

21. Johns E. W., Butler J. A. V. *Biochem. J.*, 82, 15, 1962.
22. Phillips D. M. P. *Biochem. J.*, 87, 258, 1963.
23. Pogo P. G. T., Allfrey V. G., Mirsky A. A. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 55, 805, 1966.
24. Pogo B. G. T., Pogo A. P., Allfrey V. G., Mirsky A. E. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 59, 1337, 1968.
25. Sarkander H. J., Fleischer—Lambropoulos M., Brade W. P. *FEBS Lett*, 52, 1, 40 1975.
26. Stevely W. S., Stocken L. A. *Biochem. J.*, 109, 24, 1968.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 11, 1982

УДК 581.8.52/759.232

## АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ АНАТОМО- МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КЛАДОДИЕВ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА ASPARAGUS L.

К. Г. ТАМАНЯН

Изучены кавказские виды рода *Asparagus* с целью выяснения пределов их изменчивости; исследования проводились сравнительным анатомо-морфологическим методом. В результате среди кавказских спарж выделено 5 четких типов с соответствующей внутренней структурой кладодиев и установлен предел полиморфизма видов.

*Ключевые слова:* кладодии, полиморфизм, *Asparagus*, анатомо-морфологические признаки, таксономическая ценность.

В результате исследования большого фактического материала представителей рода *Asparagus* в связи с его систематикой возникла необходимость дополнения и уточнения изданной ранее статьи [3] об анатомическом строении кладодиев некоторых его видов. Как известно, кладодии рода *Asparagus* обладают необычайным полиморфизмом, вследствие чего виды морфологически различаются слабо. Но, невзирая на это, многие исследователи берут за основу именно форму и величину кладодиев, что, естественно, привело к нежелательному дроблению видов.

Указанное свойство представителей рода *Asparagus* побудило нас уделить особое внимание отбору исследуемого материала по кладодиям. Как правило, изучались кладодии, взятые из мутовки, расположенной в средней части третьей веточки снизу. Поскольку у большинства видов (*A. verticillatus*, *A. persicus*, *A. bresleranus*) кладодии различаются по величине, из каждой мутовки были сделаны срезы нескольких (3—5) кладодиев.

В целях выявления константных межвидовых признаков и установления реальных границ между видами нами изучена анатомическая структура 12-ти следующих видов рода *Asparagus*, ранее приводившихся для Кавказа: *A. verticillatus* L., *A. persicus* Baker, *A. polyphyllus*

Stev., *A. officinalis* L., *A. littoralis* Stev., *A. bresleranus* Schult. et Schult. f., *A. leptophyllus* Schischk., *A. oxycarpus* Stev., *A. ledebourii* Miscz., *A. buschii* Ivan., *A. caspius* Schult. et Schult. f., *A. scaber* Brign. По каждому виду исследовались почти все формы, которые были встречены на живом материале и в гербариях.

На поперечном срезе кладодии рода *Asparagus* имеют округлую или гранистую форму. Эпидерма представлена прямоугольными клетками с более или менее утолщенными наружными либо внутренними стенками и покрыта тонким слоем кутикулы. На окончаниях ребер у некоторых видов 3 клетки эпидермы зачастую сосочкообразно вытянуты, образуя на гранях мелкие бугорки или зубчики. Под эпидермой расположена кора, состоящая из двух слоев морфологически резко различающихся клеток. Первый слой, представленный 2—3-мя рядами клеток, вытянутых в радиальном направлении, выполняет функцию ассимиляции. Морфологически они весьма сходны со столбчатой паренхимой листа. В этом слое встречаются друзы. Во втором слое у различных видов клетки расположены в 1—6 рядов и морфологически сильно отличаются от первого. Они округлые, в зрелых кладодиях не содержат хлорофилловых зерен, т. е. не принимают участия в ассимиляции. Проводящая система кладодиев представлена немногочисленными коллатеральными пучками. Ксилема в пучках эндархного типа. Сердцевина в кладодиях состоит из тонкостенных крупных либо утолщенных и одревесневших клеток.

По макроморфологическим признакам кавказские представители рода *Asparagus* рассматриваются нами в пределах 5-ти типов, четко отличающихся друг от друга.

*1 тип—Verticillatus.* Наиболее стойким признаком вегетативных органов, прослеженным на всех изученных образцах, является наличие крупных мутовок у основания веточек второго и последующих порядков. Однако по сильно варьирующим в его пределах длине, форме и числу кладодиев в пучках тип *Verticillatus* разделяется на 7 подтипов, которые охватывают весь размах полиморфизма, представленный на Кавказе в данном типе. К последнему относится *A. verticillatus*.

*1-й подтип.* Кладодии прямые, немногочисленные, в пучке до 5-ти, почти одинаковой длины (до 8—10 см), на окончаниях веточек одиночные (рис. I, 1а) (Окр. Мцхета Мон. Шномгвили, сухие склоны, 1.6.1919, Б. Шишкин, ERE 12982). *2-й подтип.* Стебель извилистый, длина кладодиев 1—3 см, они торчат в разные стороны, в основном прямые и только на окончаниях веточек последнего порядка слегка серповидно изогнуты. В мутовках на основном стебле до 10—12 кладодиев (рис. I, 1б) (Черноморский окр., Орлиная скала, ущелье р. Агур, 7.6.1919, W. Steur, ERE 12970). *3-й подтип.* Стебель прямой, веточки второго порядка отходят от основного стебля почти под прямым углом. Дальнейшего ветвления нет, кладодии от 3 до 5 см длины, серповидно изогнуты, в мутовках на основном стебле от 5 до 7 кладодиев (Аракатский р-н, ущ. Гарни, под крепостью Аменапркич, около нового моста, 26.8.1973, Таманян, № 553, ERE). *4-й подтип.* Стебель прямой, веточки

второго порядка отходят под прямым углом. Дальнейшего ветвления нет. Кладодии тонкие и короткие, до 1,5 см. В мутовках на основном стебле 3—5 кладодиев (Даралагыз, по дороге из Заритапа на централь-

Рис. 1. Кладодии представителей рода *Asparagus*: 1. Тип *Verticillatus*; а) 1 подтип; б) 2 подтип; в) 7 подтип. 2. Тип *Officinalis*; а) 1 подтип; б) 3 подтип. 3. Тип *Persicus*; а) 4 подтип, б) 1 подтип. 4. Тип *Bresleranus*.



ную магистраль, на сухом каменистом склоне, осыпь, 26.9.1974, Таманян, № 707, ERE). *5-й подтип*. Стебель прямой, веточки второго порядка отходят почти под прямым углом, кладодии толстые и плотные, слегка серповидно изогнуты, до 3—5 см, четко гранистые. В мутовках на основном стебле до 20 кладодиев. Ветвление сильное, до пятого порядка. На живом материале и даже в гербарии кладодии блестящие (Сванский р-н, Севан, Гюней, окр. с. Бабаджан-Дара, в можжевелевом редколесье, 3.8.1972, Таманян, № 69, ERE). *6-й подтип*. Стебель прямой, кладодии малочисленные, но длинные—до 5—6 см, прямые, иногда слегка изогнуты. Веточки второго порядка отходят под острым углом, в мутовках на основном стебле до 10 кладодиев (Вединский р-н, Хосровский заповедник, 26.8.1973, Таманян, № 558, ERE). *7-й подтип*. Стебель прямой, веточки второго порядка отходят под острым углом, кладодии длинные, до 5—6 см, извилистые, ветвление не сильное, до третьего порядка. В мутовках на основном стебле до 5—6 кладодиев разной длины (рис. 1, 1в) (Варденисский р-н, Севан, 2 км до Бабаджан-Дара, 15.9.1974, Таманян, № 630, ERE).

Габитуально эти подтипы довольно резко различаются. Однако нередко на разных побегах одного и того же растения можно встретить кладодии, характерные для различных групп, поэтому признание за указанными подтипами какого-либо таксономического ранга было бы неверным. Анатомическое изучение всех представителей выделенных нами подтипов выявило полную идентичность строения кладодиев. На поперечном срезе кладодии имеют резко выраженные 3 или 4 ребра (рис. II, 1). Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы и представлена клетками средней величины с более утолщенными наружными стенками. На верхушках ребер встречается несколько вытянутых в радиальном направлении клеток эпидермы, образующих зубчики или бугорки. Кора состоит из двух слоев клеток, расположенных в 2 ряда; прово-

дящая система—в основном из 4-х, редко 5-и пучков коллатерального типа; флоэма в пучках развита слабо. Сердцевина состоит из мелких, полностью одревесневших клеток.

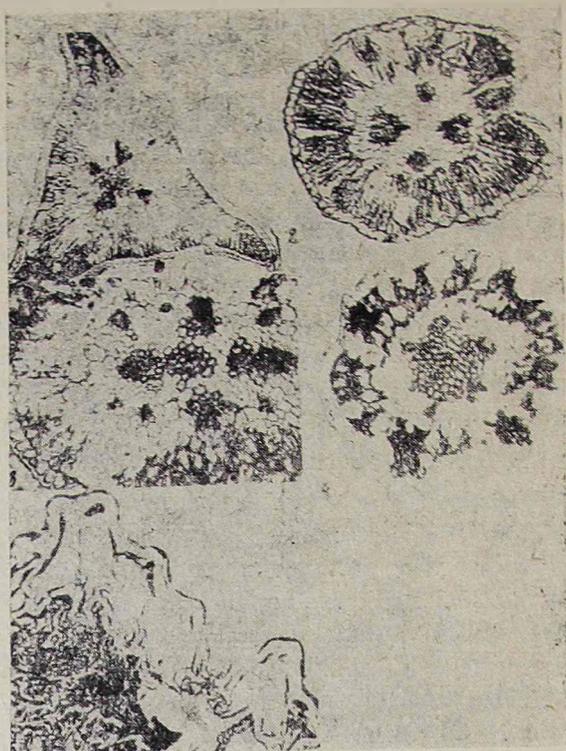


Рис. 11. Поперечный срез кладодов представителей рода *Asparagus*.

1. *A. verticillatus*;
2. *A. officinalis*;
3. *A. persicus*;
4. *A. breslerianus*;
5. *A. ledebourii*  
(фрагмент).

*II тип—Officinalis.* Кладодии в пучках всегда одинаковой длины и на побегах располагаются равномерно. Как и в предыдущем типе, их длина и толщина сильно варьируют, что позволяет считать их основными признаками при дифференциации. Здесь нами выделено 4 подтипа. При этом, если в случае с типом *Verticillatus* при наличии сильного полиморфизма не наблюдается дробления на микровиды, то в составе типа *Officinalis*, наоборот, описано множество мелких видов, не поддающихся четкому разграничению, таких, как *A. caspius*, *A. polyphyllus*, *A. littoralis*, *A. buschii*, *A. oxycarpus*, *A. officinalis*.

*1-й подтип.* Растение высокое, ветви отходят под острым углом, кладодии прижаты к стеблю, игловидные, длиной 1,5—2 см, расположены в сближенных мутовках одинаковой длины (pro species *A. polyphyllus*) (рис. I, 2а). (Изотип: Южный берег Крыма, Степек Хр., LE).  
*2-й подтип.* Растение прямое, высокое, ветви отходят под острым углом, кладодии в мутовках чуть удалены друг от друга, прямые, прижаты к стеблю, толще, чем у представителей предыдущего типа, длиной от 1 до 1,5 см (pro species *A. littoralis*) (Specimen authenticum: Sudak, Kousel, герб. Сердюкова, LE).  
*3-й подтип.* Растение сравнительно невысокое, до 1 м. Кладодии тонкие, нитевидные, торчащие в разные стороны, в основном нежные, по 5 в мутовках. К этому подтипу подходят и экземпляры из Бюракана с очень длинными, тонкими и редкими кладодиями (№ 7, Бюракан; № 17, Гарни) (рис. I, 2б) (pro spe-

cles *A. caspius* et *A. buschii*) (Екатеринодар, станица Васюринская, 2.5.1906, А. Р. Яловая, ERE 2969). 4-й подтип. Мутовки несколько удалены друг от друга, кладодиев в них по 3—5. они тонкие, слегка дуговидно изогнуты, длиной до 1,5—2 см. Этот подтип встречается довольно редко (уш. Гарни, под Аменапркичем, 26.8.1973, Таманян, № 571. ERE).

Так же как у I типа, несмотря на ряд морфологических различий, по анатомическому строению описанные подтипы одинаковы. На поперечном срезе кладодии имеют округлую или несколько эллипсоидальную сплюснутую форму (рис. II, 2). Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы и состоит из клеток средней величины со слегка утолщенными стенками. Кора состоит из слоя ассимиляционной паренхимы, выраженной двумя слоями сильно вытянутых в радиальном направлении клеток с крупными межклетниками, и двухрядного слоя мягкой паренхимы из тонкостенных круглых клеток. Проводящая система выражена 4-мя пучками коллатерального типа, сердцевина более или менее одревесневшая. Отличия наблюдаются только в диаметре срезов. Этот тип соответствует виду *A. officinalis*. Виды *A. caspius*, *A. polyphyllus*, *A. littoralis*, *A. buschii*, *A. oxycarpus* данного типа рассматриваются нами в составе приоритетного *A. officinalis* L.

III тип—*Persicus*. Во «Флоре СССР» Ильин [1] рассматривает *A. persicus* в качестве коллективного вида. По мнению автора, это один из наиболее полиморфных видов рода *Asparagus*, включающий целый ряд более мелких видов и локальных рас, как уже описанных, так и в значительной мере еще не учтенных.

Представители морфологического типа *Persicus* имеют ряд довольно стойких отличительных признаков. Основными из них являются: резкая разница в величине кладодиев в пучках и зачастую некоторая их серповидность. Остальные признаки, варьируя и перекрываясь, достаточны для разграничения отдельных морфологических групп, но не столь константны, чтобы придавать им диагностическое значение. Тип *Persicus* разделен нами на 4 морфологических подтипа.

1-й подтип. Растение крупное, до 1 м высоты. Кладодии немногочисленны, в природе желтовато-зеленые, в пучках их по 3, редко по 5, разной длины. Большие кладодии в пучке имеют длину до 4 см, маленькие—от 0,5 до 1 см, слегка серповидно изогнуты. Ветки, как и кладодии, растопыренные, отходящие под прямым углом. Толщина кладодиев примерно до 1 мм в диаметре (табл. I, 36). Данный подтип наиболее соответствует типичному *A. persicus* (Azerbajdzhan, distr. Kazach prope m. Dzygat, 8.5.1934, L. A. Kolakovsky, ERE 6847).

2-й подтип. Растение крупное, с сизоватым налетом, до 1,5 м высоты. Кладодии прямые, многочисленные, в основном по 5 в пучках, разной длины—короткие до 1 см, длинные—до 5—6 см (в некоторых пучках разница между короткими и длинными кладодиями не столь велика); более или менее равномерно расположены на стеблях. Толщина кладодиев—до 1 мм в диаметре; по сравнению с предыдущим подтипом они мягче и расположены под острым углом к стеблю (хребет Петра I, сев. склон в р-не к-ка Сари Кош, Н-1220, нижняя терраса р. Сухой, 30.6.1949, В. И. Запругаева, Р. П. Заболотская, К. С. Ильинская, ERE 36168).

*3-й подтип.* Несколько сближается с предыдущим подтипом. Отличается более прижатыми к стеблю и жесткими кладодиями, слегка серповидно изогнутыми. Число кладодиев в пучках варьирует сильнее, нередко их по 6—7, маленьких до 1 см, больших—до 4—5 см длины (Transcaucasia, Azerbajdzhan, rep. Apscheron, prope Zagulba, inter fragmenta saxorum ad litus maris, 10.5.1939, Karjagin, ERE 6845).

*4-й подтип.* Растения некрупные, до 60—70 см высоты. Кладодии малочисленные, до 3—5 в пучках, тонкие, растопыренные, короткие—до 1 см, длинные—до 3—4 см (рис. I, 3а) (Бюракан, ущелье ниже кладбища, 1.7.1972, Тамаян, № 19, ERE). Данный тип отличается от типа *Officinalis* наличием мелких проводящих пучков (рис. II, 3); четыре крупных пучка имеют обкладку механической ткани, мелкие же расположены между крупными по одному или по два. Несколько клеток сердцевин, расположенных вблизи проводящего пучка,—одревесневшие, остальные тонкостенные. Этот тип соответствует виду *A. persicus* Baker, в состав которого мы включаем также описанные позже *A. leptophyllus* и *A. scaber*.

*IV тип—Bresleranus* довольно четко выделяется макроморфологически и имеет ряд стойких диагностических признаков (рис. I, 4). Кладодии у представителей этого типа короткие, мясистые, шиловидно-коротко-заостренные. (Тип: *Ex deserta* Cuman. *Ex herbario* Marchal Bieberstein, LE).

На поперечном срезе кладодии этого вида округлой формы (рис. II, 4), эпидерма покрыта кутикулой, наружные и внутренние стенки ее несколько толще боковых. Под эпидермой расположена кора, представленная 2-рядным слоем ассимиляционной паренхимы, в которой встречаются скопления рафидов, и 3-рядным слоем тонкостенных округлых клеток. Проводящая система состоит из 5-ти пучков коллатерального типа. Сердцевина коротких кладодиев, как и у типа *Persicus*, состоит из полностью и равномерно утолщенных мелких клеток, а у длинных—из нескольких одревесневших клеток сердцевин, прилегающих к одному из крупных проводящих пучков. Особенность анатомического строения кладодиев данного типа заключается в том, что здесь все проводящие пучки примерно одинаковой длины и располагаются по кругу. Этот тип соответствует виду *A. bresleranus*.

*V тип—Ledebourii.* Растение невысокое, 40—50 см, стебли у основания очень ветвистые. Кладодии по 3—5 в пучках, короткие—длинной до 2 см; они плоские, мелко-ребристые, с коротким острием на верхушке. Варьирование признаков незначительное. (Тип: *In sabulosis maritimus* prope Vaku, 17.4.1830, С. А. Meyer, LE). Несмотря на то, что Ильин [1] и другие рассматривают *A. ledebourii* в рамках вида *A. persicus*, по своим макроморфологическим признакам этот вид довольно существенно отличается от всего типа *Persicus*. Мы располагали только гербарными образцами *A. ledebourii*, и анатомическое строение кладодиев было изучено по типовому образцу, что позволяет полностью согласиться с мнением Мищенко [2] о самостоятельности этого вида.

Наряду с довольно стойкими экзоморфными признаками выявлены также константные анатомические различия (рис. II, 5). На попереч-

ном срезе кладодии уплощенные. Эпидермальные клетки покрыты кутикулой, крупные, с сильно утолщенными наружными и внутренними стенками и извилистыми радиальными. Штриховатость кладодиев возникает за счет выпячивания наружных стенок эпидермальных клеток, а также их выростов. Устьица расположены большей частью между ними и таким образом оказываются погруженными и как бы защищенными близлежащими клетками. Подустьичные полости довольно крупные, как у африканского вида *A. stachoides* Spreng. Под эпидермой в первом слое коровой паренхимы, выполняющем ассимиляционную функцию, встречается множество рафидов и изредка друзы. Второй слой у данного типа выражен нечетко; стенки клеток очень тонкие, при высушивании сильно сминаются и не расправляются даже под воздействием молочной кислоты. Проводящая система представлена 4-мя лучками, два из которых значительно крупнее и расположены друг против друга. Клетки сердцевины в области, прилегающей к одному из крупных проводящих пучков, одревесневшие.

Специализированная эпидерма данного вида как следствие специфических экологических условий не может рассматриваться как фенотипическое изменение и, безусловно, является генетически закрепленным признаком. Своеобразное расположение проводящих пучков и особенности строения сердцевины отграничивают *Ledebourii* от типа *Persicus*. Поскольку все отмеченные анатомические признаки являются видовыми, мы считаем возможным рассматривать *A. ledebourii* (тип *Ledebourii*) как самостоятельный вид.

Таким образом, морфолого-анатомическое изучение побегов помогло выделить среди кавказских спарж 5 четких типов с соответствующей внутренней структурой кладодиев и установить пределы полиморфизма видов. Последний, вероятно, связан со своеобразием организации рода, с тем что кладодии, будучи органом стеблевого происхождения, сочетают в своей структуре и функции листовые и стеблевые признаки.

Институт ботаники АН Армянской ССР

Поступило 12.X 1981 г.

**ASPARAGUS L. ՅԵՂԻ ԿՈՎԿԱՍՅԱՆ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԿԼԱԴՈԴԻՈՒՄՆԵՐԻ ԱՆԱՏՈՄԻԱ-ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇՆԵՐԻ ՏԱՔՍՈՆՈՄԻԱԿԱՆ ԱՐԺԵՔԻ ՎԵՐԼՈՒԾՈՒԹՅՈՒՆԸ**

**Կ. Գ. ԹԱՄԱՆՅԱՆ**

Հոդվածում բերվել են անատոմիա-մորֆոլոգիական մեթոդի ուսումնասիրության արդյունքները, որոնք կիրառվել են *Asparagus* ցեղի կովկասյան տեսակների փոփոխականության սահմանների վերհանման համար: Բացահայտվել են 5 որոշակի մորֆոլոգիական տիպեր, որոնք համապատասխանում են կլադոդիոմների ներքին կառուցվածքին: Գտնվել են նաև տեսակների պոլիմորֆության սահմանները:

THE TAXONOMICAL VALUE ANALYSIS OF ANATOMICAL  
AND MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF CAUCASIAN  
*ASPARAGUS L. SPECIES CLADODIUMS*

K. G. TAMANIAN

Among the Caucasian *Asparagus* species 5 morphological types with the corresponding anatomical structure of cladodiums have been distinguished. The limits of polymorphism of the studied species have been established too.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ильин М. М. Флора СССР, 4, Л., 1935.
2. Мищенко П. И. Вестн. Тифл. бот. сада, 40—41, 1916.
3. Таманян К. Г. Биолог. ж. Армении, 28, 5, 1975.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 11, 1982

УДК 576.851.155.095:575.24

ИНДУЦИРОВАНИЕ НИТРОЗОГУАНИДИНОМ  
МОНОМИЦИНЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ МУТАНТОВ КЛУБЕНЬКОВЫХ  
БАКТЕРИЙ ЭСПАРЦЕТА И ИХ ХАРАКТЕРИСТИКА

А. П. АЛЕКСАНЯН, А. Д. НАЛБАНДЯН, Т. У. СТЕПАНЯН

Для получения мономицинчувствительных мутантов клубеньковых бактерий эспарцета в качестве мутагена использовали нитрозогуанидин (НГ). Установлена зависимость выживаемости культуры от времени действия НГ. Выделено 11 мономицинчувствительных мутантов, два из которых в условиях вегетационного опыта оказались вирулентными.

*Ключевые слова:* клубеньковые бактерии, нитрозогуанидин, мутанты.

Процесс фиксации атмосферного азота клубеньковыми бактериями в симбиозе с бобовыми растениями привлекает к себе повышенное внимание с точки зрения минерального питания растений и накопления ими кормового белка.

Значительные резервы интенсификации процесса симбиотической азотфиксации заложены в селекционно-генетических исследованиях клубеньковых бактерий, направленных на создание высокоэффективных штаммов этих бактерий.

Под воздействием физических и химических мутагенов получены мутанты клубеньковых бактерий различных видов с дефектами в синтезе нуклеиновых оснований, витаминов, аминокислот и др. [2, 13, 15]. Имеются также многочисленные работы, указывающие на коррелятивную связь между устойчивостью клубеньковых бактерий к антибиоти-