

А. Л. АЧОЯН

**СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ *HYACINTHELLA ATROPATANA*, *PUSCHKINIA SCILLOIDES*, *BRIMEURA AMETHYSTINA*, *CHIONODOXA LUCILIAE*, *HYACINTHOIDES HISPANICA* И НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SCILLA***

Изучено анатомическое строение листьев 7 видов рода *Scilla*, произрастающих на территории Армении. Для сравнения изучены также листья *Scilla litardierei*, *Hyacinthella atropatana*, *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Chionodoxa luciliae* и *Hyacinthoides hispanica*. Результаты показали, что структура листьев изученных видов отличается друг от друга, что может быть использовано для целей систематики.

*Scilla*, *Hyacinthella*, *Puschkinia*, *Brimeura*, *Chionodoxa*, *Hyacinthoides*, структура листа

**Աչոյան Ա. Լ. *Hyacinthella atropatana*, *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Chionodoxa luciliae*, *Hyacinthoides hispanica* և *Scilla* ցեղի որոշ տեսակների տերևների համեմատական-անատոմիական ուսումնասիրություն:** Հետազոտվել է *Scilla* ցեղի Հայաստանում աճող 7 տեսակների անատոմիական կառուցվածքը: Համեմատության համար ուսումնասիրվել են նաև *Scilla litardierei*, *Hyacinthella atropatana*, *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Chionodoxa luciliae* և *Hyacinthoides hispanica* տեսակների տերևները: Արդյունքներից երևում է, որ հետազոտված տեսակների տերևները տարբերվում են միմյանցից իրենց կառուցվածքով, ինչը կարող է կիրառվել կարգաբանության նպատակով:

*Scilla*, *Hyacinthella*, *Puschkinia*, *Brimeura*, *Chionodoxa*, *Hyacinthoides*, տերևի անատոմիա

**Achayan A. Comparative leaf anatomy of *Hyacinthella atropatana*, *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Chionodoxa luciliae*, *Hyacinthoides hispanica* and some *Scilla* species.** The leaves anatomical structure of the 7 species *Scilla*, growing in Armenia are investigated. For comparative purpose are studied the leaves of *Scilla litardierei*, *Hyacinthella atropatana*, *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Chionodoxa luciliae*, *Hyacinthoides hispanica* too. The results show, that the leaves structure of species differs, and these differences can be used for systematic purposes.

*Scilla*, *Hyacinthella*, *Puschkinia*, *Brimeura*, *Chionodoxa*, *Hyacinthoides*, leaf anatomy

Близкие роды *Scilla* L., *Hyacinthella* Schur, *Puschkinia* Adams, *Chionodoxa* Boiss., *Brimeura* Salisb. и *Hyacinthoides* Heist. ex Fabr. включены в состав семейства *Hyacinthaceae* (Huber, 1969; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997; Оганезова, 1989, 2008; Таманян, 2001; Мордак, 2006).

Из этих родов в Армении произрастают только виды родов *Scilla*, *Puschkinia* и *Hyacinthella*. По Таманян (2001) в Армении род *Scilla* представлен 8 видами: *S. rosenii* K. Koch, *S. mischtschenkoana*

Grossh., *S. hohenackeri* Fisch. & C. A. Mey., *S. winogradowii* Sosn., *S. monanthos* K. Koch, *S. armena* Grossh., *S. siberica* Haw., *S. caucasica* Misch. Виды *S. rosenii* и *S. mischtschenkoana* включены в оба издания Красной книги Армении (Габриэлян и др., 1990; Таманян, 2010).

Единственный вид рода *Hyacinthella* – *H. atropatana* (Grossh.) Mordak & Zakhar., первоначально описанный А. А. Гроссгеймом как *Scilla atropatana* Grossh. (Гроссгейм, 1935), также включен в оба издания Красной книги Армении. Он встречается только в Дарелегисском и Мегринском флористических районах Армении.

Род *Puschkinia* в Армении также представлен единственным видом: *P. scilloides* Adams (Гроссгейм, 1940; Таманян, 2001). В отличии от *H. atropatana* этот вид имеет широкое распространение – обычен для всех флористических районов республики.

В научной литературе оспаривается самостоятельность видов *Scilla siberica*, *S. armena*, *S. caucasica*, *S. monanthos* и *S. winogradowii*, а также систематическое положение *Hyacinthella atropatana*. Виды *S. siberica*, *S. armena*, *S. caucasica* морфологически близки и разными авторами интерпретируются по-разному. А. А. Гроссгейм (1927, 1935, 1940), Г. Ф. Ахундов (1952), Таманян (2001) признают самостоятельность всех трех видов. Е. В. Мордак (1970, 1971) вначале переводит виды *S. armena* и *S. caucasica* в ранг подвидов *S. siberica*, однако позже (2006) возвращает им статус самостоятельных видов. Близкими видами являются также *S. monanthos* и *S. winogradowii*, которые И. П. Манденова (1941) считает самостоятельными, тогда как Мордак (2006) и R. Govaerts (<http://apps.kew.org/wcsp/>) относят *S. winogradowii* в синонимы *S. monanthos*.

Таксономическое положение видов *S. mischtschenkoana* и *S. rosenii* никем не оспаривается. Они хорошо отличаются друг от друга и от остальных изученных видов.

Произрастание вида *S. hohenackeri* на территории Армении сомнительно, поскольку, несмотря на указание Таманян (2001), что ею найден вид «восточнее города Мегри, в окрестностях села Шванидзор в дубовом лесу» (258 с.), гербарный материал по этому виду в ERE, ERCB, LE отсутствует.

*H. atropatana* ( $\equiv$  *Scilla atropatana*) вместе с *S. autumnalis* по Гроссгейму (1935) составляют секцию *Prospero* (Baker) Grossh. Кариологические исследования, проведенные К. Persson и Р. Wendelbo (1981, 1982) выявили, что по кариотипу этот вид отличается от других представителей рода *Scilla*, он ближе к некоторым видам рода *Hyacinthella*. Подобное сходство было обнаружено также при изучении строения лукович выше-

указанных таксонов (Мордак и др., 1989). Основываясь на результатах этих исследований, многие авторы рассматривают данный вид в составе рода *Hyacinthella* (Таманян, 2001; Мордак, 2006). Однако стоит отметить, что наличием свободных сегментов околоцветника, а также особенностями структуры семян этот таксон ближе к представителям рода *Scilla* (Оганезова, 2008). По данным Оганезовой есть смысл сравнить его с родом *Arawia*, описанным из Ирана. Таксономическое положение *H. atropatana* ( $\equiv$  *S. atropatana*) продолжает оставаться поводом для дискуссии.

С целью получения дополнительных данных для решения проблем спорных таксонов предпринято изучение строения листьев *Hyacinthella atropatana*, *Scilla siberica*, *S. armena*, *S. caucasica*, *S. monanthos*, *S. winogradowii*, *S. mischtschenkoana*, *S. rosenii*, *S. litardierei*. С целью выявления структурных отличий характерных для листьев родов гиацинтовых изучены также виды *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Chionodoxa luciliae*, *Hyacinthoides hispanica*.

Мордак (1970) изучила 17 видов рода *Scilla*, произрастающих на территории бывшего СССР. По ее данным, у мезофильных видов рода клетки внутренних слоев паренхимы листа лишены хлорофилла и рано облитерируются. В результате все внутреннее пространство листа оказывается занятым полостями со слизями, чередующимися с проводящими пучками. Обкладка пучков из бедных хлорофиллом клеток образует перемишки между верхним и нижним слоями ассимиляционной ткани. Для *Hyacinthella atropatana* автор отмечает наличие признаков ксероморфизма: клетки ассимиляционной ткани данного вида плотно прилегают друг к другу, они удлиненные, прямоугольные и расположены в 3–4 ряда, полости более четко выражены, а нижняя поверхность листа складчатая. По мнению Мордак (1970), *Scilla siberica*, *S. monanthos*, *S. winogradowii*, *S. mischtschenkoana* и *S. rosenii* почти не имеют различий в анатомическом строении листьев, а *S. siberica*, *S. armena*, *S. caucasica* совершенно не отличимы по этому признаку.

Одной из работ, где также приводятся сведения по анатомическому строению листа, является монография F. Speta (1979). В списке изученных им видов *Scilla* отсутствует *S. atropatana* ( $\equiv$  *H. atropatana*). Автор приводит лишь схематические рисунки строения листьев изученных видов, что не дает достаточной информации для их использования в целях систематики.

В работе N. Kandemir & al. (2016) приводятся данные по *S. siberica* subsp. *armena* (Grossh.) Mordak, согласно которым листья этого вида изолатерального типа, клетки обеих эпидерм квадратной формы с множеством волосков и с толстой кутикулой. Устьица

аномоцитного типа, на адаксиальной эпидерме они более крупные и в меньшем количестве, чем на абаксиальной эпидерме, где их намного больше. Наблюдается наличие 2 слоев палисадной ткани под обеими эпидермами. Губчатая паренхима состоит от 5 до 7 слоев крупных клеток с незначительным количеством хлоропласта. В проводящих пучках со стороны флоэмы наблюдается наличие склеренхимы. Обкладка проводящих пучков состоит из 1 слоя тонкостенных паренхимных клеток. В мезофилле листа обнаружено множество рафидов и полостей.

Щепилова О. Н. и др. (2017) изучили анатомическое строение цветоносов и листьев *Scilla siberica*. Согласно полученным данным лист данного вида амфистоматического типа. Форма поперечного разреза листа выпуклая снаружи и сильно вогнутая во внутренней части. Все проводящие пучки (17–18) одного размера. Эпидермальные клетки адаксиальной поверхности значительно крупнее эпидермальных клеток абаксиальной поверхности листа. Под эпидермой сверху и снизу по одному слою крупных клеток с утолщенными латеральными стенками и по одному слою мелких овальных клеток с хлоропластами, плотно прилегающими друг к другу. В середине 3–4 ряда паренхимных клеток с крупными межклетниками. Проводящие пучки с 7–8 сосудами ксилемы, расположенными в два ряда. Склеренхимные обкладки преимущественно со стороны ксилемы. В мезофилле встречаются рафиды.

В работе A. H. Lynch & al. (2006) описано строение листьев многих представителей семейства *Hyacinthaceae*, в том числе и *Puschkinia scilloides*. По их данным эпидерма листа *P. scilloides* лишена волосков и кристаллов воска, палисадная ткань отсутствует. Проводящие пучки расположены в 2 ряда: в средней части листа – более крупные пучки, ближе к абаксиальной поверхности листа – более мелкие. Между проводящими пучками располагаются крупные полости. В клетках изученных видов *Hyacinthoides*, *Scilla* и *P. scilloides* обнаружены друзы и слизь.

Л. Л. Седельникова (2014) изучала анатомическое строение эпидермы листа некоторых представителей семейства *Hyacinthaceae*, в том числе *Brimeura amethystina*. По ее данным устьица данного вида биперигенного типа. Устьичные щели с обеих сторон листа крупные, что повышает транспирационную способность листа в различных условиях выращивания.

H. Yildirim & al. (2017), ориентируясь на работы APG III (2009), включают виды рода *Chionodoxa* в состав рода *Scilla*. В своей работе они сравнивали структуру корней, цветоносов и листьев *Scilla bifolia* и видов *Scilla* из секции *Chionodoxa*, произрастающих на территории Турции. Согласно приведенным

данным у *S. luciliae* ( $\equiv$  *Chionodoxa luciliae*) кутикула абаксиальной поверхности листа более утолщенная, по сравнению с кутикулой адаксиальной поверхности, мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. В мезофилле обнаружена аэренхимная ткань. Рафиды отсутствуют.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для вышеперечисленных видов изучен гербарный материал (ERE и LE), живой материал, собранный как в природе, так и из коллекций бот. сада Института ботаники НАН РА и бот. сада им. Петра Великого БИН им. В. Л. Комарова РАН.

***Scilla siberica* Haw.:** коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван; коллекция бот. сада им. Петра Великого БИН им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург; УССР, обл. Ворошиловградская, Брянковский р-н, окр. пос. Замковка в байрачном лесу. 01.06.1972 г. А. Дерипова (LE); УССР Донецкая обл., Володарский р-н, заповедник «Каменная могила», степь целинная с выходами гранита, под кустарниками. 21.04.1976 г. Е. Мордак (LE № 1374); ***Scilla caucasica* Miscz.:** Армения, обл. Сюник, к западу от с. Шурнуха, в редколесье. 10.03.2016 г. А. Ачоян, И. Габриелян, М. Саркисян, А. Элбакян; коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван; Армения, обл. Сюник, по дороге от с. Воротана к Шурнуху, травянистые склоны. 10.03.2016 г. А. Ачоян, И. Габриелян, М. Саркисян, А. Элбакян; Армения, обл. Сюник, по дороге Чакатен–Капан, редколесье. 12.03.2016 г. А. Ачоян, И. Габриелян, М. Саркисян, А. Элбакян. ***Scilla armena* Grossh.:** Армения, Туманянский р-н, с. Дсех, по краю ущелья р. Дебет, зап. склон. 27.03.1989 г. А. Нерсисян; Армения, обл. Арагацотн, гора Арагац, южный склон, субальпийские луга. 12.06.2016 г. А. Ачоян; Армения, г. Арагац, юж. макросклон, 2800–2900 м над у. м., верхнеальпийский луг. 24.06.1969 г. Ахвердов, ERE 121284; Армения, Аштаракский р-н, Нор-Амберт. 29.04.1971 г. Я. Мулкиджанян, В. Аветисян, В. Манакян, ERE 100749; гора Арагац, Нор-Амберд, выше лесной зоны, 2400 м над у. м. 09.05.1962 г. Я. Мулкиджанян, ERE 86054. ***Scilla monanthos* K. Koch:** коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА; Армения, обл. Вайоц Дзор, между селами Чива и Арени, близ дороги, среди кустарников. 26.03.2016 г. А. Ачоян; Армения, Азизбековский р-н, можжевельное редколесье по левому борту ущелья р. Терп, у места слияния с Арпой. 13.04.1974 г. В. Аветисян, В. Манакян, А. Погосян, Л. Мнацаканян, А. Сардарян, О. Никищенко, ERE 113837; Армения, Ехегнадзорский р-н, окр. с. Арени, северные склоны г. Чоркар, можжевельное редколесье,

1300–1800 м над у. м. 10.04.1973 г. В. А. Манакян, ERE 112718; ***Scilla winogradowii* Sosn.:** Армения, Урцский хребет, окр. с. Суренаван 21.04.1985 г. К. Таманян, ERE 148727; Армения, обл. Вайоц дзор, по соседству монастырского комплекса Нораванк. 26.03.2016 г. А. Ачоян; Армения, обл. Арарат, не доезжая села Зангакатун. Джохки дзор, 1614 м над у. м. 26.03.2016 г. А. Ачоян; Армения, обл. Арарат, по дороге с. Тиграшшен-Урцаландж, травянистые склоны. 26.03.2017 г. А. Ачоян. ***Scilla mischtschenkoana* Grossh.:** коллекция бот. сада института Ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван; Армения, обл. Сюник, Легваз, на перекрестке дороги, среди трещин скал, 866 м над у. м. 16.03.2016 г. А. Ачоян, И. Габриелян, М. Саркисян, А. Элбакян; коллекция бот. сада им. Петра Великого БИН им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург. ***Scilla rosenii* K. Koch:** Армения, р-н им. Камо, отрог Гегамского хребта, в окр. с. Башкенд. 01.06.1969 г. Е. Gabrielian, ERE 109830; Armenia, Sevan lake, Gegham mountain, ridge, riv. Gegharkuni-djur, subalpine meadow. 11.06.1969 г. Е. Gabrielian, ERE 109828; Армения, Амасийский р-н, яйла с. Гюлиджа, заболоченный распадок, 2350 м. 08.07.1978 г. Файвуш, ERE 122888; коллекция БИН им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург. ***Hyacinthella atropatana* (Grossh.) Mordak & Zakhar.:** Армения, обл. Сюник, окрестность Хрнадзора, шибляковые склоны. 15.03.2016 г. А. Ачоян, М. Саркисян, И. Габриелян, А. Элбакян. ***Puschkinia scilloides* Adams:** Армения, Кафанский р-н, выше села Вачаган, на склонах горы Хуступ. В суховатых лесах. 21.04.1945 г. Г. Ярошенко, А. Ахвердов, ERE 31291; Армения, окр. монастыря Гехарт, левый берег реки Азат, 1600 м. 19.04.1950 г. Ахвердов, Мирзоева, Гамбарян, Погосян, ERE 121237; Армения, обл. Гегаркуник, в окр. села Цовагюх, близ дороги, в кустарниках. 26.04.2016 г. А. Ачоян; Армения, обл. Сюник, окр. Шикахоха, 1320 м над у. м. 06.04.2006 г. А. Ачоян. ***Scilla litardierei* Breistr.:** коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван. ***Brimeura amethystina* (L.) Chouard:** коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван. ***Chionodoxa luciliae* Boiss.:** коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван. ***Hyacinthoides hispanica* (Mill.) Rothm.:** коллекция бот. сада Института ботаники им. А. Л. Тахтаджяна НАН РА, Ереван.

Свежий материал по изученным видам был зафиксирован в 70% растворе этилового спирта, гербарный материал выдерживался в тройном растворе (равные соотношения воды, глицерина и этилового спирта). Срезы сделаны безопасной бритвой от руки. Препараты окрашивались метиленовым синим. Постоянные препараты заключались в глицерин-желатин. Использовался световой микроскоп OLYMPUS CX 31. Фотографии сделаны с помощью светового микроскопа MEDISAR.

## РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ

Некоторые признаки строения листа свойственны всем изученным видам. Лист амфистоматный – устьица на обеих эпидермах расположены рядами параллельными продольной оси листа. В основном они одиночные, тип устьиц аномоцитный. Эпидермальные клетки на поперечном срезе почти изодиаметрические, с утолщением наружной клеточной стенки и тонкой кутикулой. У всех видов по краю листа отмечено значительное утолщение наружной клеточной стенки обеих эпидерм по сравнению с эпидермой остальной поверхности листа. В результате край листа у разных видов в разной степени заострен. Наружная клеточная стенка абаксиальной эпидермы листа в области средней жилки значительно утолщается. Проводящие пучки коллатеральные, окруженные 1-2 слоями бедных хлорофиллом паренхимных клеток. Рафиды и стилоиды есть в идиобластах всех изученных видов, длина рафидов колеблется в пределах от 40-160 мкм. Механическая ткань не обнаружена ни у одного изученного вида.

В ходе исследования, в структуре листьев отдельных видов выявлены некоторые особенности.

У всех изученных видов кроме *Puschkinia scilloides* и *Scilla rosenii* эпидерма адаксиальной поверхности листа по сравнению с эпидермой абаксиальной поверхности более мелкоклеточная, с более утолщенной наружной клеточной стенкой. У *P. scilloides* и *S. rosenii* же наоборот, более утолщены клеточные стенки эпидермы абаксиальной поверхности, что связано с особенностью их ориентации относительно солнца. *Scilla armena*, *Hyacinthella atropatana* и *Puschkinia scilloides* имеют субэпидермально расположенную невысокую палисадную ткань. У остальных видов развита только губчатая ткань. У *Puschkinia scilloides* 2-3- слойная палисадная ткань развита лишь на абаксиальной поверхности листа. Ближе к краю листа на его адаксиальной поверхности отмечены отдельные клетки палисадной фор-

мы, которые не образуют сплошного слоя. У *Scilla armena* и *Hyacinthella atropatana* однослойная палисадная ткань развита под обеими эпидермами.

Хлорофиллсодержащие клетки губчатой паренхимы у всех видов равномерно распределены между адаксиальной и абаксиальной поверхностями листа и представлены 4-6 слоями. Проводящие пучки *Puschkinia scilloides* также, как это описано у Lynch & al. (2006) расположены в 2 ряда. Ближе к средней части мезофилла находятся более крупные проводящие пучки. Второй ряд пучков расположен чуть ниже, ближе к абаксиальной поверхности листа и составлен из более мелких пучков (Рис. 2, Б)\*. У всех остальных изученных видов проводящие пучки расположены в 1 ряд. Количество проводящих пучков у изученных видов колеблется в пределах от 14-30 (Табл. 1).

Из Табл. 1 видно, что у изученных видов *Scilla* и *Puschkinia scilloides* проводящих пучков больше, чем у *Hyacinthella atropatana*. Вероятно это связано с размерами листовой пластинки последней, которая намного уже, чем у других изученных видов.

У всех видов, кроме *Brimeura amethystina* и *Hyacinthoides hispanica* межпучковое пространство занято лизогенными полостями, которые образовались вследствие облитерирования бесхлорофильных клеток мезофилла. У *Brimeura amethystina* и *Hyacinthoides hispanica* межпучковые пространства заняты 6-7-слойными бесхлорофильными паренхимными клетками (Рис. 2, А)\*.

*Scilla litardierei* выделяется из всех изученных видов *Scilla* краем листа – он сформирован 2 слоями эпидермальных клеток и значительно вытянут (Рис.1, Б)\*.

Изучение строения листа *Chionodoxa luciliae*, показало, что в мезофилле данного вида палисадная ткань отсутствует, что противоречит данным, полученным Yildirim H. & al. (2017), согласно которым мезофилл листа данного вида дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. Межпучковые пространства листа данного вида, как и у большинства из изученных нами видов, заняты полостями со слизью.

Таблица 1.

Вид	Количество проводящих пучков в листе
<i>Scilla siberica</i>	23(25)27
<i>Scilla caucasica</i>	20(23)26
<i>Scilla armena</i>	26(27)30
<i>Scilla monanthos</i>	15(18)23

\* Смотри цветную вкладку

<i>Scilla winogradowii</i>	16(18)21
<i>Scilla mischtschenkoana</i>	14(21)25
<i>Scilla rosenii</i>	19(23)25
<i>Scilla litardierei</i>	24
<i>Hyacinthella atropatana</i>	8(11)12
<i>Puschkinia scilloides</i>	26(28)30
<i>Chionodoxa luciliae</i>	17
<i>Hyacinthoides hispanica</i>	24
<i>Brimeura amethystina</i>	14

Результаты настоящей работы выявили, что дискуссионный вид *Hyacinthella atropatana* по строению листа отличается от всех изученных видов, и в частности от видов рода *Scilla* (Рис. 2, Г)\*. Спорные виды *Scilla* из группы *S. siberica* (*S. siberica*, *S. armena*, *S. caucasica*), произрастающие на территории Армении, по строению листа почти однообразной структуры, исключение составляют образцы *S. armena*, собранные с горы Арагац. В структуре листа этих образцов наблюдается наличие палисадной ткани (Рис. 2, В)\*. Интересно, что они отличаются от образцов этого вида из других местообитаний Армении морфологически (окраской околоцветника и тычиночных нитей, размерами и формой завязи и ее столбика, числом семязачатков (Ачоян, неопубликованные данные), кариологически ( $2n=30$ ) (Погосян, 1974; Погосян и др., 1974). У образцов определенных как *S. armena* из других местообитаний,  $2n=14$  (Захарьева, 1986; Захарьева, Макушенко, 1969)). Природа этих отличий не совсем понятна. Учитывая, что данные структур цветоносов и листьев образцов *Scilla siberica* и *Chionodoxa luciliae* (Щепилова и др., 2017; Yildirim & al., 2017) отличаются от данных, полученных нами от изучения образцов этих же видов, можно предположить, что это или результат их полиморфизма, или проявление процесса видообразования. С другой стороны, незначительные отличия в структуре листа *S. siberica*, *S. armena* (кроме образцов с г. Арагац), *S. caucasica* вероятно можно считать еще одним аргументом в пользу идеи анцестральной природы *S. siberica* для *S. caucasica* и *S. armena* (кроме образцов с г. Арагац). По строению листа *Chionodoxa luciliae* близка к видам рода *Scilla*, произрастающих на территории Армении и возможно ее включение в состав рода *Scilla* имеет основание (Yildirim & al., 2017). *Puschkinia scilloides*, *Brimeura amethystina*, *Hyacinthoides hispanica* по структуре листа хорошо отличимы друг от друга и от остальных изученных видов.

\* Смотри цветную вкладку

## ЛИТЕРАТУРА

- Ахундов Г. Ф. 1952. Род *Scilla* L. // А. А. Гроссгейм (ред.). Флора Азербайджана, 2: 171-175.
- Габриэлян Э. Ц., Аветисян В. Е., Барсебян А. М., Гандилян П. А., Таманян К. Г., Файвуш Г. М., 1990. Красная книга АрмССР. Исчезающие и редкие виды растений. Ереван: 158-160 с.
- Гроссгейм А. А. 1927. Пролески Кавказа // Вестник Тифлисского бот. сада, 2, 3:180-201.
- Гроссгейм А. А. 1935. Род *Scilla* L. // В. Л. Комаров (ред.). Флора СССР, 4: 369-379.
- Гроссгейм А. А. 1940. Род *Scilla* L. // Флора Кавказа, 2:154-160.
- Захарьева О. И. 1986. Кариотипы некоторых высокогорных растений // Сб. «Растительный покров высокогорий», Ленинград: 20-29.
- Захарьева О. И., Макушенко Л. М. 1969. Хромосомные числа однодольных растений из семейств *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae* и *Araceae* // Бот. журнал, 54, 8: 1213-1228.
- Манденова И. П. 1941. Род *Scilla* L. // А. К. Макашвили, Д. И. Сосновский (ред.). Флора Грузии, 2: 495-500 (на груз. яз.).
- Мордак Е. В. 1970. Пролески Советского Союза. I. Морфолого-анатомические признаки и их таксономическое значение // Бот. журн., 55, 9: 1247-1259.
- Мордак Е. В. 1971. Виды *Scilla* Советского Союза. II. Систематика и география // Бот. журн., 56, 10: 1444-1458.
- Мордак Е. В. 2006. Роды *Scilla* L., *Hyacinthella* Schur // А. Л. Тахтаджян (ред.) Конспект флоры Кавказа, 2: 125-131.
- Мордак Е. В., Захарьева О. И., Баранова М. В. 1989. О виде *Scilla atropatana* Grossh. (*Hyacinthaceae*) и его родовой принадлежности // Новости систематики высших растений, 26: 39-46.
- Оганезова Г. Г. 1989. Структура семени и система ли-

- лейных. Автореф. дисс. ....докт. биол. наук. Ереван. 40 с.
- Оганезова Г. Г. 2008. Структура семени и система лилейных. Ереван. 248 с.
- Погосян А. И. 1974. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений флоры горного массива Арагац // Цитология и генетика, 5: 449-451.
- Погосян А. И., Наринян С. Г., Восканян В. Е. 1974. К карио-географическому изучению некоторых видов растений г. Арагац // Биол. журнал Армении, 27, 8: 102-104.
- Седельникова Л. Л. 2014. Анатомическое строение эпидермы листа у растений семейства *Hyacinthaceae* и *Liliaceae* // Вестник КрасГАУ, № 4: 132-136.
- Таманян К. Г. 2001. Роды *Scilla* L., *Puschkinia* Adams, *Hyacinthella* Schur // А. Л. Тахтаджян (ред.). Флора Армении, 10: 246-262.
- Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Л.: 439 с.
- Щепилова О. Н., Барабаш Г. И., Навражных В. И., Щепилов А. Ю. 2017. Морфолого-анатомические и экологические особенности *Scilla sibirica* Нав. на территории Воронежской области // Материалы межрегиональной научн. конф., посвященной году особо охраняемых природных территорий и экологии. Курск: 70-72
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants // Bot. J. Linnean Soc. London, 161:105-21.
- Govaerts R. World Checklist of selected plants families. Kew Royal Botanic Gardens: <http://apps.kew.org/wcsp/>.
- Huber H. 1969. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. Munchen, Bd. 8: 219-538.
- Kandemir N., Çelik A. & Ermiş A. 2016. Comparative leaf and scape anatomy of some *Scilla* taxa in Turkey // Intern. Journal of Agriculture & Biology, 18, 5: 957-964.
- Lynch A. H., Rudall P. J. & Cutler D. F. 2006. Leaf anatomy and systematics of *Hyacinthaceae* // Kew Bulletin 61:145-159.
- Persson K., Wendelbo P. 1981. Taxonomy and cytology of the genus *Hyacinthella*. Part I // Candollea, 36: 513-541.
- Persson K., Wendelbo P. 1982. Taxonomy and cytology of the genus *Hyacinthella*. Part II (*Liliaceae-Scilloideae*) with special reference to the species in S.W. Asia // Candollea, 37: 157-175.
- Speta F. 1979. Die frühjahrsblühenden *Scilla*-arten des östlichen mittelmeerraumes // Naturk. Jahrb. Stadt. Linz., 25: 19-198.
- Takhtajan A. L. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York: 643.
- Tamanyan K., Fayvush G., Kalashyan M., Aghasyan A., Nanagulyan S., Vardanyan J. 2010. Red Book of Armenia. Plants. Yerevan: 323, 326-327.
- Yildirim H., Yetsen K., Özdemir A., Özdemir C. 2017. An anatomical study of *Scilla* (Scilloideae) section *Chionodoxa* and *Scilla bifolia* in Turkey // Planta Daninha, vol. 35: 1-11.

*Institute of Botany after A. L. Takhtajyan NAS RA  
0040, Yerevan, Acharyan, 1; arpineachoyan@mail.ru*

**Г. Г. ОГАНЕЗОВА**

### **ПОТЕНЦИАЛ АДАПТИВНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ НА ПРИМЕРЕ *COLUTEA KOMAROVII* И *BERBERIS VULGARIS***

Изучена макро- и микроморфология растений со сходной побеговой системой, приуроченных к разным условиям обитания – мезофит *Berberis vulgaris* и ксерофит *Colutea komarovii*. Основные отличия между ними заключаются в разной степени активности апикальных и пазушных меристем брахибластов. У *Berberis vulgaris* формирование габитуса растений осуществляется за счет их апикальных меристем, тогда как у *Colutea komarovii* – за счет пазушных

меристем. У *Berberis vulgaris* функцию фотосинтеза выполняют оба типа побегов, что отражает их анатомическая структура. У *Colutea komarovii* фотосинтезируют только листья брахибласта, ауксибласты ответственны только за скелетную и водопроводящую функции растения, что также отражает их анатомическая структура. На этих примерах можно заключить, что морфологически сходная система побегов за счет разницы в активности составляющих элементов, дополненная разной степенью разделением функций между аукси- и брахибластами, обладает значительной потенциальной эволюционной развития в разных направлениях адаптивной специализации.

*Брахибласты, ауксибласты, апикальная и пазушная меристемы, модульная система побегов, адаптация*