

*Г. Г. ОГАНЕЗОВА, **Н. А. БАРСЕГЯН

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ
АИРА БОЛОТНОГО (*ACORUS CALAMUS* L.)
ИЗ АРМЯНСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА.

Выявлено структурное подобие тканей цветоноса, покрывала и соцветия с тканями других органов аира болотного. В них преобладает аэренхима с терпеноидогенными клетками — идиобластами. Причиной отсутствия генеративного размножения в армянских популяциях вероятнее всего следует считать выявленное нами анеуплоидное число хромосом и высокий процент стерильной пылы.

Oգանեզովա Գ. Գ., Բարսեղյան Ն. Ա. Ճանաչված խնձորենի (*Acorus calamus* L.) հայկական պոպուլյացիաների գեներատիվ սֆերայի առանձնահատկությունները: Պարզաբանված է, որ խնձորենի գեներատիվ օրգանների հիմնական հյուսվածքը բաղկացած է աերենխիմայի բջիջներից, որոնց մեջ կան մեծ քանակությամբ իդիոբլաստներ, որոնք պարունակում են երբայուղեր և կալցիումի օրգանիկ բյուրեղիկներ: Մաղկափռու և կարիոփղկական հերպագոսությունները ցույց են տվել, որ խնձորենի հայկական պոպուլյացիաները բաղկացած են բրոնտոստմների անեուպլոիդ հավաքակազմով՝ $2n=33, 34$ և մեծ քանակությամբ սրերի փռնիսպիկների առկայությամբ:

Oganezova G. H., Barsagian N. A., Some peculiarities of the generative organs of *Acorus calamus* L. from Armenian populations. The structural similarity of tissues of the peduncle, spadix and the inflorescence with other parts of *Acorus calamus* is established. The common tissue of all the organs is rich by ether oils aerenchima. The main cause of the lack of seed generation in Armenian populations of the species is the disturbance in generative sphere — aneuploidy and a high percentage of the sterile pollen.

Многочисленные виды обширного семейства *Araceae*, представлены в основном тропическими и субтропическими многолетними травами. Одним из видов этого семейства является *Acorus calamus* L., встречающийся во флоре Армении. Это водное растение может привлечь внимание оригинальной формой и ярко-зеленой окраской листьев, своеобразным соцветием. Основная ценность этого вида заключена в его подземных частях, поскольку в них накапливается эфирное масло, которое широко используется в медицине, в эфирномасличной и парфюмерной промышленности, в ликерно-водочном производстве (Оганезова, Барсегян, 1996).

В Армении этот ценный вид занесен в Красную книгу и его популяции нуждаются в восстановлении. С этой целью нами предпринята попытка изучения особенностей его роста и развития. Уже изучены особенности его надземных и подземных (Оганезова, Барсегян, 1996, 1997; Оганезова и др., 1996) органов, что позволило нам указать на перспективность плантационного метода его выращивания в условиях Араратской равнины. Этот вид на всем огромном пространстве своего ареала размножается только вегетативно, образуя сравнительно небольшие, дизъюнктивные популяции. Причины отсутствия генеративного размножения не до конца ясны, чем и обусловлена необходимость в настоящем исследовании. Несмотря на интерес морфологов к соцветиям в семействе *Araceae*, генеративная сфера аира изучена плохо. Наиболее характерным признаком ароидных является толстый мясистый початок (spadix), у основания которого находится листовидное образование — покрывало (spatha).

Данные о морфологии и анатомии покрывала соцветия некоторых ароидных имеются у ряда исследователей (Савченко, Маня, 1970; Маня-Черней, 1978; Черней, 1981; Francous, 1981; Rau T.S., 1987, 1988 и т.д.).

Материал и методика

Для настоящего исследования образцы аира болотного собирались у сел Мхчан Арташатского района и Цахкунк Эчмиадзинского района. Кроме того изучались экземпляры из коллекции Ботанического сада НАН РА

(Ереван), которые пересажены из Мхчанской и Паракарской популяций вида (Барсегян, 1992).

При фиксации материала для анатомических исследований использованы 70° этиловый спирт и фиксаж FAA. Постоянные препараты изготавливались по общепринятой анатомической методике, использовалось окрашивание генцианом фиолетовым в комбинации с оранжем. Кроме того, для уточнения химического состава клеточных стенок и клеточного содержимого некоторых тканей, применялись другие методы окраски. Для выявления одревеснения использовались сафранин и раствор флороглюцина в спирте, с последующей обработкой концентрированной соляной кислотой; для крахмала — йод-йод-калий; для эфирных масел — Судан III; для дубильных веществ — хлорное железо и насыщенный раствор двуххромовокислого кальция (Прозина 1960). Пыльцевые зерна были обработаны спиртовым раствором фуксина (Смолянинова, Голубкова, 1950).

Исследование числа хромосом аира болотного проводилось на метафазных пластинках кончиков корней с живых растений. Предобработка проводилась в 0,4% растворе колхицина в течении 2 часов. Постоянные давленные препараты готовили по методу E. Battaglia (1957 а; б). Окраска хромосом проводилась по Фельгену. Микрофотографии выполнены на МНФ-10, 90х5.

Результаты исследования

Аир болотный может образовывать чистые заросли. Это связано с мощным развитием корневой системы, и горизонтальным расположением корневищ, что затрудняет возможность поселения других растений в популяции аира. Побеги аира трогаются в рост в конце апреля, к началу июля ассимилирующие листья достигают максимальной высоты 120-150 см, цветение наблюдается в конце мая-июне. В искусственных водоемах цветение аира наблюдается ежегодно, тогда как в естественных условиях это редкое явление. Сравнивая растения, произрастающие в естественных популяциях с культивируемыми в строго оптимальных условиях, можно наблюдать большую активность генеративной сферы для культивируемых растений — у этих растений ежегодно образуются початки.

Побеги аира болотного в условиях Армении переходят к цветению на третий год роста. Соцветия закладываются в крупных апикальных вегетативно-генеративных почках поздней осенью и, также, как зимующие вегетативные почки, прикрыты остатками фитомеров. Смешанные вегетативно-генеративные почки в сравнении с вегетативными почками отличаются большими размерами, и после периода покоя первыми среди остальных почек трогаются в рост. Средняя продолжительность периода цветения 3 месяца.

Цветонос. Генеративная сфера аира составлена: цветоносом, цветочным покрывалом и соцветием. Из верхушечной почки выходит цветочный стебель, который морфологически мало отличается от листа. На нем косо располагается терминальный початок и покрывало. Длина цветоноса 90 см. У него трехгранная форма, на одной из его граней развивается желобок.

В отличие от листа структура цветоноса по всей длине одинаковая. Под эпидермой, состоящей из удлинённых клеток с тонкой кутикулой и парацитными устьицами, находится двухслойная пластинчатая колленхима, которая граничит с трехслойной хлоренхимой. Центральную часть занимает многослойная аэренхима с многочисленными идиобластами. Проводящая система цветоноса представлена двумя кругами проводящих пуч-

ков. Наружный круг составлен крупными коллатеральными закрытыми сосудисто-волокнистыми пучками, имеющими склеренхимную обкладку, которые чередуются с 4-6 мелкими волокнистыми пучками. Проводящие пучки этого круга пронизывают хлоренхиму и имеют меньшие размеры в сравнении с проводящими пучками, расположенными во внутреннем круге цветоноса. Пучки внутреннего круга располагаются полулунно - в желобчатой части цветоноса они отсутствуют; отсутствуют также мелкие волокнистые пучки. Периферические проводящие пучки цветоноса в верхней ее части переходят в покрывало, тогда как пучки внутреннего круга продолжают в соцветии.

Цветочное покрывало. Перпендикулярно к косо растущему початку развивается цветочное покрывало. Оно имеет линейную форму, постепенно суживается кверху, принимая вид длинно-остроконечного образования, почти не отличающего от листьев, его длина 60 см. Анатомически цветочное покрывало также почти не отличается от ассимилирующих листьев. Единственным структурным отличием покрывала от ассимилирующего листа является отсутствие кила. Его эпидерма состоит из зеленых клеток с тонкой кутикулой и паразитными устьицами; под эпидермой располагается 1-2 слойная пластинчатая колленхима, которая граничит с трехслойной хлоренхимой. В отличие от цветоноса проводящая система составлена только наружным кругом сосудисто-волокнистых пучков. Эти пучки в покрывале слепо заканчиваются. В клетках хлоренхимы и аэренхимы встречаются крупные клетки - идиобласты с эфирным маслом.

Соцветие. Початок многоцветковый, имеет цилиндрическую форму. Цветки мелкие, зеленовато-желтые, обоеполые с приятным ароматическим запахом располагаются на оси по тесной сближенной спирали. Длина початка примерно 10-11 см. Основной тканью оси початка является аэренхима с многочисленными идиобластами с эфирным маслом и кристаллами щавелево-кислого кальция (рафидами). Для всех частей початка характерно почти полное отсутствие механической ткани. Проводящая система представлена крупными сосудисто-волокнистыми пучками (коллатеральные, закрытые, состоят из небольшого участка флоэмы и двух-трех трахеид), со склеренхимной обкладкой. Они образуют периферический круг, а по центральной оси початка располагается единственный волокнистый пучок.

Завязь 3-х гнездная с сидячим рыльцем. Особенности строения гинецея являются обильное развитие железистой ткани на рыльцах, в каналах столбика и морфологически различных типах обтураторов. Все эти структуры безусловно составляют единую систему, способствующую прорастанию пыльцевой трубки в зародышевый мешок, оплодотворению и развитию семязачатка. Накопление в полости завязи бесцветной слизи, содержащей белки, таниды и сахара, образующиеся в результате жизнедеятельности всей системы железистых тканей, свидетельствуют о ее биологическом значении для развития семязачатка, ее питания, они также предохраняют развивающееся семя от высыхания (French, 1987, 1988).

Обильное образование в паренхиме всех частей цветка кристаллов щавелево-кислого кальция (рафидов) и уменьшение их количества в процессе жизни цветка свидетельствуют о том, что эти вещества в процессе роста и развития генеративных органов вовлекаются в обмен (Савченко, 1973).

На завязи отмечено наличие трихом. J.C.French (1987) считает, что трихомы, выраженные плацентарными во-

лосками и выростами интегументов, главным образом, наружного, выделяет растение *Acorus* из всех других представителей *Araceae*.

Пыльца. Изучение пыльцевых зерен аира болотного армянских популяций показало, что в препаратах наряду с фертильными зёрнами встречаются в большом количестве стерильные зёрна. Они составляют 60-70% от общего количества пыльцы. Морфологически пыльцевые зёрна дистально однобороздные, эллипсоидальные, полярная ось 15,0-16,5 мкм; экваториальный диаметр 10,5-12,5; борозда едва заметная - не длинная; экзина 0,8 мкм; эктэксина 0,3 мкм; эндэксина 0,5 мкм, последняя к полюсам и у краев борозд утолщена. Вероятность попадания фертильной пыльцы на восприимчивую поверхность завязи очень низкая, экономный перенос пыльцы требует чрезвычайной точности (Р.Френкель, Галун, 1982). Причиной обильной стерильности пыльцы скорее всего является анеуплоидия. По мнению Куприянова (1989) несбалансированный набор хромосом анеуплоидов и вызванные этим нарушения мейоза является частой причиной стерильности пыльцевых зерен.

Кариологически вид довольно хорошо изучен. В сводках по числам хромосом (Федоров, 1969; Goldblatt 1984; Тахтаджян, 1990), приводятся следующий ряд чисел: $2n = 18, 24, 36, 44, 45, 48$.

При основном числе $x=6$, обнаружен полиплоидный ряд $3x, 4x, 6x, 8x$ и анеуплоидные числа: $2n=44, 45$.

Полученные нами кариологические данные аира болотного свидетельствуют об анеуплоидии армянских популяций вида. Набор хромосом аира болотного из армянских популяций следующий: $2n=33-34$. Несбалансированность набора хромосом приводит к нарушениям в редукционном делении и возникновению аномальных гамет. Морфологически хромосомы *Acorus calamus* мелкие (меньше 1 μm), что не позволяет судить об их морфологии.

Acorus calamus не образует семян не только в условиях Армении, но и по всему своему обширному ареалу, охватывающему почти все северное полушарие. К.Фегри и Л. ван дер Пейл (1984) считают, что причиной тому является явление самонесовместимости. Европейские популяции вида рассматриваются ими как самонесовместимый клон. Наши данные позволяют предположить, что не столько явление самонесовместимости, сколько дефекты пыльцы и анеуплоидность хромосомного набора являются причиной отсутствия генеративного размножения этого вида в Армении.

Закключение

Проведенные нами исследования по изучению морфологических и анатомических особенностей генеративных органов аира болотного выявили, что структура всех генеративных частей отличается большим сходством. Основной тканью всех генеративных органов является аэренхима.

Проведенные исследования по палинологии и кариологии аира болотного армянских популяций выявили анеуплоидное число хромосом $2n=33, 34$ и высокий процент стерильной пыльцы. По нашему мнению анеуплоидия - основная причина бесплодия аира болотного армянских популяций.

По мнению С.С.Хохлова, М.И.Зайцевой, П.Г.Куприянова (1978) облигатное вегетативное размножение, в том числе и вивипария, вызывает редукционные явления во всех частях цветка, обуславливая высокий процент деформированной пыльцы или полную стерильность. Пыль-

ца может быть более или менее дегенеративного типа, что полностью согласуется с нашими наблюдениями над армянскими популяциями аира болотного.

Выражаем благодарность Мехакия А.К. и Назаровой Э.А. за помощь при изучении хромосом и пыльцы аира.

ЛИТЕРАТУРА

- БАРСЕГЯН Н.А., 1992. Опыт выращивания аира (*Acorus calamus* L.) в Ереванском ботаническом саду. // Традиционная народная медицина: 90-91 Ереван.
- КУПРИЯНОВ П.К., 1989. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов.
- МАНЯ-ЧЕРНЕЙ Е.Н., 1978. Анатомическое и морфологическое исследование соцветий некоторых видов сем. *Araceae*. // Бот. журн., 63, 4:100-130.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., БАРСЕГЯН Н.А., 1996. Особенности морфологии и структуры подземных побегов аира болотного. // Тр. I Всерос. конф. по бот. ресурсоведению: 40. Санкт-Петербург.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., БОРОЯН Р.Г., БАРСЕГЯН Н.А., 1996. Морфолого-анатомические особенности вегетативных частей аира болотного. // Биол. журн. Армении, 49, 3-4:149-152.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., БАРСЕГЯН Н.А., 1997. Особенности структуры подземных побегов *Acorus calamus* L. (*Araceae*). // Бот. журн., 55,3: 117-221.
- САВЧЕНКО М.И., МАНЯ Е.Н., 1970. Сравнительно-анатомические исследования покрывала и соцветия оси соцветия ароидных (*Araceae*). // Бот. журн., 55,3:117-221.
- САВЧЕНКО М.И., 1973. Морфология семян покрытосеменных растений. Ленинград.
- СМОЛЯНИНОВА Л.А., Голубкова В.Ф., 1950. К методике исследования пыльцы. // Докл. АН СССР. 75, 1:125-126.
- ТАХТАДЖЯН А.Л. (ред.), 1990. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. 1, Ленинград.
- ФЕГРИ К., ВАН ДЕР ПЕЙЛ Л., 1982. Основы экологии опыления. Москва.
- ФРЕНКЕЛЬ Р., ГАЛУН Л., 1982. Механизмы опыления, размножения и селекция растений. Москва.
- ФЕДОРОВ АН. А. (ред.), 1969. Хромосомные числа цветковых растений. Ленинград.
- ЧЕРНЕЙ Е.Н., 1981. Анатомо-морфологическое изучение цветка у двух видов семейства ароидных. // Бот. журн., 63, 4: 25-34.
- ХОХЛОВ С.С., ЗАЙЦЕВА М.И., КУПРИЯНОВ П.Г., 1978. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов.
- BATTAGLIA E., 1957a. A new 5 minutes - fixation in chromosome analysis. // Caryologia, 9: 368.
- BATTAGLIA E., 1957b. Simultaneous and successive pretreatments in chromosome analysis. // Caryologia, 9:370.
- GOLDBLATT P. (ed.), 1984. Index to plant chromosome numbers, 1975-1975; Monogr. syst. Bot. Missouri Bot. Gard.: 5.
- FRANCOUS B., 1981. Organogenese foliaire commencent chez monocotylidones a feuilles vegetatives supposees unifaciales: *Sansevieria cylindrica* Bojer et *Acorus calamus* L. // Rev. cytol. biol. Veg-Bot. 4, 3: 283-294.
- FRENCH J.C., 1987. Structure of overall and placental trichomes of *Araceae*. // Bot. Gaz. 148, 2: 198-208.
- FRENCH J.C., 1988. Systematic occurrence of anastomosing laticifers in *Araceae*. // Bot. Gaz., 148 1: 71-81.
- RAUT S., 1987. Diversity of shoot organization in the *Araceae*. // Amer. Journ. Bot. 74, 9:1373-1387.
- RAUT S., 1988. Survey of shoot organization in the *Araceae*. // Amer. Journ. Bot., 75,1: 56-84.

М.В. АГАБАБЯН

К МОРФОЛОГИИ КОРЗИНОК И СЕМЯНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CARDUUS* L. (*ASTERACEAE*).

В статье приводятся данные о строении, функциях и происхождении различных частей корзинок и семянков рода *Carduus* (*Asteraceae*). Описаны также некоторые приспособления и адаптивные механизмы, играющие роль в диссеминационном процессе.

Աղաքարյան Մ. Վ. *Carduus* L. (*Asteraceae*) ցեղի մի քանի տեսակների ծաղկազամբյուղների և սերմիկների մորֆոլոգիայի մասին: Հոդվածում բերված են տվյալներ *Carduus* (*Asteraceae*) ցեղի ծաղկազամբյուղների և սերմիկների կառուցվածքի, ֆունկցիաների և առաջացման վերաբերյալ: Նկարագրված են նաև սերմիկի ցրման ընթացքում դեր ունեցող որոշ հարմարանքներ և հարմարողական մեխանիզմներ:

Agababian M. V. On the morphology of capitula and achenes of some *Carduus* L. (*Asteraceae*) species. Based on material from Armenia, Turkey and Iran, data on the structure and function of various parts of capitula and achenes of *Carduus* are presented, their possible evolutionary origin is considered.

Проводимое мной монографическое исследование рода *Carduus* L. показало, что несмотря на свою широко известную варибельность и расплывчатость границ отдельных таксонов, род, в целом, хорошо отграничен от близких ему групп рядом стабильных и характерных признаков. Так, тип строения общего цветоложа, листочков обертки, частей цветка, семянки и хохолка (паппуса) хорошо выдержан у всех изученных видов.

Изучение строения корзинок некоторых видов рода *Carduus* L., (Табл. 1) неожиданно открыло ряд новых морфологических особенностей, довольно скупо или вовсе не освещаемых в предшествующей литературе.

Таблица 1 Изученный материал

Таксон	Место сбора	Дата сбора, сборщик и место хранения
<i>C. hamulosus</i> Ehrh.	Армения, Арапатский р-н, перевал между сс. Советашен и Кярки.	13.07.1995 Габриэлян, Оганесян (В)
<i>C. hamulosus</i> Ehrh.	Армения, Арагац	12.07.1997 Агабабян (ERE)
<i>C. hamulosus</i> Ehrh.	Армения, Анийский р-н, Ширикаван х Агин, 1450 м	22.06.1997 Габриэлян (В)
<i>C. hamulosus</i> Ehrh. subsp. <i>hystrix</i> (C. A. Mey.) Kazmi	Persia: Prov. Azerbaijan: In alveo 15 km Kazmi E Khalkhal. 2050 m	16.07.1971 Rechinger (B)
<i>C. nutans</i> L. var. <i>armenus</i> Boiss.	Turkey: B6: Sivas: Karacayir	6.1954 Wohak (B)
<i>C. onopordioides</i> Fisch. ex M. Bieb.	Армения, Спитакский р-н, Спитак х Налбанд	02.06.1962 Мулкиджанян, Манакян (ERE 122336)
<i>C. onopordioides</i> Fisch. ex M. Bieb.	Армения: Красносельский р-н. Арданиш, 1950 м	09.07.1995 Агабабян (В)
<i>C. pycnocephalus</i> L. subsp. <i>albidus</i> (M. Bieb.) Kazmi	Persia: Prov. Tehran: Inter Kan et Sangam, 15-20 km NW Tehran, 1400 - 1800 m	22.04.1977 Rechinger N 54500 (B)

В ходе изучения морфологического строения корзинок *C. hamulosus* Ehrh. было замечено, что при размачивании различные их части, в той или иной степени, реагируют на влажность. В дальнейшем эти данные были проверены и на других представителях рода (Табл. 1). При сильном увеличении видно, что листочки обертки, пленки общего цветоложа и хохолка, а также само общее цветоложе состоят из крупных паренхимных клеток, способных поглощать большое количество влаги. Набухая, они тем самым заставляют изгибаться, т.е. приводят в движение листочек обертки или пленку хохолка. Так, влага, попав на сухую и раскрытую корзинку

*Институт ботаники НАН РА, Ереван 375063

**Ереванский Государственный Университет им. М. Гераци, Ереван 375025, Корьюна 2