլեմենտների ակտիվության տարբերության հաշվին, հավելված աուքսի- և բրախիբլաստների միջև գործառույթների տարանջատման աստիճաններով, հարմարվողական մասնագիտացման տարբեր ուղղություններում էվոլյուցիոն զարգացման զգալի ներուժ ունի:

Բրախիբլաստներ, աուքսիբլաստներ, գագաթնային և ծոցային մերիստեմա, ընձյուղների մորֆոլային համակարգ, հարմարվողականություն

Oganezova G. H. Potential of adaptive specialization of shoot systems on the example *Colutea komarovii* and *Berberis vulgaris*. *Berberis vulgaris* and *Colutea komarovii* with a similar runaway system are specialized to different environmental conditions – mesophytic the first, xerophytic – the second. The main differences between them are in varying degrees of activity of the apical and axillary meristems of brachyblasts. In *Berberis vulgaris*, plant habitus is formed by its apical meristems, whereas in *Colutea komarovii* – due to axillary meristems. In *Berberis vulgaris*, photosynthesis is performed by both types of shoots, which reflects their anatomical structure. *Colutea komarovii* photosynthesize only the leaves of the brachyblast, the auxiblast is responsible only for the skeletal and water-conducting functions of the plant, which also reflects their anatomical structure. On these examples it can be concluded that a morphologically similar system of shoot modules due to the difference in the activity of their elements, supplemented by a different degree of separation of functions between auxi- and brachyblasts, has a significant potential for evolutionary development in different directions of adaptive specialization.

Brachyblast, auxiblast, apical and axillary meristems, system of shoot modul, adaptation

Соотношение моноподиального и симподиального типов роста побеговых систем растения в течение его онтогенеза у разных видов проявляется по-разному, что связано с их разными ритмами роста. Эти процессы во многом определяют габитуальное многообразие и адаптивный потенциал цветковых растений.

Габитус растений принадлежащих к различным экологическим группам, как в подземной, так и наземной частях, обычно отличается. Это позволяет относить их к различным жизненным формам. Однако корреляция между понятиями габитус – экологическая группа – жизненная форма – не всегда однозначны. Эти вопросы особенно актуализировались в последние 30-40 лет, что способствовало разработке терминологии, введении такого понятия как модульность растений (Антонова, Азова, 1999). Модульность, как и метамерность, позволяют рассматривать растительный организм как взаимодополнение прерывности и непрерывности. Это дает возможность по-новому подойти к изучению сходных типов модулей для растений из разных экологических групп. В частности, разные ритмы моно- и симподиального типов роста в системе модуля могут определять поведенческий комплекс растения, его экологическую группу. В развернувшейся в последние годы дискуссии по проблеме ветвления наземной части растений, мало внимания уделяется разной степени активности апикальных и пазушных меристем побегов. Но ведь эта активность является одной из составляющих адаптивной системы ряда видов со сходной системой модулей в понимании Hall (1966; цит. по Антоновой и Азовой, 1999). Примером таких видов являются представители семейств *Berberidaceae* – *Berberis vulgaris* L. (барбарис обыкновенный) и *Fabaceae* – *Colutea komarovii* Takht. (пузырник Комарова). Оба вида – кустарники с плагиотропной архитектурой наземной части, достигающие в высоту 0,5-1 м (*Colutea komarovii*) и 2-2,5 м (*Berberis vulgaris*). Модулем для обоих видов является интегрированная система брахи- и ауксибластов (Рис.1). Макроморфологическое сходство этих видов сочетается с принадлежностью к различным экологическим группам.

Colutea komarovii – редчайший представитель флоры Южного Закавказья. Узколокальный эндемик – известны только 4 небольшие популяции в Нахичеванской автономии Азербайджана и в соседних районах Армении и Северного Ирана (Тахтаджян, 1940; Гроссгейм, 1950; Сагателян, 1981; Ghahremaninejad, Gharemani, 2008; Оганезова, Аревшатян, 2009 г). Основной особенностью его местообитаний является аридность – это пустынные ландшафты средиземноморского типа. У пузыряника Комарова небольшие сложные листья, листочки которого сбрасываются в начале июня. Фотосинтез продолжает осуществлять рахис листа – типичный ксерофитный вид.

Berberis vulgaris широко распространен в Средиземноморье, Субсредиземноморье, в Европе достигает юга Скандинавии, обычен для Кавказа, Ирана, доходит до Западной Сибири (Цвелев, 2001). Его типич-

ные местообитания это лес, опушка леса, берега рек, лиственные редколесья, вид широко культивируется и легко дичает. У него, как и у всех видов барбариса, однолисточковый сложный лист. Типичный мезофит.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом изучения *Colutea komarovii* были гербарные сборы, хранящиеся в ЕРЕ: 1. Нахичеванская автономная республика АзССР, близ Ордубада, гора Сагал, locus classicus. 24.06.1929. А. Шелковников, Е. Кара-Мурза. ЕРЕ 143523; 2. там же, окр. села Кётам. 9.06.1979 и 15.04.1980. А. Сагателян. ЕРЕ 124414, 124415; 3. АрмССР, Мегринский р-он, между селами Карчеван и Килит. Цирани-дзор. 14.06.1987. Г. Маргарян. ЕРЕ 137690. Ограниченность только гербарным материалом этого редкого вида очень затрудняло его сравнительно-морфологическое и сравнительно-анатомическое изучение.

Материалом по *Berberis vulgaris* послужили живые растения из коллекции ботанического сада Института ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА (Ереван).

Изучены макро- и микроморфология брахи- и ауксибластов, начиная с 1-летних до 3-5-10-летних побегов у обоих видов. Изготовлены анатомические препараты поперечных, радиальных и тангентальных типов срезов, а также мацерированные препараты древесины. Также подготовлены анатомические препараты листа, эпидермы листа, рахиса *Colutea komarovii*. Лист барбариса автором изучен ранее (Оганезова, 1974). Использовалась обычная методика изготовления и изучения анатомических препаратов листа, стебля для световых микроскопов.

Для макроморфологического описания в ряде случаев использовался микроскоп МБС-2, для анатомического – МБИ-6, ОПТИМА. Фотографии анатомических препаратов изготовлены с помощью микроскопа MEDISAR. Сделан рисунок общего вида побегов барбариса и пузырника.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Макроморфология побегов (Рис.1)*.

Брахибласты *Colutea komarovii* обладают очень короткой осью, достигающей максимально до 0,5 см, они покрыты чешуями. В пазухах чешуй развиваются несколько небольших (12-20 мм) сложных непарноперистых листа, ауксибласты, генеративные побеги и новые брахибласты. Однолетние ауксибласты покрыты желтой корой, которая у более многолетних замещается красновато-коричневой или серой. Кора 1-4-летних ауксибластов растрескивается и сбрасыва-

ется в виде длинных волокон. Кроме ауксибластов с активным моноподиальным ростом есть такие, которые растут только один вегетационный сезон, затем их рост прекращается и они уподобляются колючке. Активно растущие ауксибласты в первый год жизни вместо листьев покрыты пленчатыми чешуями, в пазухах которых на следующий год формируются брахибласты и цикл повторяется. Генеративные побеги короткие, около 6 мм в длину, на них развиваются пленчатые зеленоватые брактей с широким основанием, переходящим в притупленную верхушку, их длина равна 1-1,5 мм. Соцветие кисть с 1-2 (редко 3) цветками. Очевидно, что большая часть побегов *Colutea komarovii* имеет непродолжительный жизненный цикл, рано отмирает. Судя по гербарным образцам, апикальная меристема брахибластов мало активна и развивает только чешуи. Архитектура растения формируется только за счет симподиально формирующейся побеговой системы и моноподиально нарастающими несколькими лидирующими ауксибластами, рост которых за один вегетационный период не очень значимый, что объясняет незначительную высоту куста этого вида. Выше отмечено, что листочки сложного листа пузырника Комарова облетают уже в начале июня, только рахис продолжает фотосинтез. То есть фотосинтезирующая активность вида очень ограничена, что, очевидно, является еще одной причиной отсутствия активного роста.

При сходной модульной системе, формирующей габитус *Berberis vulgaris*, этот вид отличается от *Colutea komarovii* следующими особенностями. Ауксибласты барбариса отрастают из апикальной почки брахибласта. В первый год жизни у них фотосинтезирует зеленая кора и листья, развивающиеся в основании побега. Выше основания вместо листьев у них отрастают 3-2-1-раздельные колючки (метаморфоз листьев). Иногда весь побег лишен листьев – только колючки. За один вегетационный сезон нарастание ауксибластов барбариса в среднем в два раза превышает таковое у пузырника Комарова. В пазухах листьев и колючек барбариса в первый же год формируются брахибласты, у которых отрастают как нормальные, сравнительно небольшие в количестве 1-2 (3), так и редуцированные листья. У последних обычно развит черешок до сочленения и редуцированная пластинка листа. Брахибласты барбариса обыкновенного нарастают в течение примерно 4-5 лет, достигают в высоту 1-1,2 см. Каждый год за счет апикальной меристемы они формируют или розетку листьев, или кроме розетки соцветие, или же вместо соцветия отрастает ауксибласт. В пазухах листьев брахибласта могут формироваться новые брахибласты, апикальная почка которых развивается только вегетативно,

* Смотри цветную вкладку

ежегодно формируя розетку листьев. Таким образом, крона барбариса обыкновенного также как у пузырника Комарова формируется за счет сочетания моноподиального и симподиального типов роста побегов, но у этого вида апикальная меристема много активнее и потенциально богаче пазушной. Она способна развиваться в разных направлениях – как вегетативно, так и генеративно, формируя как укороченные, так и удлинённые побеги. Пазушная меристема формирует только укороченные побеги. Облиственность барбариса намного превышает таковую у пузырника Комарова, как за счет количества, так и размеров листьев, не считая того, что у этого вида листья сохраняются в течение всего вегетационного сезона, кроме того в фотосинтезе участвуют стебли ауксипластов. Продолжительность жизни побегов всех типов у барбариса обыкновенного длительнее, чем у пузырника Комарова. Все эти факторы в совокупности объясняют большую, чем у пузырника, высоту куста этого вида.

Микроморфология побегов*.

Colutea komarovii. Чешуи, которые покрывают брахипласты *Colutea komarovii*, составлены из небольших клеток наружной и внутренней эпидермы с незначительным утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой. Между ними сохраняются 5-6 слоев отмерших клеток паренхимы с опробковевшими клеточными стенками. Чешуи плотно облегают брахипласт. Кажется, что они изначально не содержали хлорофилл, так как даже на гербарных листах апрельских сборов они серого цвета. Кора брахипластов состоит из 2-3 слоев тонкостенной опробковевшей ткани, под которой расположены 5-6 слоев паренхимы, среди клеток которой развиваются схизогенные полости. Стела брахипласта пучковая, как за счет многочисленных лакун следов различных органов, формируемых брахипластом, так и значительной паренхиматизации последнего. Число слоев паренхимы межпучкового пространства сильно варьирует от 2-3 до 5-6, иногда 12-13 слоев. Флоэма 2-3-слойная, однослойный камбий отмечен только в проводящих пучках. Кольцесосудистость ксилемы неясно выражена. Ее основными элементами являются членики сосудов с простыми перфорациями на поперечных стенках, с лестничной или супротивной межсосудистой поровостью боковых стенок. Диаметр сосудов колеблется в пределах 0,01-0,03 мм, большая часть сосудов с диаметром ~0,02 мм. На 1 мм² в среднем отмечены 46 просветов сосудов с диаметром 0,02-0,03 мм. Древесная паренхима вазикентрическая, волокна либриформа обильны. Клетки сердцевинной паренхимы, тонкостенные, среди них отмечены схизогенные полости (Рис. 2)*.

* Смотри цветную вкладку

Кора ауксипласта *Colutea komarovii* весны второго-третьего года вегетации составлена многослойной, легко отслаивающейся пробковой тканью, производимой 2-слойным феллогеном. Она не образует сплошного покрова, что является причиной ее отслаивания отдельными полосами (Рис. 3)*. Флоэма 3-4-слойная, камбий 1-2-слойный. Ксилема кольцесосудистая, древесная паренхима вазикентрическая. Элементы ксилемы ауксипластов более разнообразны, чем у брахипластов. Они представлены члениками сосудов с простой перфорацией, как на поперечных стенках, так и на скошенных кончиках. Межсосудистая поровость боковых стенок очередная или супротивная, спиральные утолщения выражены у всех сосудов. Диаметр просветов сосудов колеблется в тех же пределах, что у брахипластов, то есть от 0,01 мм до 0,03 мм. Средний показатель количества просветов сосудов с диаметром 0,03-0,02 мм на 1 мм² ~ 69. Контуров сосудов округлые или эллиптические, в поздней древесине встречаются сосуды с угловатыми контурами. Отмечены также членики сосудов с кольчатыми утолщениями стенок, трахеиды, волокнистые трахеиды, обильно представлены волокна либриформа со значительным утолщением клеточных стенок. Лучи гетерогенные, однорядные, высотой в 5-6 клеток. Клетки сердцевинной паренхимы с лигнифицированными утолщениями клеточных стенок.

У многолетних ауксипластов пробка образует сплошной покров из 10-11 слоев пробковой ткани. Под корой развивается около 8 слоев коровой паренхимы, составленной тонкостенными, тангентально удлинёнными клетками. По периферии многослойной флоэмы отмечены макросклериды. Они могут быть представлены отдельной клеткой или собраны в группы до 4 и более клеток (Рис.4)*. Годовые кольца ксилемы первых лет вегетации шире последующих. Ксилема кольцесосудистая – большая часть крупных сосудов формируется в начале вегетации. Среднее значение количества сосудов на 1 мм² в среднем ~86, диаметр самых крупных сосудов ранней древесины в среднем ~0,06 мм, самых мелких сосудов поздней древесины в среднем ~0,02 мм. Встречаются как одиночные, так и группы из 2-3 сосудов. Типы сосудов такие же, как у однолетнего ауксипласта. Древесная паренхима паратрахеальная, вазикентрическая. Ее клетки и паренхима лучей заполнены зернами крахмала. Радиальные лучи в основном 4-рядные, в области флоэмы расширяются за счет увеличения размеров клеток. Либриформ обильный. Остальные показатели древесины те же, что у однолетнего ауксипласта. В монографии «Древесины Кавказа» (Яценко-Хмельевский, 1954) нет данных по древесине этого вида, но есть по другим видам рода *Colutea*. Приведенные

данные зрелой древесины близки к таковым в описаниях древесины рода в монографии.

Структура листа *Colutea komarovii* – еще одно свидетельство специализации вида к аридным условиям обитания (Рис. 5)*. Кроме такого приспособления к сухости, как облетание листочков сложного листа пузырника уже в июне, их структура демонстрирует приспособление к дефициту воды (Василевская, 1954). Лист амфистоматический, изопалисадный. Устьица аномоцитные, на 1 мм² расположены ~19 устьиц. Обе эпидермы со значительным утолщением наружной клеточной стенки, кутикулы тонкие, у них прямые или слабоизвилистые стенки. Развита 2-клеточные простые волоски. Палисадная ткань под обеими эпидермами 2-слойная. Губчатая ткань из 2-3 слоев округлых в контуре клеток практически без межклетников. Структура рахиса сходна с таковой у листочка (Рис. 6)*. Его контур на поперечном срезе округло-треугольный. Эпидерма такая же, как у листочка. Под эпидермой выпуклой части рахиса расположен 1 слой пластинчатой колленхимы, под всей поверхностью черешка развита 2-слойная палисадная ткань, в центральной части расположены 3 проводящих пучка, центральный – самый крупный, в его составе больше всего проводящих элементов. Над флоэмой пучков располагаются 2-3-слоя механической ткани, между пучками и палисадной тканью – 2-3 слоя паренхимных клеток.

***Berberis vulgaris*.** Брахибласты барбариса (Рис. 7)* снаружи покрыты основаниями черешков листьев прошлых лет вегетации. Кора брахибластов *Berberis vulgaris* составлена несколькими слоями пробковой ткани, произведенной 2 слоями феллогена. Под ней расположены 15-16 слоев крупноклеточной паренхимы. Проводящая система пучковая – межпучковый камбий производит лучевую паренхиму. Флоэма многослойная – до 23 слоев клеток в каждом пучке. Ксилема первого года жизни неясно кольцесосудистая, более поздняя – с ясно выраженной кольцесосудистостью. Еще одним важным признаком ксилемы первого года жизни брахибласта является его значительная паренхиматизация. В более зрелой древесине древесная паренхима отсутствует, что подтверждают и другие источники (Яценко-Хмелевский, 1954; Metcalfe, Chalk, 1965). Членики сосудов с простыми перфорациями на поперечных стенках или скошенных кончиках с очередной межсосудистой поровостью, редко – со спиральными утолщениями боковых стенок. Встречаются сосуды с лестничными перфорациями (до 10 переключений), трахеиды, волокнистые

трахеиды, волокна либриформа. Диаметр просветов сосудов колеблется в тех же пределах, что у пузырника Комарова (0,01-0,03 мм), число наиболее крупных сосудов на 1 мм² также сходно – 44. Клетки сердцевинные – крупноклеточная, тонкостенная паренхима.

Структура стебля однолетнего ауксипласта барбариса обыкновенного (Рис. 8) составлена клетками эпидермы с утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой. Под эпидермой располагаются 5-6 слоев хлоренхимы, 4-5 слоев волокон перицикла (Василевская, Оганезова, 1974) с целлюлозным утолщением клеточных стенок. Под перициклом располагаются еще 4-6 слоев клеток хлоренхимы. Стела пучковая – межпучковый камбий начинает функционировать в конце первого года вегетации. В каждом проводящем пучке от 2 до 6-7 просветов крупных сосудов и ряд более мелких. Диаметр крупных сосудов первого года вегетации колеблется в пределах 0,03-0,04 мм. Выражено механическое влагалище перимедулярной зоны, отделяющей стелу от крупных тонкостенных клеток сердцевинки. Сосуды ксилемы составлены члениками с простыми перфорациями на поперечных стенках, реже – на скошенных кончиках, с очередной или лестничной межсосудистой поровостью. Мелкие сосуды со спиральными утолщениями боковых стенок. Отмечены редкие сосуды с лестничной перфорацией. Есть сосудистые и волокнистые трахеиды, волокна либриформа, лучевая паренхима.

У многолетних ауксипластов (Рис. 9) кора представлена многослойной пробкой – феллоген закладывается непосредственно под волокнами перицикла, которые отслаиваются вместе с первичной корой. Под феллогеном сохраняются 4-6 слоев хлоренхимы. В стеле различимы границы отдельных проводящих пучков – межпучковый камбий формирует только лучевую паренхиму. Флоэма многослойная, над активной флоэмой первичная флоэма сохраняется в виде клеток со значительным утолщением клеточных стенок. Ксилема кольцесосудистая. Типы проводящих элементов те же, что в однолетнем ауксипласте. Либриформ обильный, древесная паренхима отсутствует. Диаметр крупных сосудов колеблется в пределах 0,04-0,07 мм, число наиболее крупных сосудов на 1 мм² в среднем равно 154. Радиальные лучи гомогенные, обычно от 2 до 7-8-рядных, иногда более широкие, невысокие.

Обобщенные данные по структуре побегов изученным видам пузырника и барбариса приведены в Таблице 1.

* Смотри цветную вкладку

Таблица 1.

Некоторые признаки анатомической структуры брахи- и ауксибластов *Berberis vulgaris* и *Colutea komarovii*.

Типы побегов	Паренхима коры	Пучковость стелы	Просвет сосудов (мм)	Число крупных сосудов на 1 мм ²
Ауксибласт				
<i>Berberis vulgaris</i>	+	+	0,02-0,07	154
<i>Colutea komarovii</i>	+	—	0,02-0,06	86
Брахибласт				
<i>Berberis vulgaris</i>	+	+	0,02-0,03	44
<i>Colutea komarovii</i>	+	+	0,01-0,03	46

Лист барбариса обыкновенного изучен мною давно (Оганезова, 1974). Это типичный лист мезофильного растения с дорзивентральным строением (Василевская, 1954) – клетки эпидермы с незначительным утолщением клеточных стенок, очертания стенок верхней эпидермы прямые, у нижней – слабо извилистые, устьица аномоцитные и только на нижней эпидерме. Их число на 1 мм² в среднем равно ~90. Палисадная ткань 2-слойная, только под верхней эпидермой, второй слой собирательный, губчатая ткань 5-6-слойная с большими межклетниками.

Структура листьев обоих изученных видов адекватно отражает характерные для них условия обитания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, основные отличия в морфологии этих двух видов заключаются в следующем. У *Colutea komarovii* пазушная меристема производит листья, генеративные побеги, ауксибласты, брахибласты, апикальная формирует только чешуи. У *Berberis vulgaris* апикальная меристема производит все виды органов растения, тогда как пазушная – только вегетативно функционирующие брахибласты. Отличия по микроморфологии заключаются в следующем. Значительное количество паренхимы в ксилеме брахибласта *Colutea komarovii* – перманентный признак, тогда как зрелая древесина барбариса лишена древесной паренхимы как в брахибласте, так и в ауксибласте. Неясно выраженная кольцесосудистость в брахибласте *Colutea komarovii* сохраняется, тогда как у барбариса она характеризует только первый год вегетации. У пузырника Комарова членики сосудов только с перфорациями на поперечных стенках с лестничной или супротивной межсосудистой поровостью, у барбариса обыкновенного есть членики с перфорациями как на поперечных, так и на боковых стенках с очередной межсосудистой поровостью, редко – со спиральными

утолщениями стенок. Встречаются сосуды с лестничными перфорациями. У барбариса в целом более разнообразные элементы ксилемы. Диаметр просветов сосудов у обоих видов колеблется в тех же пределах (0,01-0,03 мм), число наиболее крупных сосудов на 1 мм² также сходно – 46-44 соответственно.

Отличия в микроморфологии ауксибластов заключаются в следующем. Кора ауксибласта барбариса активно фотосинтезирует не только в первый, но и в последующие годы, тогда как у пузырника Комарова этой возможности нет – его кора лишена хлоренхимы. В древесине пузырника Комарова в обилии представлена древесная паренхима, клетки которой просто забиты зернами крахмала, у барбариса древесная паренхима в ксилеме ауксибластов отсутствует. Диаметры наиболее крупных сосудов у обоих видов сравнимы (0,6 – 0,7 мм соответственно), но их количество на 1 мм² значительно отличается (86 – 154 соответственно). У пузырника Комарова перимедулярная зона не активна, тогда как у барбариса она формирует механическое влагалище, отделяющую ксилему от сердцевины.

А. А. Паутов (1984 а, б), изучавший побеговую систему сходного типа у *Populus alba* и представителей еще 16 семейств цветковых растений, пришел к выводу, что укороченный побег отличается от удлиненного рядом признаков. По его наблюдениям, для укороченных побегов по сравнению с удлиненными, кроме редукции ростовых процессов характерно также недоразвитие боковых вегетативных почек, уменьшение диаметра сосудов вторичной ксилемы, усиление паренхиматизации тканей. По мнению этого автора, дополнение удлиненных побегов укороченными является приспособлением к короткому вегетационному периоду, паренхиматизация же оси укороченного побега способствует выполнению ими запасующей функции. Автор считает, что у вечнозеленых растений запасующую функцию выполняют листья

и древесная паренхима скелетных осей. Лист (и не только вечнозеленых) растений, безусловно, запасает продукты фотосинтеза, особенно такого активного и практически непрерывного, как у вечнозеленых видов (Гамалей, 2004), но с такой же активностью лист их транспортирует в ткани осевых органов, являющиеся местами их длительного хранения (В. О. Казарян, 1969; В. В. Казарян, 1979).

У изученных видов пузырника и барбариса наблюдаются несколько иные, чем отмеченные Паутовым, особенности развития побегов. У изученных особей барбариса обыкновенного максимальная высота брахибласта составляла 1-1,2 см, что соответствовало 5-6-летнему возрасту. В имеющемся гербарном материале по пузырнику Комарова максимальная высота 3-4-летнего брахибласта составляла 0,5 см. Для обоих видов это максимальный срок жизни брахибласта. После этого они или отмирают, или, давая начало ауксибласту, перестают активно участвовать в формообразовании растения. Модульная система брахибласт-ауксибласт характерна для всего рода *Berberis*, ареал которого охватывает (кроме крайних севера и юга) почти всю Евразию, а также Северную Америку. Среди его видов есть как вечнозеленые, полувечнозеленые, так и листопадные виды. В роде *Colutea* не все виды обладают такой же модульной системой побегов, есть виды без брахибластов. Это листопадный род, ареал которого охватывает все Древнесредиземноморье и Гималаи. То есть модульная система барбариса не может считаться приспособлением к короткому вегетационному периоду – разные виды рода на территории его огромного ареала приспособлены к вегетации разной длительности. Виды пузырника, цветение которого растягивается на 2-3 месяца, также нельзя считать растениями с коротким вегетационным периодом.

В отличие от видов, изученных Паутовым (1984 а, б), пазушная меристема брахибластов *Colutea komarovii* активнее апикальной, диаметр сосудов вторичной ксилемы практически одинаковый с таковыми в 1-2-летнем ауксибласте. Тогда как брахибласты *Berberis vulgaris* соответствуют характеристикам укороченных побегов по Паутову – у них активнее апикальная меристема и диаметр вторичных сосудов брахибласта немного меньше, чем таковой у ауксибласта, а с возрастом ауксибластов эта разница становится заметнее. Паренхиматизация брахибласта характерна для обоих изученных видов, что естественно, так как основная масса листьев отрастает на брахибласте, следы листьев и других органов, формирующихся на брахибласте, образуют множество лакун, прорывающих стелу. Известно, что паренхиматизация способствует интенсификации всех обменных процессов.

Этим объясняется основное направление эволюции стелы – увеличение ее контактов с живыми тканями растений (Имс, 1964; Takhtajan, 1991; Оганезова, 2009 а, б). У *Colutea komarovii* настоящие листья формируются только на брахибласте, то есть фотосинтез обеспечивает только брахибласт. У *Berberis vulgaris* основная масса листьев также сосредоточена на брахибласте, но листья есть и на ауксибласте, его стеблевая часть также участвует в фотосинтезе. Можно согласиться с Паутовым, что паренхиматизация брахибластов способствует запасанию продуктов фотосинтеза, который осуществляется у *Colutea komarovii* только в этом компоненте модуля брахибласт-ауксибласт, а у *Berberis vulgaris* – главным образом там. Но с другой стороны, у *Colutea komarovii* масса древесной паренхимы, буквально забитой зернами крахмала, сосредоточена в ауксибласте, тогда как у *Berberis vulgaris* зрелая ксилема ауксибласта вообще лишена древесной паренхимы. Очевидно, побеговая система *Berberis vulgaris*, не будучи видом, приуроченным только к местообитаниям с коротким вегетационным периодом (хотя в культуре доходит до Архангельской и Мурманской областей России; Цвелев, 2001), функционирует в соответствии с выводами Паутова, тогда как у *Colutea komarovii* такого соответствия нет. Возможно, выявленное противоречие связано со специализацией *Colutea komarovii* к аридным условиям его местообитаний. А именно: незначительные отличия по элементам ксилемы между брахи- и ауксибластами – необходимое приспособление для поддержания притока воды в условиях ее дефицита, а накопление запасных продуктов фотосинтеза в ауксибластах, вероятно, можно объяснить более коротким временем жизни брахибласта. Более того специализация апикальной почки брахибласта к формированию только органов защиты – чешуй, а пазушных – на органогенезе вида, является, вероятно, жизненно необходимым условием, что не актуально для изученного вида барбариса. Структурные особенности модульной системы *Berberis vulgaris* заключаются в следующем: брахибласт активно участвует в фотосинтезе, запасании пластических веществ и генеративной функции; ауксибласт, кроме скелетной, водопроводящей функций, также участвует в фотосинтезе, что, очевидно, расширяет адаптивные возможности вида. Анатомическая структура модульной системы барбариса – потенция к более вариативной жизнедеятельности, что позволяет более эффективно использовать возможности окружающей среды (Казарян, Оганесян, 1989). Это проявляется в обширном ареале вида и возможности его культивирования далеко за пределами естественного ареала.

Тип анатомической структуры модульной систе-

мы стенохорного вида *Colutea komarovii* со специализацией отдельных компонентов модуля к определенным функциям (брахибласт осуществляет весь комплекс вегетативной и генеративной функций, а ауксибласт только скелетную, водопроводящую и запасающую функции), наоборот, является примером ограничения жизненных процессов как приспособление к ограничениям условий среды обитания.

Интересно обсудить еще один признак, характеризующий эти виды – тенденцию к рассеянососудистости брахибласта, которая в большей степени выражена у *Colutea komarovii*, меньше – у *Berberis vulgaris*. Рассеянососудистость характеризует мезофильные виды, тогда как кольцесосудистость считается приспособлением к дефициту влаги – сосуды с большим диаметром образуются в весенний, наиболее влажный период года в пределах ареала обоих видов. Известно, что под воздействием конкретных условий среды оба типа ксилемы способны к частичной перестройке с формированием некоего промежуточного типа (Григорян, 1975). Для *Colutea komarovii* такого типа перестройка кажется противоречием с условиями обитания вида. Выше отмечено, что у этого вида в структуре ксилемы брахи- и ауксибластов почти нет отличий. Это, вероятно, указывает на то, что функция водопроводящей системы брахибласта пузырника Комарова по сравнению с таковой у ауксибласта не снижена. Благодаря тому, что функция фотосинтеза приурочена только к брахибласту, здесь возникает незначительная тенденция к рассеянососудистости, то есть формирование сосудов в процессе вегетации более растянуто, чем у барбариса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У обоих изученных видов *Colutea komarovii* и *Berberis vulgaris* габитус формируется сходным модулем – интегрированной системой брахи- и ауксибластов. Это виды из местообитаний с резко отличными параметрами среды – аридной у *Colutea komarovii*, мезофильной – у *Berberis vulgaris*. За счет различий в ритмике функционирования компонентов модуля, определяемых разной активностью апикальных и пазушных меристем, отличий в их анатомической структуре виды адаптированы к кардинально разным условиям среды. В результате формируется определенная специализация компонентов модуля. У *Colutea komarovii* брахибласт ответственен за фотосинтез, запасаение его продуктов и генеративную функцию вида, тогда как ауксибласт выполняет скелетную и запасающую функции. У *Berberis vulgaris* вегетативные функции почти равномерно распределены между побегами обоих типов (Оганезова, 2009 в). Вывод Пау-

това (19846) относительно функционирования системы брахи- и ауксибласт ближе к тому, что характерно для *Berberis vulgaris*, но не *Colutea komarovii*. Исходя из этого считаю, что потенциал побеговой системы ауксибласт-брахибласт шире, многофункциональнее предложенного Паутовым варианта. Возникновение системы укороченных и удлиненных побегов у барбариса считаю одним из аспектов общей тенденции к редукции, характерной как для рода *Berberis*, так и всего семейства *Berberidaceae* (Оганезова, 1978). Такой эволюционный тренд позволил расширить как естественный ареал вида (и рода), так и возможности культивирования вне границ ареала. Такая же, немного перестроенная за счет смены активности апикальных и пазушных меристем и структуры ксилемы, модульная система побегов *Colutea komarovii* – пример специализации к специфическим, аридным условиям среды и возможности возникновения узколокального эндемика, крайне трудного для интродукции и культивирования. Думаю, что модульную систему побегов нельзя рассматривать в отрыве от возможных эволюционных трендов, характерных для тех или иных таксонов. Структуры вегетативной сферы растения ответственны за их жизнеспособность, они в меньшей степени, чем генеративные, склонны к коренным изменениям. За счет небольших перестроек они способны адекватно реагировать на эволюционные вызовы таксонов, одновременно сохраняя постоянство главных функций растения.

Таким образом, для интегральной модульной системы брахибласт-ауксибласт существуют, по крайней мере, две возможности адаптивного развития. Одна из них позволяет расширять ареал видов, а вторая – способствует появлению узколокального эндемизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова И. С., Азова О.В. 1999. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн., 84,3: 10-32.
- Василевская В. К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад. 183 с.
- Василевская В. К., Оганезова Г. Г. 1974. Особенности формирования структуры стебля древесных барбарисовых // Вестник Ленинград. универ., 15: 38-45.
- Гамалей Ю. В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб. 422 с.
- Григорян Е. С. 1975. Особенности формирования древесины некоторых пород, культивированных на песчаных отложениях побережья озера Севан. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван. 30 с.
- Гроссгейм А. А. 1950. Род *Berberis* // Флора Кавказа.

4. М.-Л.: 81-82.
- Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М. 497 с.
- Казарян В. О. 1969. Старение высших растений. М. 314 с.
- Казарян В. В. 1979. О содержании пластических веществ и воды в опавших листьях древесных растений // Бюлл. ГБС. 11:79-82.
- Казарян В. В., Оганесян Л. Н. 1989. Сезонные изменения содержания хлорофилла в побегах древесных интродуцентов как адаптивный процесс // Биол. журн. Армении, 42, 12: 1091-1093.
- Оганезова Г. Г. 1974. Анатомическое строение листа у *Berberidaceae* s.l. в связи с систематикой семейства // Бот. журн., 1974, 59, 12: 1780-1794.
- Оганезова Г. Г. 1978. Сравнительная анатомия вегетативных побегов представителей *Berberidaceae* в связи с систематикой семейства // Бот. журн., 63, 3: 419-423.
- Оганезова Г. Г. 2009 а. Особенности структуры стелы однодольных растений с жизненной формой лиан // Проблемы современной дендрологии. М.: 632-635.
- Оганезова Г. Г. 2009 б. Структура однодольных растений в свете современных представлений об эволюции стелы // Флора, раст., раст. ресурсы Армении, 17: 45-52.
- Оганезова Г. Г. 2009 в. Об адаптивной специализации побегов на примере *Colutea komarovii* и *Berberis vulgaris* // Научн. чтения памяти А.А. Яценко-Хмелевского «Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы». Тезисы докл. СПб: 42.
- Оганезова Г. Г., Аревшатын И. Г. 2009 г. Морфология цветка и особенности побеговой системы *Colutea komarovii* Takht. (сем. *Fabaceae*) // Проблемы эволюции и систематики культурных растений. СПб.:193-196.
- Паутов А. А. 1984 а. Строение удлинённых и укороченных побегов у древесных растений // Тезисы I Всесоюз. конф. анатом. раст., Л.: 125-126.
- Паутов А. А. 1984 б. Строение удлинённых и укороченных годичных побегов у древесных двудольных (на примере *Populus alba* L.). Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Л., 16 с.
- Сагателян А. А. 1981. О *Colutea komarovii* (*Fabaceae*) // Бот. журн., 66, 3: 436-437.
- Тахтаджян А. Л. 1940. Некоторые новые и менее известные растения, собранные на Кавказе // Not. Sist. Inst. Bot. Tiphlis, 9: 22-24.
- Цвелев Н. Н. 2001. Род *Berberis* // Флора Восточной Европы, 10. СПб.:198-202.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Древоины Кавказа, 1. Ереван, 674 с.
- Gharemaninejad F., Gharemani M. A. 2008. *Colutea komarovii* (*Fabaceae*), new record from NW Iran // Iran. J. Bot., 14, 2: 102-104.
- Metcalf C. R., Chalk L. 1965. Anatomy of the *Dicotyledons. Berberidaceae*. 1. Oxford: 58-63.
- Takhtajan A. L. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. New York. 241 p.

Институт ботаники НАН РА им. А.Тахтаджяна,
0040, Ереван, ул. Ачаряна 1;
marina-oganezova@rambler.ru

Х.У. АЛИЕВ*, **, Б.С. ТУНИЕВ**,
А.Л. АГАСЯН***

ГЕОБОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СТРУКТУРА РЕЛИКТОВОГО БУКНЯКА В ШИКАХОХСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЮЖНАЯ АРМЕНИЯ)

Приведены геоботаническая характеристика и структура реликтового участка букового леса Шикахохского заповедника. Реликтовость исследуемого участка подтверждается комплексом гирканских и древнесредиземноморских третичных видов. В исследуемом участке чистый букняк, располагается исключительно на северной экспозиции склона, занимая всего лишь 1500 м² и выделен нами как асс. *букняк мертвопокровный* – *Fagetum nudum*. При переходе на северо-западную экспозицию наблюдается смена

формации доминанта – из-за недостаточного увлажнения бук сменяется грабом. Подобные участки занимают незначительные площади и нами, для таковых, выделена асс. *грабняк буково-папоротниковый* – *Carpinetum fagetosum-filicosum*. Анализ возрастного спектра показывает левосторонний характер, с преобладанием особей предгенеративной фазы. Отсутствие в предгенеративной фазе особей ювенильной, имматурной и довольно высокий процент субсенильной и сенильной групп, по нашему мнению, свидетельствует о гибели проростков в зимний период. Гибель связана с отсутствием достаточного снежного покрова, необходимого для сохранения от заморозков почек возобновления.

Fagus orientalis Lipsky, Южная Армения, реликтовый букняк, геоботаническое описание, структура, возрастной спектр

Aliyev Kh. U., Tuniev B. S., Agasyan A. L. Geobotanical characteristic and structure of relic beech forest in the Shikakhokh reserve (South Armenia). The