

А. И. ПОГОСЯН, С. Г. НАРИНЯН, В. Е. ВОСКАНЯН

К КАРИОГЕОГРАФИЧЕСКОМУ ИЗУЧЕНИЮ НЕКОТОРЫХ ЭДИФИКАТОРОВ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА МАССИВА г. АРАГАЦ

Карниологическое изучение таксонов и флористических комплексов в настоящее время широко привлекается для выяснения филогенетических отношений, происхождения и эволюции флоры [10—12, 18, 19, 23—29, 40, 43]. В цитологическом аспекте различия как между видами, так и популяциями могут выражаться в числе (полиплоидия, анеуплоидия), в структуре хромосом (кариотипические отличия) и в наличии В-хромосом. Полиплоидия — один из важнейших механизмов эволюции; виды с большим числом хромосомных рас должны считаться прогрессирующими [44], так как кратное увеличение хромосомных наборов ведет к формированию хромосомных рас с тенденцией превращения их в новые виды. Увеличение числа хромосом обычно сопровождается морфологическими отличиями, но в некоторых случаях (автополиплоидия) они проявляются слабо. Увеличение степени пloidности гораздо больше отражается на экологии таксона [4, 21, 29]. Положение о влиянии полиплоидии на географическое распространение растений в настоящее время дискутируется. Многолетние исследования Фаварже [29] показали, что гипотеза Хагерупа-Тишлера, за исключением особых случаев, не подтверждается. Изучение тропической флоры выявило, что полиплоидия не является реакцией организма на неблагоприятные условия среды. Обнаружено отсутствие корреляции между полиплоидией и широтой, высотой, уровнем моря [29]. Цитогеографические исследования играют важную роль при изучении популяций со всего ареала рассматриваемого таксона, а также при изучении эндемичной флоры [18, 19, 28, 29]. Ареал полиплоидной расы почти всегда отличается от такового диплоидного таксона, обычно он бывает викарным. Вместе с тем у полиплоидного таксона иногда бывает промежуточный (или центральный) ареал по отношению к таковому анцестрального диплоидного таксона. Подобное положение обычно вызывается аллополиплоидией. В случае периферического ареала полиплоидного таксона полиплоидия обычно связана с миграцией: может предшествовать миграции, сопровождать или быть вызванной ею. Полиплоиды (с сбалансированным набором) более плодовиты, менее ограничены биологическими барьерами, что способствует их закреплению в наиболее рецентных местообитаниях.

В некоторых семействах (*Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*) основную формообразовательную роль играет анеуплоидия, наличие которой сопровождается морфологическими, экологическими отличиями так-

сона, а также изменением его географической локализации. Анеуплоидия часто сопутствует гибридизации [25].

Структурные изменения в отдельных хромосомах характерны для большого числа видов (*Oenothera*, *Datura*, *Paeonia* и мн. др.) и являются следствием соматических хромосомных мутаций, что приводит к образованию новых экологических и географических рас.

Добавочные хромосомы также считаются важной особенностью внутривидовой и межвидовой дифференциации, отдельные географические расы часто разнятся по числу В-хромосом.

Таким образом, в микроэволюции покрытосеменных отмечаются две линии возможных цитологических изменений: 1) генные мутации, структурная дифференциация и дифференциация по числу В-хромосом, 2) переход от диплоидии к ортоплоидии и даже к анеуплоидии. По Эрендорферу [21], цепь дифференциация—гибридизация—дифференциация является основой процесса микроэволюции покрытосеменных растений.

В настоящей работе в дополнение к ранее опубликованному [6—8] сообщаются новые сведения о некоторых основных эдификаторах сообществ верхней части альпийского пояса г. Арагац. Приводятся хромосомные числа, основные числа, характеризуется степень пloidности, экологические и географические особенности 21 вида.

Материал собирался близ Арагацкой высокогорной комплексной биостанции, на привершинном плато южного склона, в окрестностях оз. Кари (3250 м над ур. м.). Предобработка и фиксация в большинстве случаев проводилась в полевых условиях. Подробная методика приводится в предыдущих работах [5—6].

Campanula tridentata Schreb. 96284*. Произрастает на сухих и умеренно влажных местах, один из основных доминантов альпийских ковров. Тип ареала переднеазиатский, условный кавказский эндем. Представители рода *Campanula* характеризуются высокой частотой В-хромосом: *C. cenisia* L., $2n=34+3B$ [41], *C. latifolia* L., $2n=34+3-5B$ [31], *C. oblongifolia* (*C. Koch.*) Charadze $2n=90+2B$ [41], *C. persifolia* L., $2n=16+4B$ [15]. Интересен комплекс *C. rotundifolia* L. с большим числом цитотипов и В-хромосомами: $2n=34$, 51, 68 [37], $2n=34,68+2-4B$, 102 [31], $2n=68+1B$, $72+4B$ [15]. При обсуждении возможностей увеличения числа хромосом у этого рода некоторые авторы [15, 31] считают вероятным участие В-хромосом. Они ссылаются на наблюдавшиеся в роде *Campanula* соединения В-хромосом с отчлененными сегментами набора аутосом, когда В-хромосома превращалась в аутосому. Предполагается, что склеивание хромосом также может играть дополнительную приспособительную роль в эволюции рода как источник генетической изменчивости форм [16]. Наши подсчеты подтверждают хромосомное число $2n=34$, впервые приводимое Гаделлой [31] для *C. tridentata*. Диплоид с высоким основным числом— $x=17^{**}$.

* Номера гербарных листов кариологически изученных экземпляров, хранящихся в гербарии БИН АН АрмССР.

** Основные числа приводятся по сводке Дарлингтона [20].

Campanula aucheri D. C. 96285. Встречается на сухих каменистых местах, часто на скалах. Тип ареала переднеазиатский, ирано-кавказская группа. Нами подтверждается хромосомное число $2n=34$, приводимое Гаделлой [30—32]. Диплоид, $x=17$.

Potentilla gelida C. A. Mey., 96283. Произрастает на сухих каменистых склонах, встречается в олуговевших коврах, по краям осыпей и россыпей. Тип ареала евразийский, аркто-альпийский. В литературе [3] приводятся данные о гексаплоидной хромосомной расе этого вида с $2n=42$, $x=7$ [9, 34, 42]. Гиноше [33] на материале с Гиссарского хребта для *P. gelida* приводит $2n=14$. Нами на г. Арагац также обнаружена диплоидная хромосомная раса— $2n=14$. Если следовать положению Стеббинса [44] о примитивности диплоидов при внутривидовой полиплоидии, то можно предположить, что формирование этого вида проходило в высокогорьях Средней Азии и Кавказа. В дальнейшем при помощи полиплоидии этот вид продвинулся на север.

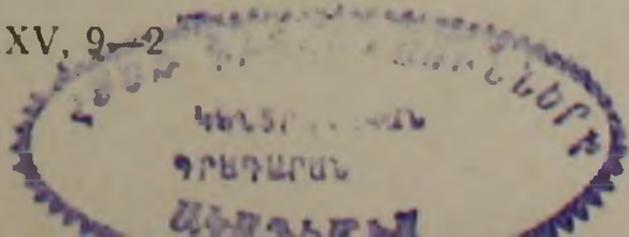
Chamaesciadum acaule (Bieb.) Boiss., 96288. Приурочен к сухим и умеренно влажным местам. Является одним из основных компонентов альпийских ковров. Тип ареала переднеазиатский, ирано-кавказская группа. Кариологически неизученный, мнотипный род с $2n=20$, $x=10$. Хромосомное число для рода приводится впервые.

Carex medwedewii Lesk., 96291. Встречается в основном на слегка увлажненных участках. Тип ареала переднеазиатский, армяно-кавказская группа. Хромосомные числа известны более чем для 400 видов. В роде широко распространена анеуплоидия. Для восьми видов обнаружена внутривидовая полиплоидия [13]. Тишлер [45] в зависимости от числа хромосом у близких видов, родов и семейств делил высшие растения на 4 типа, одним из них были тип *Carex*, у которого близкие виды и даже разновидности имеют различные основные числа. Для изученных нами экземпляров установлено $2n=32$, $x=8$. Тетраплоид. Число хромосом для данного вида приводится впервые.

Cerastium cerastioides (L.) Britt., 96276. Является одним из распространенных компонентов альпийских ковров. Приурочен к сухим и умеренно влажным местам. Тип ареала голарктический, аркто-альпийский. Нами подтверждается хромосомное число $2n=38$, $x=19$, ранее приводимое для этого вида другими авторами [13, 14, 17, 22, 36]. Диплоид с высоким основным числом— $x=19$.

Alchimilla caucasica Buser., 96281. Широко распространенный вид встречается на сухих каменистых участках. Представители рода—полиплоидные апомикты с высокими хромосомными числами. Хромосомное число приводится впервые— $2n=108$. Этот вид имеет самое высокое хромосомное число из всех изученных нами видов альпийского пояса г. Арагац.

Hedysarum armenum Boiss., 96277. Произрастает на каменистых участках вне сомкнутых коврах фитоценозов. Тип ареала армянский горный. Для рода приводится один полиплоидный вид. *H. setigerum* Tusez с $2n=48$ [1]. Из остальных 19 видов 8 имеют $2n=14$, $x=7$, 10 ви-



дов $2n=16$, $x=8$. Можно предположить, что основным видообразовательным фактором данного рода является анеуплоидия и лишь в редких случаях происходит кратное увеличение хромосомных наборов. Хромосомное число для *N. agmenum* приводится впервые— $2n=14$, $x=7$. Диплоид.

Nepeta supina Stev., 96279. Встречается на каменистых осыпях и россыпях, в трещинах скал. Условный кавказский эндем. Хромосомное число приводится впервые— $2n=18$, $x=9$. Диплоид.

Nepeta rechenbachiana Fisch. et C. A. Mey., 96280. Произрастает на скалах и каменистых россыпях. Тип ареала северо-иранский. Хромосомное число приводится впервые— $2n=36$, $x=9$. Тетраплоид.

Pedicularis crassirostris Bunge, 96271. Произрастает на умеренно влажных участках, является компонентом мезофильных ковров. Тип ареала переднеазиатский, условный кавказский эндем. Хромосомное число приводится впервые $2n=16$, $x=8$. Диплоид.

Pedicularis armena Boiss. et Huet., 96275. Произрастает на сухих, рано освобождающихся от снега участках. Тип ареала малоазийско-кавказский. Хромосомное число приводится впервые— $2n=16$, $x=8$. Диплоид.

Colpodium araraticum (Lypsky) Woronow, 96290. Произрастает на сухих и умеренно влажных участках, на лугах и в ковровых фитоценозах. Тип ареала иранский, горный. Число хромосом приводится впервые— $2n=42$, $x=7$. Гексаплоид.

Solidago virgaurea L., var. *alpestris* (Waldst. et Kit, ex Willd, D. C.), 96273. Произрастает на осыпях и россыпях вне сомкнутого фитоценоза. Тип ареала голарктический. Хорошо изученный вид, хромосомное число $2n=18$, $x=9$ [3]. Наши подсчеты подтверждают данные других авторов [3]. Диплоид.

Carum caucasicum Boiss., 96274. Произрастает главным образом на влажных участках, один из основных компонентов альпийских мезофильных ковров. Тип ареала переднеазиатский, армяно-иранская группа. Хромосомное число впервые установлено А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой [10], $2n=20-24$. Изученные нами арагацкие экземпляры в диплоидном наборе имели 22 хромосомы, $x=11$. Диплоид.

Thymus gariflorus C. Koch., 96278. Приурочен к каменистым осыпям и россыпям. Тип ареала переднеазиатский, ирано-кавказская группа. Хромосомное число приводится впервые— $2n=24$, $x=6$. Тетраплоид.

Ziziphora gaddei Juz., 96289. Встречается на крупно-каменистых склонах отдельными экземплярами. Тип ареала армянский горный. Кариологически малоизученный род. Известны хромосомные числа у двух видов *Z. capitata* L., *Z. persica* Bunge, $2n=16$ [3]. Нами приводится хромосомное число для третьего вида *Z. gaddei*— $2n=18$, $x=9$. Диплоид.

Zerna adjarica (S. et L.) Nevski, 96282. Произрастает на сухих местах, каменистых осыпях и россыпях. Условный кавказский эндем. Хромосомное число известно только для одного представителя рода—

Z. inermis (Leyss.) Lindl., $2n=56$ [39]. Хромосомное число для *Z. adjarica* приводится впервые— $2n=42$, $x=7$. Гексаплоид.

Sibbaldia semiglabra C. A. Mey., 96272. Произрастает на умеренно влажных пологих участках, один из основных компонентов мезофильных альпийских ковров, местами образует сплошной покров. Тип ареала переднеазиатский. Хромосомное число приводится впервые— $2n=14$, $x=7$. Диплоид.



Микрофотографии хромосомных наборов некоторых видов флоры горного массива Арагац:

- Рис. 1. *Alchimilla caucasica* Buser, $2n=108$. Рис. 2. *Solidago virgaurea* C., var. *alpestris* (Waldst. et Kit ex Wild. D. C.), $2n=18$.
 Рис. 3. *Nepeta reichenbachiana* Fisch. et C. A. Mey., $2n=36$.
 Рис. 4. *Nepeta supina* Stev., $2n=18$. Рис. 5. *Campanula aucheri* D. C., $2n=34$.
 Рис. 6. *Campanula tridentata* Schreb., $2n=34$. Рис. 7. *Chamaescladum acaule* (Bieb.) Boiss., $2n=20$. Рис. 8. *Ziziphora raddei* Juz., $2n=18$.

Pulsatilla albana (Stev.) Bercht et Presl., 96286. Встречается на каменистых участках, сухих солнечных склонах. Тип ареала малоазийский горный. Хромосомное число установил Лангле [38], $2n=16$, $x=8$.

Наши подсчеты подтверждают вышеуказанное хромосомное число. Диплоид.

Alopecurus armenus (С. Koch) Grossh., 96287. Произрастает на сухих солнечных склонах среди крупных камней. Тип ареала переднеазиатский горный. Хромосомное число приводится впервые— $2n=42$, $x=7$. Гексаплоид.

Таким образом, из 21 изученного нами вида, для 13 число хромосом приводится впервые. Из общего числа изученных видов только семь оказались полиплоидами разной степени пloidности. Это, в основном, представители сем. Poaceae: *Alopecurus armenus* $2n=42$, *Zerna adjarica* $2n=42$, *Colpodium araraticum* $2n=42$. Остальные четыре полиплоида из разных семейств: *Carex medwedewii* $2n=32$, *Alchimilla caucasica* $2n=108$, *Nepeta rechenbachiana* $2n=36$, *Thymus rariflorus* $2n=24$.

Из двух исследованных нами видов р. *Nepeta* один оказался диплоидом (*N. supina* $2n=18$), другой тетраплоидом (*N. rechenbachiana* $2n=36$). Оба вида часто встречаются вместе, в одинаковых экологических условиях, однако *N. supina* распространен гораздо шире.

Нами впервые приводится число хромосом для монотипного рода *Chamaesciadum* (*Ch. acaule*, $2n=20$), который широко распространен в верхнеальпийском поясе массива г. Арагац и является одним из доминантов альпийских ковров.

Среди основных эдификаторов установлено 5 видов с высокими основными числами: *Cerastium gerastioides* $x=19$, *Campanula tridentata* $x=17$, *C. aucheri* $x=17$, *Carum caucasicum* $x=11$, *Chamaesciadum acaule* $x=10$. Эти виды, как правило, обладают довольно высокой жизненностью и приспособляемостью к условиям внешней среды, более высокой конкурентоспособностью. По-видимому, это большей частью амфидиплоиды. Виды с высокими основными числами широко распространены в природе. Примером может служить род *Campanula*, из 238 цитологически изученных видов которого более половины 136 (119 видов с $2n=34$ и 17 с $2n=68$) имеют основное число 17 [3].

Основные эдификаторы сообществ верхней части альпийского пояса массива г. Арагац представлены как диплоидными видами: *Campanula tridentata* $2n=34$, $x=17$; *Pedicularis crassirostris* $2n=16$, $x=8$; *Carum caucasicum* $2n=22$, $x=11$, *Taraxacum crepidiforme* $2n=16$, $x=8$ [6]; *Chamaesciadum acaule* $2n=20$, $x=10$; *Sibbaldia parviflora* $2n=14$, $x=7$ [7]; *S. semiglabra* $2n=14$, $x=7$; *Nepeta supina* $2n=16$, $x=8$, *Hedysarum armenum* $2n=16$, $x=8$, так и полиплоидными: *Koeleria caucasica* $2n=28$, $x=8$ [6]; *Veronica gentianoides* $2n=48$, $x=8$ [7]; *Myosotis alpestris* $2n=24$, $x=7$ [6]; *Trifolium ambiguum* $2n=48$, $x=8$ [6]; *Gnaphalium supinum* $2n=28$, $x=8$ [6].

Таким образом, карнологическое изучение основных эдификаторов сомкнутых и открытых фитоценозов показало, что в суровых условиях существования (3250 м над ур. м.) произрастает достаточно большое число диплоидных видов эдификаторов сообществ, что не согласуется с широко распространенным положением о том, что полиплоидия являет-

ся реакцией организма на неблагоприятные условия среды, так как влияние полиплоидизации в первую очередь сказалось бы на видах, имеющих преобладающее значение в сообществах.

Институт ботаники
АН АрмССР

Поступило 17.XI 1972 г.

Ա. Խ. ՊՈՂՈՍՅԱՆ, Ս. Գ. ՆԱՐԻՆՅԱՆ, Վ. Ե. ՈՍԿԱՆՅԱՆ

ԱՐԱԳԱՄ ԼԵՌԱՆ ԱԼՊՅԱՆ ԳՈՏՈՒ ՎԵՐԻՆ ՄԱՍԻ ԲՈՒՍԱԿԱՆ
ՀԱՄԱԿԵՅՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ԷԴԻՖԻԿԱՏՈՐՆԵՐԻ ԿԱՐԻՈԱՇԵԱՐՀԱԳՐԱԿԱՆ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ներկայումս տաքսոնների և ֆլորիստիկական կոմպլեքսների կարիոտիպիկական ուսումնասիրությունների արդյունքները լայնորեն կիրառվում են ֆլորայի ծագման, էվոլյուցիայի և ֆիտոգենետիկական հարաբերությունների պարզաբանման համար:

Ուսումնասիրվել են գորգային համակեցությունների, ինչպես նաև բարացրոնների բաց համակեցությունների գերակշռող բուսատեսակների (էդիֆիկատորների) քրոմոսոմների թիվը:

Ուսումնասիրված տեսակներից 15-ը դիպլոիդներ են՝ *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Chamaescidium acaule*, *Cerastium Cerastioides* և այլն:

6-ը պոլիպլոիդներ՝ *Carex medwedewii*, *Nepeta rechenbachiana*, *Colpodium araraticum*, *Thymus rariflorus*, *Zerna adjarica*, *Alopecurus armenus*.

Այս ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ ալպյան գոտու կլիմայական խիստ պայմաններում էդիֆիկատոր հանդիսացող բուսատեսակների զգալի մասը դիպլոիդներ են, սակայն իշխում է այն կարծիքը, որ գոյություն դաժան պայմաններում աճում են հիմնականում պոլիպլոիդներ, որը չի հաստատվում բերված տվյալներով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гатцук Л. Е. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 3, 1967.
2. Мюнтцинг А. Генетические исследования, М., 1963.
3. Хромосомные числа цветковых растений, Л., 1969.
4. Петрова О. А. Ботанический журнал СССР, 50, 7, 1965.
5. Погосян А. И. Изв. АН АрмССР, XVIII, биол. науки, 7, 1965.
6. Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. Биологический журнал Армении, XXII, 10, 1969.
7. Погосян, А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. Биологический журнал Армении, XXIII, 7, 1970.
8. Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. Биологический журнал Армении, XXIV, 11, 1971.
9. Поповъ А. Списание на Земедъл. опитни инст. в България, 9, 3, 1939.
10. Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Уч. зап. Пед. ин-та им. Герцена, 66, 1948.
11. Соколовская А. П., Стрелкова О. С. В сб. Полиплоидия у растений. М.—Л., 1962.

12. Соколовская А. П. В сб. Полиплоидия и селекция. М.—Л., 1965.
13. Blakburn K. B., Morton J. K. Britain and Portugal New. Phytol., 53, 3, 1937.
14. Böcher T. W., Larsen K. Meddel Grönland, 147, 6, 1950.
15. Böcher T. W. Svensk. Bot. Tidskr., 58, 1, 1964.
16. Böcher T. W. Bot. notiser, 2, 1963.
17. Britt O. E. New. Phitol., 54, 2, 1955.
18. Contandriopulos M. Rew. gen. bot., 71, 845, 1964.
19. Contandriopulos M. Soc. biogeogr., 41, 356—358, 1964
20. Darlington C. D., Wylie A. P. Chromosome atlas of Flowering Plants, London, 1955.
21. Ehrendorfer F. Rev. cytol. et biol. veget., 25, 3—4, 1962.
22. Favarger C., Sollner K. Ber. Schweiz., Bot. Ces. 59, 1949.
23. Favarger C. Soc. neuchat. sci. nat., 76, 1953.
24. Favarger C. Rev. cytol. et biol. veget., 3—4, 1962.
25. Favarger C. Planta med., 11, 3, 1963.
26. Favarger C. Compt. rend. Soc. biogeogr., 41, 356—358, 1964.
27. Favarger C. Ber. Dtsch. bot. Ges., 77, 1964.
28. Favarger C. Soc. neuchat. sci. nat., 88, 1965.
29. Favarger C. Biol. Rens Cambridge Philos. soc., 42, 2, 1967.
30. Gadella T. W. K. Acad. Wetenschap. Amsterdam Proc. ser. C, 66, 1963.
31. Gadella T. W. Wentia, 11, 1964.
32. Gadella T. W. K. Acad. Wetenschap. Amsterdam Proc. ser. C, 69, 4, 1966.
33. Guinochet M. C. r. Acad. sci.. D267, 2, 1968,
34. Gustavson A. Acta Univ. Lindensis, Avd., 2, 43, 12, 1947.
35. Jörgansen et all. K. Danske Videnskab, Selskab. Biol. Skrift., 9, 4, 1958.
36. Jones K. Taxon, v. 19 (20), 1970
37. Kovanda M. Perselia, 38, M., 1966.
38. Langlet O. E. J. Svensk. Bot. Tidskr., 21, 1, 1927.
39. Löve A., Löve D. Acta Horti Goethoburgensis, 20, 4, 1956.
40. Löve A., Löve D. Univ. of Colorado studies, ser. Biol., 24, 1966.
41. Podlech D., Damboldt J. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 76, 9, 1963.
42. Shimontomal S. Bot. Mag., (Tokyo), 44, 525, 1930.
43. Skalinska M. Acta biol. cracov., 6, 2, 1964.
44. Stebbins G. Variation and evolution in plants. New Jork, 1950.
45. Tischler G. Biol. Zbl., 48, 1928.