

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. Organogenesis foliaire commencent chez monocotylédones 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 семян 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 ծաղկազարդությունը և սերմիկների մորֆոլոգիայի մասին: Հոդվածում բերված են տվյալներ *Carduus* (*Asteraceae*) ցեղի ծաղկազարդությունը 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 вариабельность 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 parenхимных 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 корзину-

*Институт ботаники НАН РА, Ереван 375063

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

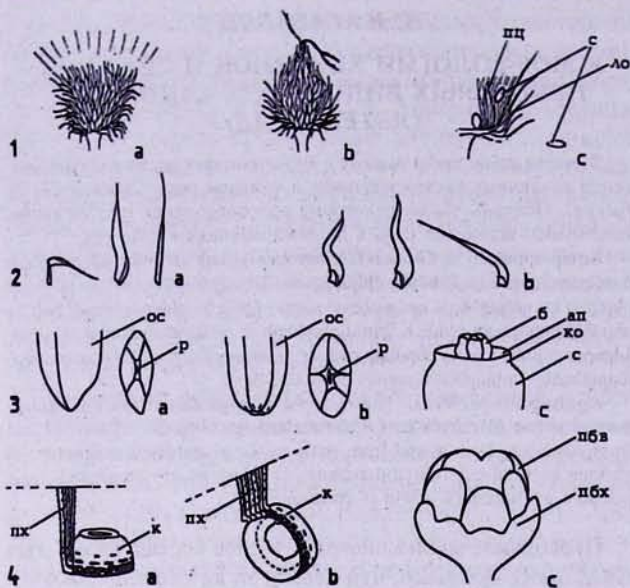


Рис. 1. Корзинка *C. hamulosus* а) в сухом и раскрытом состоянии; б) во влажном состоянии, все листочки обертки из отогнутого положения пришли в вертикальное; в) на продольном срезе видны листочки обертки, пленки цветоноса, семечки: прикреплённая, сдвинутая с места и выпавшая (а-с х 0,5).

Рис. 2. Листочки обертки *C. onopordioides* в сухом (а) и влажном (б) состоянии (а, б х 0,5).

Рис. 3. Основания и апикальное плато семян *C. hamulosus*. а) четырех- б) пятиреберное основание; в) бугорок на апикальном плато (а-с х 5).

Рис. 4. Кольцо, несущее хохолок а) во влажном состоянии; б) в сухом состоянии; в) схематический рисунок заложения отдельного цветка *C. nutans* (согласно Harris, 1995) (а, б х 5).

пц - пленка цветоноса; с - семечка; ло - листочек обертки; ос - основание семечки; р - рубчик; б - бугорок; ап - апикальное плато; ко - коронка; к - кольцо; пх - пленка хохолка; пбв - примордиальный бугорок венчика; пбх - примордиальный бугорок хохолка.

ку (Рис. 1а) проникает в общее цветоносе, основания листочков обертки и пленок цветоноса и хохолка. Последние в течение некоторого времени из отогнутого положения принимают строго вертикальное, иногда загибаясь во внутрь, тем самым совершенно закрывая выход из корзинки (Рис. 1б). На первый взгляд, реакция эта лишена адаптивного смысла. Однако, то, что происходит далее, по всей вероятности, объясняет этот механизм. Традиционно считается, что основную функцию по успешному распространению семян сложноцветных несут на себе хохолки. В данном случае, к моменту созревания семечки, хохолок, как правило, уже отпадает, оставляя хоть и небольшую, но довольно тяжелую семечку все еще прикрепленной к цветоносу, возможно до полного ее созревания. Набухающие от влаги пористые клетки цветоноса, оснований пленок цветоноса и листочков обертки (Рис. 2, а-б) приводят в движение семечки, выталкивая их из ячеек общего цветоноса, в которых они сидят, и продвигают их по направлению к выпадению из корзинки (Рис. 1с). Позднее, при высыхании, пленки оставшихся в корзинке хохолоков разгибаются, тем самым раздвигая и листочки обертки, все еще плотно прикрывающие выход. Семечка продвигается по направлению к нему до тех пор, пока она не выпадает наружу.

Семечки представителей рода *Carduus* 3-6 мм дл. 1-2 мм шир., продолговатые, гладкие, блестящие, у основания с едва заметными гранями, в верхней части с гладкой коронкой (Рис. 3, а-с). Рубчик базальный, плотно сидит своими гранями в ячейке общего цветоноса.

Хохолок видов рода *Carduus* многорядный, пленки его неравномерно-щетинистые, постепенно удлиняющие-

ся по направлению к центру, широкие у основания, суженные кверху. Внутренние пленки нечетко отличаются от внешних, однако самые внутренние пленки шире, чем внешние, на верхушке с небольшим пучком из более или менее длинных щетинок, расположенных гуще, чем в средней части пленки, и по всей ее поверхности. Все пленки сидят на цилиндрическом кольце, располагаясь черепитчато, а в месте соприкосновения с кольцом, каждая пленка имеет утолщение из той же губчатой ткани, из которой состоит само кольцо (Рис. 4, а-б). При попадании влаги клетки губчатой ткани, увеличиваясь в размерах, приводят тем самым пленку в вертикальное положение. Действие этого механизма схоже с таковым листочков обертки.

У цилиндрического кольца есть, на наш взгляд, и другая функция. Апикальное плато или так называемая площадка прикрепления представителей рода *Carduus* имеет очень характерное образование, имеющее с десяток различных названий, описанное С. Г. Тамашьян как "нектароподобный бугорок невыясненной морфологической природы..." (Тамашьян, 1963). Этот бугорок упоминается практически во всех значительных работах, посвященных этой группе, и о его природе и функциях сделано немало предположений. На наш взгляд, это не что иное, как остаток цветочной трубки, т.к. на продольном срезе видны тычиночные нити и трубка рыльца, а само образование имеет всегда пятиреберную структуру. Если принять, как отмечалось выше, что хохолок не играет прямой роли в процессе диссеминации, то логично предположить, что анемохорный тип распространения семян сменяется другим, возможно мирмекохорным. Цилиндрическое же кольцо, на котором сидят пленки хохолка, плотно примыкая к бугорку, очевидно, предохраняет его от преждевременного повреждения еще в корзинке. По мере созревания семечек хохолки опадают и разлетаются, а сами семечки выпадают из корзинки, и представляется довольно правдоподобным, что бугорок с остатками цветочного сока и нектара на апикальном плато, представляет заманчивый объект для муравьев и других насекомых. Как известно, аналогичный механизм существует у некоторых видов рода *Centaurea*, однако так называемая элайосома (мясистое тело), находится в основании рубчика семечки, а не на площадке прикрепления.

Надо отметить, что некоторые наблюдения, описанные выше, позднее были найдены мной в литературе. Одной из первых, наиболее значительных работ, посвященных гигроскопическому строению сложноцветных, можно считать работу Талиева (1894), хотя, как отмечает автор, некоторые сведения о ней имелись уже в предшествующей литературе. На примере 46 видов, выбранных произвольно из различных родов семейства *Asteraceae*, автор констатирует факт наличия достаточно схожего гигроскопического механизма у всех видов, изученных им. Причем, пористые клетки, способные поглощать большое количество влаги, были найдены им не только в хохолках, но и в листочках обертки. Вывод о гомологическом строении пленок паппуса и листочков обертки вслед за Талиевым подтверждает и Тамашьян (1956) в своей не менее интересной статье о происхождении паппуса астровых. На основании анатомического изучения пленок хохолка различных представителей семейства в том числе и рода *Carduus*, ею была замечена характерная особенность строения клеток внутренней и внешних частей пленки. Различием в строении она и объясняет их гигроскопическое движение. В той же

статье Тамамшян, не останавливаясь подробно на деталях, касающихся отдельных родов, делает общее предположение, что, возможно, анемохорный тип распространения семян заменяется на зоохорный, в связи с редукцией паппуса.

В заключение хотелось бы добавить, что современные исследования на ультрамикроскопическом уровне (Harris, 1995) онтогенеза цветка в семействе *Asteraceae* дали интересные результаты, которые проливают свет на продолжающийся не одно десятилетие спор о происхождении паппуса.

Дискуссия, относить ли хохолок к трихомам и эмергенцам, или же он является видоизмененной чашечкой, подробно освещена в той же статье Тамамшян (1956), и я не буду останавливаться на деталях. Теперь становится очевидным, что спор этот был не случайным. Harris (1995) приходит к выводу, что, возможно, различные типы паппусов не гомологичны. Ею выделяются два основных типа инициации (заложения) примордиальных бугорков паппусов: 1) одновременное возникновение пяти независимых бугорков, вокруг примордиев лопастей венчика (тип присущий представителям рода *Carduus*) (Рис. 4с); 2) их возникновение на поздних онтогенетических стадиях вокруг верхушки завязи. Микрофотография заложения примордиев цветка *Carduus nutans* (Harris, 1995: 219) свидетельствует о чашечной природе хохолка чертополоха. Что касается второго типа, то такой тип заложения присущ коронковидным, пластинчатым, чешуйчатым, волосковидным и им подобным паппусам.

Подытожив все вышесказанное, на основании наших исследований, подтвержденных также некоторыми литературными данными, можно сделать следующие выводы.

1) В листочках обертки и пленках общего цветоложа и хохолка представителей рода *Carduus* находится своеобразная паренхиматическая ткань, клетки которой обладают гигроскопическими свойствами. При изменении влажности, клетки этой ткани, меняясь в размерах, тем самым приводят в движение все соответствующие части корзинки, что способствует выталкиванию семян и их дальнейшему успешному распространению.

2) Роль хохолка, традиционно считающейся основной в распространении семян, у рода *Carduus* несколько видоизменена. Пленки его играют чисто механическую роль, способствующую раскрытию корзинки, а кольцо, несущее пленки, предохраняет бугорок на площадке прикрепления от преждевременного повреждения.

3) В связи с тенденцией к редукции функции хохолка, как средства переноса семян на большие расстояния, анемохорный тип диссеминации замещается зоохорным, скорее всего мирмекохорным. Бугорок семянки служит, очевидно, для привлечения насекомых, скорее всего муравьев, для их дальнейшего распространения.

4) В чашечной природе хохолка представителей рода *Carduus* трудно сомневаться, в свете последних данных на ультрамикроскопическом уровне (Harris, 1995).

ЛИТЕРАТУРА

- ТАЛИЕВ В.И., 1894. Гигроскопическая ткань *pappus*'а сложноцветных // Тр. общ. естеств. Казанск. унив. 27,3:1-39.
ТАМАМШЯН С.Г., 1956. К вопросу о происхождении паппуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных). // Бот. журн. 41 : 634-651.
HARRIS E.M., 1995. Inflorescence and floral ontogeny in *Asteraceae*: a synthesis of historical and current concepts. // Bot. Rev. 61 : 93-278.

А. А. НЕРСЕСЯН, А. К. МЕХАКЯН

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *GUNDELIA* L. (ASTERACEAE)

Проведено изучение морфологии пыльцевых зерен *Gundelia tournefortii* L. с применением светового микроскопа, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Выявлены некоторые структурные особенности экзины согласующиеся с выделением данного рода в самостоятельную трибу *Gundelieae* (Benth. et Hook.f.) Boiss.

Ներսիսյան Ա.Տ., Մեխակյան Ա.Կ., *Gundelia* L. (Asteraceae) ցեղի պալինոմորֆոլոգիան: Ուսումնասիրված է *Gundelia tournefortii* L. փոսակի ծաղկափղով մորֆոլոգիան՝ օգտագործելով լուսային և էլեկտրոնային մանրադիվայակներ: Էկզինայի առանձնահատկությունները համադրում են, որ այդ ցեղը կարելի է առանձնացնել *Gundelieae* (Benth. et Hook. f.) Boiss. ինքնուրույն փրիբայում:

Nersesian A.A., Mekhagian A.K., On the palynomorphology of the genus *Gundelia* L. (Asteraceae). The morphology of pollen grains of *Gundelia tournefortii* L. was investigated by means of light microscope, scanning and transmission electronic microscopes. A detailed description of the palynomorphological structure of this species is given. It is pointed out that some structural peculiarities of exine (lack of spine channels, the character of the branching of the ectexine columellae in the spines) are in conformity with the recognition of the independence of the tribe *Gundelieae* (Benth. et Hook.f.) Boiss.

В семействе *Asteraceae* монотипный род *Gundelia* L. занимает обособленное положение, выделяясь как необычностью габитуса, так и своеобразием отдельных органов. Одни исследователи рассматривают его в подтрибе *Gundeliinae* Benth et Hook.f. трибы *Arctotideae* Cass. (Benth, Hooker, 1873; Hoffmann, 1894; Васильченко, 1961; Поляков 1967; Norlindh, 1977), другие выделяют этот род в монотипную трибу *Gundelieae* (Benth. et Hook.f.) Boiss. (Boissier, 1875; Тахтаджян, 1987; Камелин, 1987).

Этот чрезвычайно интересный в систематическом отношении род являлся объектом наших исследований и ранее. Были выявлены некоторые характерные черты кариотипа (Нерсисян, Назарова, 1989) и отмечены особенности морфологического и анатомического строения репродуктивных органов (Нерсисян, 1991). В данной работе представлены результаты палиноморфологического изучения *Gundelia tournefortii* L.

Первые данные о структуре экзины пыльцевых зерен гунделии приведены в оригинальной работе E.Stix (1960). Хотя исследования были проведены на уровне светового микроскопа, автору впервые удалось выделить в семействе сложноцветных 43 структурных типа пыльцевых зерен, четко отличающихся друг от друга структурой экзины. Из трибы *Arctotideae*, включающей в себя 16 родов (Norlindh, 1977), были изучены пыльцевые зерна представителей 11 родов, распределенные в 6 типов: *Arctotis* (*Arctotis* L., *Haplocarpha* Less.), *Berkheya* (*Berkheya* Ehrh., *Cullumia* R. Br., *Didelta* L'Hér., *Heterorhachis* Sch. Bip. ex Walp.), *Gazania* (*Gazania* Gaertn.), *Gorteria* (*Gorteria* L., *Hirpicium* Cass.), *Gundelia* (*Gundelia* L.) и *Ursinia* (*Ursinia* Gaertn.). Характерным для первых четырех типов является наличие полости внутри экзины, каналов в шипах и простого (неразветвленного) 1-2-рядного столбикового слоя эктэксины, продолжающегося в шипах почти до верхушки. Тип *Gundelia* и тип *Ursinia* сильно отличаются как от предыдущих типов, так и друг от друга. Тип *Gundelia* характеризуется нерегулярно разветвленными короткими столбиками эктэксины внутри шипов и рудиментарными столбиками в полости. Для типа *Ursinia* характерны верхушечная камера в шипах и не заходящий в шипы столбиковый слой эктэксины. Следует отметить, что род *Ursinia* не является типич-