

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ УЗЛА НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА БАРБАРИСОВЫХ

В статье обосновывается необходимость изучения строения узла начиная от места сочленения листа со стеблем до полного слияния проводящих пучков листового следа с основным проводящим цилиндром.

Установлено, что эволюция узла в этом семействе шла по пути сокращения многопучкового до трехлакунного трехпучкового типа.

История изучения структуры узла началась с классических работ Синнота и Бейли [1]. В 1914 году они писали о 3-лакунном 3-пучковом типе узла как о наиболее примитивном, а об 1-лакунном и многолакунном типе как о производных 3-лакунного. Основанием для такого вывода служило преобладание 3-лакунного типа узла среди представителей примитивных семейств. Растения с подобным типом узла, по наблюдениям Синнота и Бейли, часто имели прилистники, редукция которых, по мнению авторов, могла сопровождаться редукцией числа пучков и лакун до 1-лакунного 1-пучкового, а разрастание листа могло привести к формированию многолакунного многопучкового типа узла.

Синнот и Бейли открыли для систематики новый диагностический признак. Эволюционная оценка, данная американскими ботаниками для различных типов нодальных структур, получила широкое распространение и признание среди систематиков. Но дальнейшие исследования в этой области выявили недостаточную обоснованность выдвинутых предположений. В работах 1955 и 1956 г. Бейли пишет [2, 3], что первоначальная гипотеза об эволюции узла опиралась в основном на статистическое преобладание 3-лакунного 3-пучкового типа у представителей примитивных семейств. А главное, в первых работах по этому вопросу изучалась уже сложившаяся структура узла и не затрагивался вопрос о ее формировании в онтогенезе, что внесло бы некоторые коррективы в представления о направлении эволюции типов узла в конкретных филах. Необходимость онтогенетического подхода при изучении типов узла доказывалась в различных работах. Като [4, 5] в своих исследованиях, в частности, показал, что у некоторых растений число лакун узла может варьировать от 3 до 5 или даже от 1 до 7 для листьев разных ярусов. Это, вероятно, связано с характером разрастания основания листа.

Учитывая новые данные об узле, Бейли и Масден [12] попытались охарактеризовать примитивный тип узла покрытосемянных. Они изу-

чили структуру узла у прростков некоторых примитивных *Angiospermae*, а также особенности строения узла голосеменных и папоротников. Согласно этим исследованиям, примитивным, первичным типом узла является однолакунный двухпучковый. Новая гипотеза Бейли не получила признания, так как представить редукцию такого типа узла до 1-лакунного 1-пучкового довольно легко, но гораздо труднее представить формирование остальных типов узла. С критикой гипотезы Бейли и Масден выступили индийские ученые Пант и Мехра [6]. Они просмотрели обширный материал по этому вопросу и установили, что положение Бейли и Масден о преобладании 1-лакунного 2-пучкового типа не верно.

На современном этапе исследования нодальных структур их систематическая ценность неоспорима, но пока нельзя с определенностью указать на примитивный тип узла цветковых, исходный для всех остальных, еще не ясно, можно ли говорить об исходном типе узла *Angiospermae*, как о чем-то определенном. Возможно, в каждом семействе цветковых был свой исходный тип. Таким образом, не ясно, на каком таксономическом уровне тип узла является диагностическим признаком. Главной задачей исследователей остается оценка эволюционного уровня того или иного типа узла. В связи с этим большое значение приобретает правильный методический подход при изучении нодальных структур; первостепенное значение имеет вопрос об уточнении понятия зоны узла. Место причленения листа к стеблю морфологи называют узлом, а участок стебля между двумя узлами—междоузльем. Изучение внутренней структуры узла показало, что не у всех растений зона узла кончается в месте внешнего соединения листа со стеблем, поскольку компоненты узла—листовой след и пучки—могут на протяжении всего междоузлия не причленяться к основному проводящему цилиндру стебля. Листовой след—это совокупность проводящих пучков, отходящих от листа (черешка) и входящих в стебель в месте причленения к нему листа. Узел же—зона побега—начиная от листового подножья, где проводящие пучки листового следа еще находятся в коре стебля, до полного вхождения их в стелу, когда они займут постоянное место в проводящем цилиндре. Таким образом, морфологическая и анатомическая зоны узла не полностью совпадают, и для получения достоверных данных необходимо изучать его на всем протяжении.

Признаками, характеризующими тот или другой тип узла, является не только количество проводящих пучков и лакун, но и последовательность вхождения проводящих пучков листового следа в стелу. Например, в роде *Berberis* первым входит в свою лакуну центральный медианный пучок (классификация пучков листового следа по Гриви [7]), а в роде *Sorbus*—маргинальные пучки.

Руководствуясь изложенными методическими указаниями, мы изучили структуру узла почти всех родов барбарисовых: трех древесных — *Berberis*, *Mahonia*, *Nandina* — и шести травянистых — *Epime-*

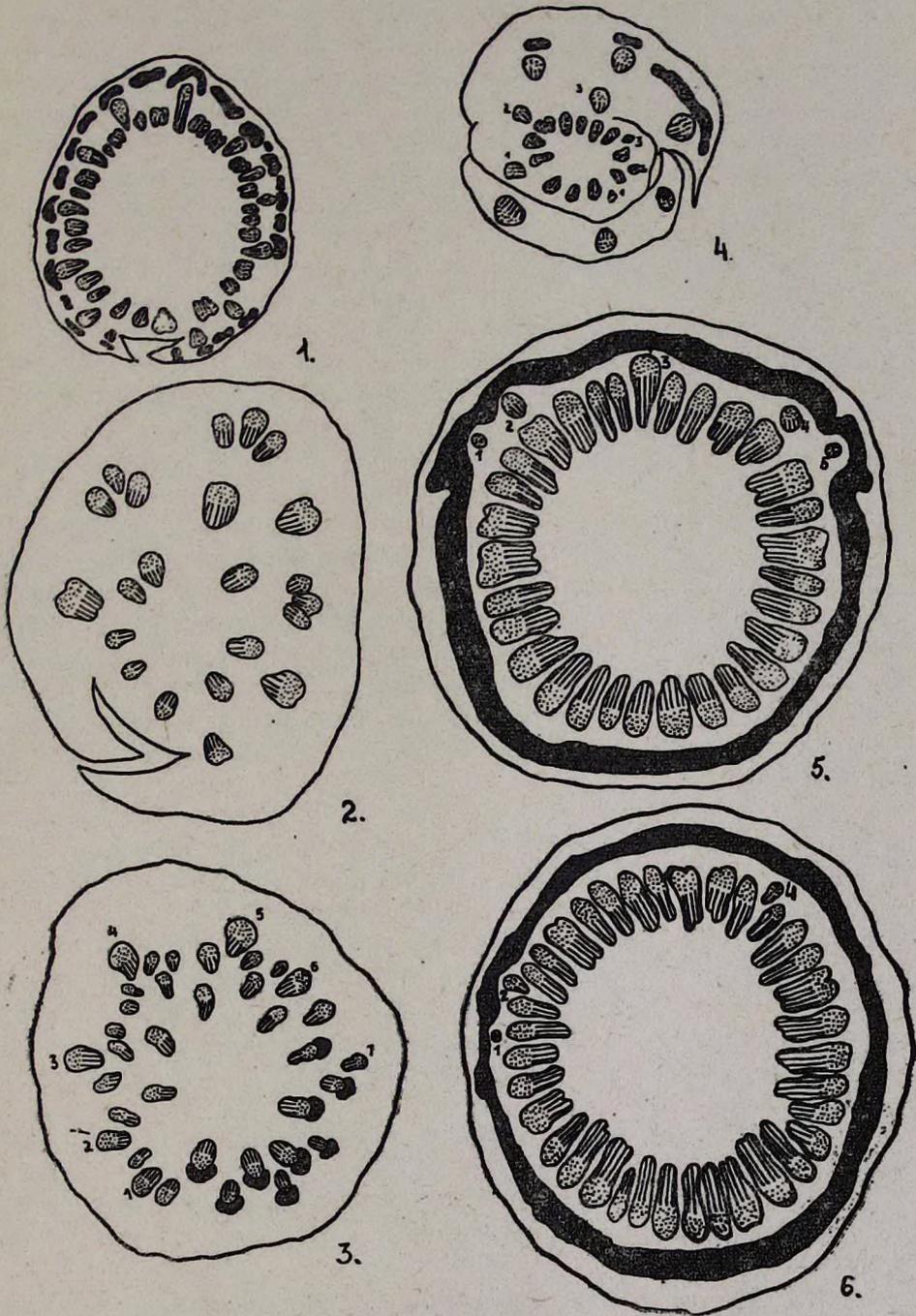


Рис. Строение узла барбарисовых в родах: 1. *Nandina*; 2. *Erimedium*; 3. *Leontice*; 4. *Bongardia*; 5—6 *Berberis heterophylla*. Условные обозначения по Меткафу и Чоку [8].

dium, Caulophyllum, Bongardia, Jeffersonia, Podophyllum, Leontice, Gymnospermium. В родах Mahonia, Nandina (рис. 1), Podophyllum Epimedium (рис. 2), Caulophyllum, Leontice (рис. 3) — узел многолакунный, многопучковый (7 и более пучков). Интересно отметить общую почти для всех родов особенность—в каждую лакуну входят по три слившихся в основании листа или тесно сблизившихся проводящих пучка. Лишь у подофилла они не сливаются, и в каждую лакуну входят по три маленьких самостоятельных пучка.

В роде Gymnospermium число проводящих пучков листового следа, входящих в узел, сокращается до 5, но лакуны развиваются несимметрично. Медианный, латеральный и маргинальный проводящие пучки одной половины листового подножья входят каждый в свою лакуну, а латеральный и маргинальный другой половины—в одну общую лакуну.

У родов Jeffersonia и Bongardia (рис. 4) узел 3-лакунный, 3-пучковый.

Для рода Berberis характерен 3-пучковый, 3-лакунный тип узла, но среди 15 видов Berberis, изученных нами по этому признаку, были обнаружены отклонения от обычного для барбариса типа узла. Например, у *B. heterophylla* Juss. ex Poit. (рис. 5, 6) в подножьи листа—пять проводящих пучков, из них три—крупные (центральный и два латеральных), а два—мелкие (маргинальные). Первым и раньше остальных входит центральный (медианный) пучок, затем, значительно позже, т. е. значительно ниже по стеблю—два латеральных пучка. На этом уровне из двух маргинальных пучков сохраняется лишь один, второй же истощается, исчезает. Чуть ниже по стеблю и этот крохотный маргинальный пучок, состоящий из одних флоэмных элементов, исчезает в коре стебля. У *B. koreana* Pallib. в подножьи листа четыре проводящих пучка (основание листа несимметричное): по одну сторону центрального проводящего пучка располагается один маргинальный пучок, а по другую—один латеральный и один маргинальный пучки. «Лишний» пучок не причленяется к стеле стебля, он исчезает, когда остальные проводящие пучки листового следа еще находятся в коре стебля. Оставшиеся три входят каждый в свою лакуну и причленяются к стеле.

Отклонения от обычного для рода 3-лакунного 3-пучкового типа узла доказывают, что эволюция нодальных структур в роде шла от многолакунного, многопучкового типа узла (такого, как у *Mahonia*), к 3-лакунному, 3-пучковому, и наглядно показывают, как мог происходить этот процесс.

Суммируя все данные, полученные о структуре узла Berberidaceae, можно прийти к выводу, что переход от многолакунного, многопучкового типа к 3-лакунному 3-пучковому—явление, характерное для семейства в целом. Роды барбарисовых, классифицируемые систематиками как примитивные (*Nandina*, *Epimedium*, *Podophyllum* и др.), обладают многолакунным, многопучковым типом узла, а роды, более

высокая организация которых не вызывает сомнения (*Berberis*, *Vongardia*, *Jeffersonia*),—3-лакунным 3-пучковым типом узла. Изучение сравнительной морфологии листа в семействе показало, что этот переход сопровождается, вернее, определяется постепенной редукцией величины листовой пластинки и длины черешка. У нандины, махонии и эпимедиума лист крупный, сложный; у подофилла—простой, но очень большой величины, с длинным черешком. Постепенная редукция листа, а следовательно, и листового подножья с его проводящими пучками и привела к формированию 3-лакунного 3-пучкового узла, как это видно на примере узла барбариса.

Итак, в семействе *Berberidaceae* хорошо прослеживается тенденция перехода от многолакунного многопучкового типа узла к 3-лакунному 3-пучковому. Возможность выявления исходного типа нодальных структур и характерных для семейства тенденций в эволюции этого органа—доказательство естественности объединения исследованных родов в единое семейство. Следовательно, тип нодальных структур—ценный диагностический признак на уровне рода и особенно семейства и с его помощью можно точнее определять границы этих таксонов.

Несоответствие выявленной нами для семейства тенденции в эволюции типов узла общеизвестным гипотезам Синнота и Бейли—еще одно доказательство недоработанности современных гипотез о примитивном типе узла и возможных путях его эволюции.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 18.III 1977 г.

Դ. Գ. ՕԳԱՆԵԶՈՎԱ

ՀԱՆԳՈՒՅՑԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴԸ BERBERIDACEAE ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ ՕՐԻՆԱԿԻ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոդվածում հիմնավորվում է հանգույցի կառուցվածքի ուսումնասիրության անհրաժեշտությունը նրա ամբողջ երկարութիամբ՝ սկսած ցողունի հետ տերևի միացման տեղից մինչև հիմնական փոխադրող գլանի հետ տերևային խրճեթի ցողունը: Ցույց է տրված, որ *Berberidaceae* ընտանիքի մեջ հանգույցի էվոլյուցիան իրականանում է բազմալակուն, բազմախրճային տիպի կրճատման ճանապարհով մինչև եռխրճային, եռլակունային տիպը: Դա մի անդամ ևս ապացուցում է ծաղկավորների հանգույցի պրիմիտիվ տիպի մասին եղած ժամանակակից հիպոթեզի չպարզաբանված լինելը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Sinnot E. W., Bailey J. W. Amer Journ. Bot., 1, 1914.
2. Marsden M., Bailey J. W. Journ. Arnold Arb., 36, 1955.
3. Bailey J. W. Journ. Arnold Arb., 37, 1956.
4. Kato N. Journ. Japan Bot., 41, 1966.
5. Kato N. Journ. Japan Bot., 42, 1967.
6. Pant D. D., Mehra L. Phytomorphology, 9, 1964.
7. Александров В. Г. Бот. журн., 2, 1968.
8. Metcalf and Chalk. Anatomy of Dicotyledons, Oxford, 1950.