

Т.А.МАДУМАРОВ, А.С.ДАРИЕВ



**МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКОЕ
СТРОЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
САПОНИНОНОСНЫХ РОДОВ
СЕМ. CARYOPHYLLACEAE JUSS.**

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**АНДИЖАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. З.М. БАБУРА**

Т.А.МАДУМАРОВ, А.С.ДАРИЕВ

**МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ САПОНИНОНОСНЫХ РОДОВ
СЕМ. CARYOPHYLLACEAE JUSS.**

АНДИЖАН – 2015

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**АНДИЖАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. З.М. БАБУРА**

Т.А.МАДУМАРОВ, А.С.ДАРИЕВ

**МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ САПОНИНОНОСНЫХ РОДОВ
СЕМ. CARYOPHYLLACEAE JUSS.**

АНДИЖАН – 2015

УДК: 581.8:581.4:582.669.2

Морфолого-анатомическое строение представителей сапониноносных родов сем. *Caryophyllaceae* Juss./ Т.А.Мадумаров, А.С.Дариев. Андижан: «.....», 2015. стр. 1-270.

Монография является итогом многолетних стационарных исследований в области биологии и экологии представителей сапониноносных родов сем. *Caryophyllaceae* Juss.

В процессе многолетних исследований автором впервые выявлены основные признаки морфо-анатомической структуры и жизненных форм ценных сапониноносных видов, необходимые для решения спорных вопросов систематики и эволюции, оценки фармсырья, интродукции сапониноносных растений.

Впервые изучено морфолого-анатомическое строение однолетних и многолетних стеблей 32 видов из родов *Drypis*, *Acanthopyllum*, *Kughitangia* и *Gypsophila* и установлены 7 условных типов стеблей, четко характеризующих вид или группу видов.

Для ботаников всех специальностей, студентов вузов, экологов.

Ответственный редактор:

Доктор биологических наук А.А.БУТНИК

Рецензенты:

Доктор биологических наук С.М.РИЗАЕВА

Кандидат биологических наук А.А.ИМИРСИНОВА

Введение

Изучение растительных ресурсов дикой флоры и рациональное использование их для нужд народного хозяйства являются одним из актуальных вопросов ботаники. Сырьевую базу можно значительно расширить как эффективным использованием природных запасов растительных ресурсов, так и введением в культуру перспективных дикорастущих полезных растений, каковыми являются многие виды сем. *Caryophyllaceae* Juss, особенно-содержащие тритерпеновые гликозиды-сапонины. Последние широко используются в медицине, строительстве, пищевой промышленности, цветной металлургии и являются предметом неограниченного спроса за рубежом [149; 191]. Сапонины обнаружены в 70 семействах покрытосеменных растений [131], но особенно в большом количестве они обнаружены у видов родов *Acanthophyllum* С.А.Меу., *Allochrusa* Bunge и *Gypsophila* L. сем.*Caryophyllaceae* Juss.

Однако бессистемная, особенно за последние 20-30 лет, заготовка сапониноносных растений в естественных условиях привело в настоящее время к резкому сокращению их природных запасов, в результате чего заросли промышленного значения полностью исчезли, а виды с наибольшим содержанием сапонины – *Allochrusa paniculata* и *Al.gypsophiloides* - занесены в Красную книгу республики Узбекистан [100, 101].

Кроме того, ряд вопросов морфологии, анатомии, систематики и филогении сем. *Caryophyllaceae* до сих пор остается спорным, что обусловлено недостаточной изученностью родов *Acanthophyllum* С.А.Меу, *Allochrusa* Bunge и полной неизученностью *Kughitangia* Ovcz. и *Drypis* Mich. ex.L. [269; 236; 211; 144; 27; 222; 224; 134; 188, 189; 115]. Все это убеждает в актуальности изучения морфолого-анатомического строения среднеазиатских видов сем.*Caryophyllaceae*.

Несмотря на огромное народнохозяйственное значение видов вышеназванных родов, до настоящего времени научная литература не располагает сведениями об анатомических особенностях вегетативных и генеративных органов большинства видов, что, видимо, и привело к двум последствиям. Во-первых, среди систематиков нет единого мнения об объеме рода *Acanthophyllum*. Так, E.Boissier [269], П.Н.Овчинников и А.П.Чукавина [144], М.Мусаева, К.З.Закиров [136] считали *Allochrysa* и *Acanthophyllum* самостоятельными родами. Однако, R.E.Trautvetter [283], A.Regel [269], F.N.Williams [286], M.L.Golenkin [236], Б.К.Шишкин [211], М.Б.Байтенов, Н.В.Павлов [149] и О.Н.Бондаренко [27] рассматривали *Allochrysa* в составе рода *Acanthophyllum* в качестве подрода последнего. Во-вторых, отсутствует и единое мнение среди ботаников об экологическом типе и жизненной форме [211; 144; 27; 134; 82].

Представители изучаемых таксонов, как и в целом сем. *Caryophyllaceae*, исключительно размножаются семенами, но характеризуются низкой семенной продуктивностью, плохим качеством семян [22; 130; 77; 185, 187, 188, 189; 132; 121).

Для выявления новых сырьевых источников и успешного введения их в культуру чрезвычайно важны комплексные исследования структурных особенностей, их экологии и филогении. Полученные результаты позволят уточнить и составить объективные системы таксонов и разработать рекомендации по выбору экологической ниши с благоприятными условиями для лучшего роста и развития вводимого в культуру перспективного вида. Исследование такого рода представляется необходимым и важным звеном и в создании научных основ охраны редких и исчезающих растений (каковыми являются виды р. *Allochrysa*) для сохранения и восстановления

генетического многообразия флоры, что и обусловило выбор темы настоящего исследования.

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Как известно, сапонины обнаружены в растениях различных семейств, но особенно в большом количестве они выявлены у ряда многолетних представителей семейства Caryophyllaceae – у видов родов *Gypsophila*, *Acanthophyllum*, *Allochrusa* и *Saponaria* [270; 149; 202; 220; 7,8].

Семейство Caryophyllaceae, широко распространённое по земному шару, содержит 80 родов, включающих 2000 тыс. видов. Из них в Центральной Азии 292 вида из 31 рода [148].

Центральноазиатский регион считается единственным в мире, где встречаются виды сем. Caryophyllaceae с очень высоким содержанием сапонины, в связи с чем в последнее время рядом исследователей уделено большое внимание изучению морфологических, биологических особенностей, а также систематических признаков основных сапониноносных представителей этого семейства.

В литературе достаточно сведений по биологии цветения и развития, о путях введения в культуру, по распространению и всхожести семян у отдельных видов *Gypsophila*, *Acanthophyllum* и *Allochrusa* [103; 47; 28; 218, 219; 193; 159; 216; 128; 120]. Для условий Алматы сведения по биологии развития этого вида приводятся в работах С.Б.Беспяева [22, 23, 24, 25]; Л.И.Томилова [183]; Hammer К. [238].

Род *Acanthophyllum* впервые был описан С.А.Мейер в 1831 году с одним видом – *A. micronatum* С.А.Мей. В 1867 г., когда уже было описано около 20 видов этого рода, Е.Boissier разработал систему рода, подразделяя его на 5 секций: *Macrodonata*, *Euacanthophylla*, *Macrostegia*, *Turbinaria* и *Pleiosperma*, основываясь на расположении цветков на растении и в соцветиях (одиночные, парные, пазушные или верхушечные, в головчатых соцветиях и др.), строении чашечки, её жилковании, форме прицветников, количестве семяпочек в завязи и т.д.

Прежде чем приступить к анализу систематических - таксономических и филогенетических взаимоотношений представителей сем. Caryophyllaceae, отметим, что в последнее время появились интересные работы «Филогенетическое древо нельзя рубить» Ч.Джеффри [141]. R.K.Brummitt [цит. по [241]], полагает, что линнеевская таксономическая иерархия логически не может совместиться с системой, в которой принимается только монофилетические группы. Чтобы обсудить этот вопрос, С.Jeffrey [241] сначала показывает различия между филогенетическим деревом (у филограмм), кладограммой и таксограммой. Филогенетическое древо состоит из филадов (родословий), кладов таксонов. Филады (единицы филогенетического древа) не могут быть единицами классификации, т.е. другими словами - филогенетическое древо нельзя разрубить. Поэтому нет никакой логической причины, по которой линнеевская таксономическая иерархия не может быть совместима с системой, в которой принимаются только монофилетические таксоны.

Существуют различные мнения относительно ранга изучаемых таксонов и отдельных видов р. *Acanthophyllum*. Одни исследователи считают роды *Acanthophyllum* и *Allochrusa* самостоятельными [228; цит. по [241]; 144; 220, 222; 136]. Этой точки зрения придерживаются по сей день многие ботаники. Другие специалисты [283; 269; 236; 211; 27] эти 2 рода объединяют в один род – р. *Acanthophyllum* с двумя под родами – *Euacanthophyllum* и *Allochrusa*. Однако в настоящее время большинство ботаников поддерживают первую точку зрения.

Б.К.Овчинников [143] выделяет *Gypsophila porovii* Preobr. в самостоятельный род *Kughitangia*, а О.Н.Бондаренко [27] к этому роду относит еще один вид - *Acanthophyllum knorringianum* Schischk.

Данный род не признается и А.И.Введенским, и приводятся в эти 2 вида соответствующих родах во «Флоре Республики Узбекистан [199]», в то время

как во «Флоре Таджикистана» [198] и в «Определителе растений Средней Азии» [148] признается.

При обработке сем. Caryophyllaceae для «Флоры СССР» [197] Б.К.Шишкин внес свои коррективы в систему Буасье и, как и Регель [269], объединяет эти 2 рода, рассматривая в роде *Acanthophyllum* два подрода – *Euacanthophyllum* (Boiss.) Schischk. и *Allochrusa* (Bge.) Schischk.

Подрод *Euacanthophyllum* в данной обработке состоит из 27 видов, которые распределены Б.К.Шишкиным по секциям *Oligosperma* Schischk., *Turbinaria* Boiss., *Pleiosperma* Boiss. и *Macrostegia* Boiss. Его сек. *Oligosperma* является самой крупной – она включает 17 видов из 27, распространённых в Центральной Азии.

О.Н.Бондаренко [27] и другие авторы региональных флор Центральной Азии придерживаются обработки Б.К.Шишкина [211; 212], признавая, таким образом, род *Acanthophyllum* в широком объёме – с двумя подродами: *Euacanthophyllum* и *Allochrusa*. Исключением является «Флора Таджикистана», где П.Н.Овчинников и А.П.Чукавина [144], вслед за Буасье [228], признают самостоятельность этих родов – *Acanthophyllum* С.А.М. и *Allochrusa* Bge. Их мнения придерживает и Д.Х.Юхананов [220, 222].

В «Определителе растений Средней Азии» [148] О.Н.Бондаренко рассматривает *Acanthophyllum albidum* Schischk., и *A. aculeatum* Schischk., *A. brevibracteatum* Lipsky как синонимы *A. pungens* (Bge.) Boiss., а *A. leiostegium* Vved. приводится ею в синониме *A. subglabrum* Schischk., *A. krascheninnikovii* Schischk. – *A. stenostegium* Freyn. Такого же мнения придерживаются В.Б.Куваев и Д.Х.Юхананов [224].

Б.К.Шишкин [211], А.И.Введенский [46], Д.Х.Юхананов и В.Б.Куваев [223] признают самостоятельность 2-х видов рода *Allochrusa* – *Al. paniculatum* и *Al. gypsumphiloides*. Во «Флоре Киргизии» [139] и «Флоре Казахстана» [15] и некоторых других изданиях отмечается их самостоятельность и разграничивающиеся ареалы.

Между тем сравнительно мало данных по анатомическим особенностям листа, прицветничка, чашечки. Фрагментарны и сведения по строению корня и 1-2-летнего стебля и почти отсутствуют таковые (за исключением работ [111,112] и [113]) о строении спермодермы, зародыша и проростка (6 видов). Научная литература не располагает данными по строению многолетних стеблей всех видов и многолетнего корня – у 16 видов. Что касается анатомического строения корня, многолетних стеблей, цветка некоторых сапониноносных и других видов семейства Caryophyllaceae, то оно явилось объектом изучения многих исследователей [155, 283, 129, 141,142, 263, 127, 258, 277].

1.1. Изученность анатомии и морфологии исследуемых родов сем. Caryophyllaceae

Литературных сведений по анатомическому строению колючелистников (в широком объеме – вместе с *Allochrysa*) очень мало. Посвящены они, в основном, изучению строения 1-летних побегов отдельных видов этого рода с целью выявления степени склерификации, а рода *Kughitangia* - и вовсе отсутствуют.

О.Н.Радкевич [155] указывает на наличие одревеснелого перицикла у колючелистников (*A.korolkovii*, *A.elatius*) как одного из характерных признаков склерофитов, который присутствует у полутравянистых растений сем. Caryophyllaceae. Она отмечает, что для подушковидных растений Каракумов характерно отсутствие в ксилеме склерифицированных элементов, ксилемных лучей, утолщение всех целлюлозных оболочек (феллодермы, лубяной паренхимы, заменяющих волокон древесины).

В.К.Василевская [38], исследовав *A.micronatum* и *A.glandulosum*, также отмечает большое количество склеренхимы в однолетних побегах, а в многолетних органах – отсутствие одревеснелых тканей.

Морфолого-анатомическому исследованию в онтогенезе *Acanthophyllum gypsophiloides* посвящена работа Б.Ниязова [142].

И.С.Михайловская и Д.Х.Юхананов [127], изучившие анатомию корня отдельных видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*, указывают, что подавляющее большинство изученных видов обладает концентрическим поликамбиальным строением корня, отличительной чертой которого является полное отсутствие в них механических одревесневших тканей – волокон. Одревеснеют только стенки сосудов, все другие ткани живые, с целлюлозными оболочками. Авторами выявлены в строении корня 5 условных их типов.

Н.Б.Быкова и Д.Б.Турсунов [36], изучившие анатомию листа и 1-летнего побега 8 видов р.*Acanthophyllum* (*A.pungens*, *A.albidum*, *A.krascheninnikovii*, *A.elatius*, *A.cyrstostegium*, *A.mucronatum*, *A.glandulosum* и *A.korolkovii*) и двух видов *Allochrusa*, отмечают, что пластинка листа всех изученных видов *Acanthophyllum* состоит из 8 – 12 слоев палисадной паренхимы (с чем трудно согласиться), очертания стенок эпидермальных клеток прямолинейные, или слабоизвилистые, в то время как у представителей *Allochrusa* мезофилл листа 5-6-рядный, устьица у обоих видов диацитного типа, хотя встречаются и аномоцитного типа. Стебли всех изученных видов покрыты толстостенной эпидермой с довольно толстой кутикулой и опушены простыми волосками. Под эпидермой расположена узкая кора из 2-3 рядов толстостенной паренхимы, за которой следуют многорядные перициклические волокна с утолщенными лигнифицированными стенками. К самым внутренним клеткам примыкают 1-2 слоя пробки также перициклического происхождения.

Ксилема у *Allochrusa* рассеянно-сосудистая, состоит из кольчатых и спиральных сосудов и либриформа. У видов же *Acanthophyllum* ксилема и флоэма расположены кольцами, что сохраняется и у 2-3-летних стеблей. Кроме того, как показали авторы, *Allochrusa* четко отличается от *Acanthophyllum* тем, что первоначально типичная для двудольных структура стебля нарушается формированием в перимедуллярной зоне сердцевины

четырёх меристематических зон, дающих начало четырем перевернутым, обращенным к сердцевине пучкам. Наличие подобной структуры отмечено и Metcalfe, Chalk [258] у некоторых других представителей семейства Caryophyllaceae.

Н.Б.Быкова и Д.Б.Турсунов, вопреки мнению О.Н.Бондаренко [27] и в согласии с Б.К.Шишкиным [211] и А.И.Введенским [46], считают виды *Acanthophyllum* -*A.albidum*, *A.krascheninnikovii* и *A.stenostegium* самостоятельными, а вид *A.subglabrum* они относят к синониму *A.pungens*.

М.Мусаева [132, 133, 135] в соавторстве с К.З.Закировым [136] на основании полученных данных экспериментального морфобиологического исследования 13 видов рода *Acanthophyllum* С.А.Меу. и изучения анатомического строения стебля 1-го, 2-го годов вегетации у 8 видов показали реальность вида *Al.albidum* Schischk., отнесенного другими исследователями этого рода к синониму *A.pungens*, самостоятельность рода *Allochrusa* и его видов *Al. paniculata* и *Al.gypsophiloides* и выделили новый подрод *Platyphyllum* в рамках рода *Acanthophyllum*. Вопреки сложившимся традиционным определениям «полукустарники» [197], «стебли при основании древенеющие», или «...деревянистые» [199], или «многолетники» [148], они считают, что жизненные формы колючелистников – это полукустарнички. Учеными дано научное номенклатурное обозначение жизненной формы *Tapetothamniska fragilis* – «ломкий подушковидный кустарничек с непадающими листьями», а видов подрода *Platyphyllum* и рода *Allochrusa* – «многолетние травы», т.е. гемикриптофиты с тенденцией к полукустарничкам (хамефиты), с чем нельзя согласиться.

Как свидетельствует анализ литературных данных, признаки анатомического строения 1-2-летнего стебля и многолетних корней помогает разграничивать группы видов, родов, реже отдельные виды.

Сходные результаты получены Т.Г.Ветлугиной, Л.И. Лотовой [48] при исследовании коры видов р.*Fraxinus*, Л.И.Лотова и А.С. Timonin [254] - при

изучении коры и вторичной флоэмы сем. Rosaceae, A.L. Prokopiv и S.A. Volgin [266] - при изучении 2 видов р. *Gentiana* и И.В. Мельниковой и С.А. Снежковой [124] – при изучении древесины двух видов р. *Rosa*.

По морфологии семена *Gypsophila* и *Acanthophyllum* относятся к типу «*Minuartia caucasica*» – с намечающейся асимметрией, по скульптуре – к семенам с «однообразной гладкой поверхностью». По типу зародыша эмбрионы зрелого семени *Gypsophila* и *Acanthophyllum* относятся к более примитивному «типу *Stellaria holastea*» [91]. В.И. Кожанчиков [93] также указывает на изменчивость морфологических признаков семян этого семейства.

Сведения о морфологических признаках семян р. *Sagina* содержатся в работе Crow E. [230], а о скульптуре поверхности семян Сибирских видов *Caryophyllaceae* и р. *Gastrolichnis* из этого семейства - в работе Г.Е. Федосеева [190] и Н.К. Ковтанюк [88, 89, 90]. Множество подобных исследований выполнено и по другим таксонам [171; 208].

Нам не встречались в литературе сведения об анатомическом строении кожуры семени изучаемых таксонов. Лишь в двух работах упоминается о кожеуре их семени. Так, в работе Б.Н. Ниязова [142] отмечается, что у видов *Allochrusa* она состоит из 3-х слоев: наружной и внутренней эпидермы и пигментного слоя между ними, а в исследовании Т.А. Мадумарова и А.С. Дариева [115] говорится о строении спермодермы 21 вида родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*.

При исследовании морфолого-анатомического строения спермодермы других групп растений было показано, насколько важны эти признаки в таксономии и эволюции [261; 271; 123, 122; 229; 71; 172; 173; 56; 34; 182; 146, 147; 150].

Т.А. Мадумаров и А.С. Дариев [115] в результате изучения анатомического строения спермодермы 16 из 27 среднеазиатских видов р. *Acanthophyllum* и 2 видов р. *Allochrusa* показали четкое различие между

родами и секциями р. *Acanthophyllum*. Авторами показано, что по названным признакам спермодермы наиболее примитивными среди изученных таксонов оказались виды сек. *Turbinaria* и *A.glandulosum* из сек. *Macrostegia*.

Н.Б.Быкова и Д.Ю.Турсунов [36], изучившие анатомическое строение листа видов этого рода, приходят к заключению о 8-12-слойности его мезофилла. Д.Ю.Турсуновым [189] показано, что анатомическое строение стебля у представителей *Acanthophyllum* нормальное, а у *Allochrysa* – аномальное.

Т.А.Мадумаровым и В.М.Шмидтом [112] были изучены анатомо-морфологические признаки листа и цветка 8 видов *Acanthophyllum* (*A.pungens*, *A.albidum*, *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.leucanthum* из сек. *Oligosperma*, *A.glandulosum*- сек. *Pleiosperma*, *A.korolkovii*, *A.serawschanicum*-сек. *Macrostegia*), которые отличаются от видов р. *Allochrysa* толщиной пластинки (330-980 мкм против 260-300 мкм), числом клеток верхней и нижней эпидермы листа (200-350 против 420-500 на 1мм²), числом устьиц (50-100 против 120-170 на 1мм²), длиной (8-15 против 4-7 мм) и шириной лепестков (1-3 против 0,5-1 мм) венчика, числом клеток наружной и внутренней эпидермы чашечки (450-1000 против 1200-1300 на 1 мм²) и лепестков венчика (850-1250 против 1350-1450 на 1мм²) и, наконец, числом устьиц на чашелистиках (100-150 против 170-200 на 1мм²).

Что касается секций рода *Acanthophyllum*, то оказалось, что на основе изученных видов они не могут быть разграничены по анатомо-морфологическим признакам листа, однако их можно охарактеризовать признаками цветка: *Oligosperma* отличается от двух других секций отсутствием железистых волосков на чашечке и сравнительно широкими (1-3 мм) лепестками венчика. Но по другим показателям эта секция оказалась неоднородной, и в ней намечаются 2 группы более сходных по исследованным признакам видов: *A.pungens*-*A.albidum*-*A.leucanthum* и *A.elatius* – *A.borsczowii*. *A.glandulosum* (сек. *Pleiosperma*) выделяется среди

представителей других секций большим числом простых и железистых волосков на наружной эпидерме чашечки. *A.korolkovii* и *A.serawschanicum* из сек. *Macrostegia* сильно различаются большинством признаков листа и цветка, причём по ряду признаков первый из них больше тяготеет к сек. *Oligosperma*, в частности к её виду *A.elatius*. Признаки двух видов рода *Allochrusa* и 11-рода *Acanthophyllum*, в том числе у восьми - анатомии и морфологии листа и цветка, и у шести - семени показало, что по ряду признаков эти таксоны чётко разграничиваются.

Т.А.Мадумаровым и А.С.Дариевым [115] было изучено анатомическое строение листа и цветка рода *Kughitangia* Ovcz. в связи с его систематическим положением. Анатомическому строению семени (зародыша и спермодермы), листа, чашечки и прицветничка 20 видов рода *Acanthophyllum*, двух – р. *Allochrusa* и одного р. *Drypis* была посвящена кандидатская диссертация Т.А.Мадумарова [114]. Основываясь на полученных данных спермодермы и листовых органов, автор разграничивает изученные таксоны. Виды *A.albidum*, *A.brevibracteatum*, *A.aculeatum*, *A.pungens*, *A.krascheninnikovii*, *A.stenostegium* он рассматривает как самостоятельные. Учитывая чрезвычайное сходство между собой, *A.coloratum* и *A.korolkovii* он предлагает включить их в подрод *A.Platyphyllum* Zak.et Muss.p.*Acanthophyllum*.

Как свидетельствуют данные литературных источников, признаки морфолого-анатомического строения листовых органов позволяют разграничить виды, реже и роды. К такому же заключению приходят З.Т.Артюшенко [9], изучая листовые органы представителей р. *Grinum*, Е.В.Доровских, П.Г.Горовой [74] - при анализе признаков эпидермы листа дальневосточных видов *Vuplegium*.

Как показывают результаты анализа литературы, научных источников, посвящённых исследованию структурных групп нагорных ксерофитов, очень мало. Многие исследователи одним из основных показателей высокого

уровня адаптации и эволюции считают ускорение физиологических, биохимических процессов и соответствующее им ускорение роста и развития [65; 209]. И.И.Шмальгаузен [213] рассматривал повышение скорости развития и роста как довольно общую характеристику прогрессивной эволюции всех организмов. Однако для ксерофитов характерно ускорение органогенеза, а также дифференциации органов и тканей, сопровождаемое торможением роста, ограниченного дефицитом влаги и образования пластических веществ [40].

Морфологические и анатомические критерии типа ксерофитов немногочисленны: это редукция листовой поверхности и плотная сомкнутость тканей (небольшие межклетники). Их подразделяют, по крайней мере, на три структурные группы: пластинчатолистные (пикнофильные) ксерофиты, склерофиты и суккуленты [31].

Объекты нашего исследования представляют различные экологические группы по отношению к влаге. Представители родов *Acanthophyllum*, *Kughitangia* и р.*Drypis* относятся к склерофитам, р.*Gypsophila* - к пикнофильным ксерофитам.

Выводы

1. Научная литература не располагает данными формирования адаптивных признаков у листовых органов под влиянием и контролем условий внешней среды.
2. Отсутствие работ по выявлению диагностических, экологических и эволюционных признаков анатомического строения годичных и многолетних стеблей и корней привело к разногласию среди ботаников относительно таксономии и эволюции изучаемых таксонов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал исследования

Исследовательская работа проводилась с 1985 по 2003 г.: в 1985-1989 гг. в лаборатории сапониноносных растений Института ботаники АН Узбекистана, затем в 1990-1996 гг. – на кафедре ботаники и географии Андижанского пединститута (с 1991 г. Андижанский государственный университет). Объектом исследования послужили распространённые в Центральной Азии виды сапониноносных представителей родов *Acanthophyllum* С.А.Мей., *Kughitangia* Ovcz., *Allochrusa* Bunge, *Gypsophila* L., а также монотипный род *Drypis* L., произрастающий в странах Средиземноморья, рассматриваемый отдельными ботаниками как предшественник первых двух родов. Эти роды относятся к трибе *Diantheae* Рах подсемейства *Silenoideae* А.Вр. семейства *Caryophyllaceae* Juss. (см. перечень изученных видов).

Основной материал взят из Гербария Ботанического института им. В.Л.Комарова АН СССР (LE, 1987), РАН (LE, 1996) при содействии сотрудников Среднеазиатского отдела С.С. Иконникова, В.П.Бочанцева и А.Е.Боброва. *Acanthophyllum pungens*, *A.glandulosum*, *Allochrusa paniculata* и *Al.gypsophiloides* изучались как по гербарным образцам, так и по живым и фиксированным растениям, выращенным на экспериментальных участках Института ботаники АН Узбекистана (1986) и Агрофирмы "Бех" в Андижане (1992-2004).

Наряду с гербарными образцами нами использовались материалы, собранные во время экспедиционных работ в различных районах Центральной Азии, а также любезно предоставленные: *Acanthophyllum korolkovii* - из Каракалпакстана (Каракумы), *A.elatius* - из Каракалпакстана (Берунийский район), *A.serawschanicum* - с северных склонов Гиссарского хребта, *A. borsczowii* - из Чуйского района Казахстана профессором, зав.

кафедрой ботаники ЛГУ В.М.Шмидтом; *A.brevibracteatum* - с перевала Шахристан Туркестанского хребта (Таджикистан), *A.pulchrum* - с восточных окраин Зарафшанского хребта, близ кишлака Куштол, *A.schugnanicum* - из басс.р. Шахдарья в Западном Памире, со склонов на высоте 2500 м над ур.м. и из окрестностей г.Хорог (Таджикистан), *A.coloratum* - с южных склонов Туркестанского хребта (окрестности кишлака Пахурдан, Таджикистан), *A.leiostegium* из окрестностей Куксайского рудника в горах Огур-Тау (Ходжанд, Таджикистан) - С.С.Иконниковым; *A.albidum*, *A.pungens*, *A.tenuifolium* были собраны автором: первый - в адырах Миндон и на юго-восточной окраине санатория "Чимион" Ферганского района Ферганской области на сухих галечниках, второй - в среднем поясе на пёстроцветных толщах на северо-западных склонах горы Хуржун-Тау Алайского хребта (около кишлака Ёрдон) (Шахимардан) и последний - на щебнистых склонах среднего пояса, на южном скате Чаткальского хребта (на юго-западе города Майлисай Кыргызстана, в местечке Кой-Кулак на левом берегу р.Майлисай).

При определении изучаемых видов растений, собранных в естественных местах их произрастания, существенную помощь нам оказали Т.А.Адылов, К.З.Закиров, Р.В.Камелин, С.С.Иконников. Собранный нами и другими ботаниками гербарий был сопоставлен с материалом Гербария Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН (LE) и Института ботаники АНРУз (ныне НПЦ "Ботаника" АН РУз).

Род *Acanthophyllum sensu stricta* по Index Kewensis (1886-1970) насчитывает в своём составе около 50 видов: во «Флоре СССР» [197] в обработке Б.К.Шишкина включает 27 видов (за исключением видов р. *Allochrusa* Bunge, а также *Kughitangia porovii*, являющийся ломкими подушковидными кустарничками с непадающими колючими листьями высотой 20-50 см).

Представители рода *Kughitangia*, как и виды предыдущего рода, подушковидные полукустарнички высотой 15-25 см с игловидными колючими непадающими листьями. Виды *Allochrusa* и - многолетние травянистые растения, растения р.*Drypis* – мелкие рыхлые полукустарнички с тенденцией перехода к многолетним травам с острыми, слегка колючими листьями.

2.2. Перечень изученных видов*:

Род *Acanthophyllum* С.А.Мей. -Коллечелистник

Сек. *Oligosperma* Schischk.

1. *A.pungens* (Bge.) Boiss. Fl.Or. I (1967), p. 561; Schischk.in FL.URSS 6 (1936), p. 784. -К. колючий.
2. *A.lilacinum* Schischk. in FL. URSS 6 (1936), p.892, 787. - К. лиловый.
3. *A. albidum* Schischk. in FL.URSS (1936), p. 893,787. - К. беловатый.
- 4*. *A.subglabrum* Schischk. in FL. URSS, 6 (1936), p. 893,787.-К.голый.
- 5**. *A. tenuifolium* Schischk. in FL. URSS, (1936), p.894, 787.- К. тонколиственный.
6. *A. stenostegium* Freyn in Bull. Herb. Boiss. 2. ser.3 (1895), p. 866.- Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 788.-К.узкоцветковый.
7. *A.cyrtostegium* Vved. In Not . Syst.Herb. Inst. Bot. Sect. Uzbek. Ac. Sc. URSS, 3 (194), p. 7.-К.горбатоприцветковый.
8. *A.korshinskyi* Schischk.in FL.URSS,6 (1936), p. 789.-К.Коржинского.
9. *A. adenophorum* Freyn in Bull. Herb. Boiss.2. ser. 3 (1895), p. 867. –

* Здесь и далее: во избежание повторения ботаническое описание исследуемых таксонов приводится в главе 10, где описываются их жизненные формы.

** Строение спермодермы, листовых органов 21 вида р.*Acanthophyllum*, 2 видов р.*Allochrusa* и 2 подвидов монотипного р.*Drypis* впервые изучено нами в 1989 г., но тогда эти органы были изучены у растений каждого вида, собранных из одной точки его ареала. Теперь же эти органы исследованы у 25 (4 новых, помеченных звездочкой) видов, растения большинства которых собраны из 2-4 точек их ареалов с целью выяснения и уточнения экологического и систематического значения признаков строения названных органов. Другие таксоны в таком аспекте исследованы впервые.

- Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 789.- К.железистоопущенный.
10. A.leiostegium Vved.in FL.Uzbek, 2 (1953), p. 410.- К.голоприцветниковый.
11. A.krascheninnikovii Schischk. in FL.URSS, 6 (1936), p. 894,790. - К.Крашенинникова.
12. A. brevibracteatum Lipsky in Мем.Soc.Nat.Kiew. 11, 2 (1891), p. 6.- Schischk.in FL.URSS, 6(1936), p. 790.- К.короткоприцветниковый.
13. A. aculeatum Schischk. in FL.URSS, 6 (1936), p. 895,791. - К.шиповатый.
14. A. pulchrum Schischk. в «Изв. таджик.базы Акад. наук» I, 1 (1933), p. 76. – Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 791.-К. красивый.
15. A. elatius Bge. ex Boiss. Fl. Or. 1 (1867), p. 561.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 792.- Л. высокий.
- 16.A. borsczowii Litw. in Trav. Mus. Bot. Acad. Petersb., 7 (1910), p.71. -Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 792.-К. Борщова.
Сек. Turbinaria Boiss.Fl. Or. I (1867), p. 563.
- 17.A. mucronatum C.A.Mey. Verzeichn. Pfl. cauc. (1831), p. 210. – Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 793.-К.остроконечный.
18. A. microcephalum Boiss. Diagn. ser. I, 1 (1842), p.43; Fl. Or. I (1867), p. 564. –Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 793.-К. мелкоголовчатый.
Сек. Pleiosperma Boiss. Fl. Or. I (1867), p. 565.
- 19.A.sordidum Bge. ex Boiss. Fl. Or. I (1867), p. 565 – Schischk.in FL. URSS, 6 (1936), p. 793.-К. грязноватый.
20. A.glandulosum Bge. in Boiss. FL. Or. I (1867), p. 565.-Schischk. In FL. URSS, 6 (1936), p. 794.- К. железистый.
21. A.schugnanicum (Preobr.) Schischk. sp. nova in FL.URSS, 6 (1936), p. 895, 795. –К.шугнанский.
Секция Macrostegia Boiss. FL. Or. I (1867), p. 563.
- 22.A.korolkovii Rgl. et Schmalh. in АНР. V (1887), p. 249.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 795. - К.Королькова.

23. *A. serawschanicum* Golenk. in AHP. XIII, 1 (1893), p. 85. –Schischk.in FL. URSS, 6 (1936), p. 796.- К.заравшанский.
24. *A. coloratum* (Preobr.) Schischk. in FL.URSS,6(1936), p. 799.- К.окрашенный.
- 25* .*A. jarmolenkii* R. Кам.-К.Ярмоленка.

Род *Kughitangia* Ovcz.

1*. *K. porovii* (Preobr.) Ovcz. in «Докл. АН ТаджССР». 10,7 (1967) 50 et in «Флора Таджикистана», 3 (1968), p. 664, 610, Tab.94. - К.Попова.

2*. *K. knorringiana* (Schischk). Bond. – *Acanthophyllum knorringianum* Schischk. in Acta.Inst. Bot. Ac. Sc. USSR. 1 ser. 3 (1937), p. 183. – К.Кнорринг.

Род *Allochrusa* Bge. in Boiss. or. Dr. I (1867), p. 559

1. *Al. paniculata* Ovcz. et Czuk. in «Флора Таджикистана». 3 (1968), p. 611.-Аллохруза метельчатый. Бех.

2. *Al. gypsophiloides* Schischk. ex. Nevski in Acta Inst.Bot. Ac. Sc. URSS.1 ser.4 (1937), p. 306. - Аллохруза качимовидный. Етмак.

Род *Drypis* L.

1-*D. spinosa* Linnei:

- a) *D. spinosa* L. -из Италии (с Las Furara);
- b) *D. spinosa* L. -с гор Альп, из Carnioliа;
- c) *D. spinosa* L. -из Боснии;
- d) *D. spinosa* ssp. *jacuiniana* - из Венгрии.

Род *Gypsophila* Ovcz.L.-Качим.

1.*G. herniariodes* Boiss. Fl.or. Suppl. (1888), p. 84.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 743.-К.грыжниковидный.

2.*G. bicolor* Freyn et sint. Grossh. in Monit. Jard.Bot.Tifliss. 46-47 (1919), p. 60.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 749.-К.двухцветный.

3.*G. krascheninnikovii* Schischk. in Trav.Mus.Bot.Ac.Sc.URSS, 24 (1932), p. 36.-К.Крашенинникова.

4.*G. diffusa* Fisch.et. Mey. in Bull.Soc.Nat.Mosc. 12 (1839), p. 146.-

- Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 753.-К.раскидистый.
- 5.G.elegans M.B. Fl.Taur.-cauc.1 (1808), p. 319. –К.изящный.
- 6.G.heteropoda Freyn. in Bull. (1903), p. 865.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 767.-К.разноножковый.
- 7.G.capituliflora Rupr. in Mem.Ac.Sc.Petersb. 7 ser.14, 4 (1869), p. 40.- Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 768.-К.головчато-цветковый.
- 8.G.dshungarica Czernjak in Nat.Syst.Herb.Hort.Bot.Petrop.3 (1922), p. 130.- К.джунгарский.
- 9.G.alsinoides Bge. in Arb.nat.ver.Riga 1 (1847), p. 179.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 773.-К.мокричниковидный.
- 10.G.floribunda Grossh. (K.et.K.) Turchz.ex Ldb. Fl.Ross. 1 (1842), p. 775.- Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 775.-К.разноцветный.
- 11.G.aulieatensis B.Fedtsch. in «Тр.почв.-бот.эксп.Бот.», 6 (1912), p. 186.- Schischk.in URSS, 6 (1936), p. 757.-К.аулиеатинский.
- 12.G.paniculata L. Sp.pl.(1753), p.407.-Schischk.in FL.URSS, 6 (1936), p. 749.-К.метельчатый.

2.3. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.3.1. Методика морфологических наблюдений

Семена изучаемых таксонов*, высеянных в чашки Петри на фильтровальных бумагах, прорастают в течение 4-7 дней, прорастание гипокотиллярное; из проросших половина или больше погибают в течение 3-4 дней. У оставшихся в живых проростков, как показали наблюдения в лабораторных условиях, семядоли своего окончательного размера достигают через 7-10 дней после прорастания и через 2-3 дня после достижения своего размера высыхают и опадают.

Первые, ювенильные, листья появляются во время развития семядолей, первый лист более или менее продолговато-яйцевидный, затем – ланцето-

*. Семена и проростки видов р.Gypsophila нами не изучены.

видные и далее (начиная с 4-6-узлов) формируются более или менее игловидные либо шиловидные. Междоузлия ювенильного растения очень сближенные (1-2 мм), первые ювенильные листья недолговечны, они высыхают через 15-20 дней после появления, но верхние из них сохраняются почти до конца вегетации.

Для изучения морфологии в онтогенезе видов р. *Allochrysa* наблюдения проводились по каждому виду на 10 отобранных и заэтикетированных растениях, выращенных в поливных и богарных условиях в культуре на экспериментальных участках «Гулистан» и «Тешик-Таш» агрофирмы «Бех» Андижанской области.

2.3.2. Методика микроскопического исследования

Для изучения строения спермодермы и зародыша семена размягчались посредством кипячения в 20%-ном водном растворе глицерина, после чего приготавливались поперечные и парадермальные срезы из средней части спинной стороны спермодермы с помощью ручной бритвы. Затем эти срезы подвергались кипячению в смеси 30%-ной перекиси водорода и 30%-ной КОН в равной пропорции (1:1) в течение 5 минут, после чего промывались дистиллированной водой и заключались в глицерин. С семядоли зародыша приготавливались также поперечные срезы средней части, а из оси - поперечные срезы корешка и заключались в глицерин. У проростков срезы этих органов окрашивали слабым раствором сафранина и метиленовой синью для выявления одревесневших элементов ксилемы и флоэмы.

Для изучения анатомического строения с каждого растения брали по 3-5 листьев (с 3-5 стеблей), из средней части которых с помощью ручной бритвы изготавливали препараты. Те же листья служили для изучения признаков эпидермы. Поскольку все побеги (стебли) заканчиваются соцветиями, а веточки соцветия - цветками, то для исследования брали верхушечные цветки из центральной части соцветия.

Препараты изучаемых органов окрашивали метиленовой синью и заключали в глицерин. Для определения степени одревеснения тканей срезы обрабатывали флюороглюцином и концентрированной соляной кислотой. Затем проводили реакции на кутин и суберин (судан III), крахмал (УКУ), кристаллы кальция (обработка соляной кислотой).

Верхнюю и нижнюю эпидерму листа и чашечки у одних видов срезали ручной бритвой, у других снимали мацерацией в смеси Шульце (смесь концентрированной азотной кислоты с бертолетовой солью). Эпидерму брали из средней части листа между краем и главной жилкой пластинки по методике П.А.Баранова [18], а эпидерму чашечки - из средней части между двумя жилками.

Образцы из гербарного материала предварительно кипятили в смеси воды, глицерина и спирта в равных соотношениях (1:1:1). Для просветления препараты прогревали в молочной кислоте (лист, чашечка, венчик - в течение 1-2 мин., стебли - 5 мин.) с последующей нейтрализацией нашатырным спиртом и щёлочью.

Цифры, приводимые в таблицах и характеризующие отдельные показатели (толщину спермодермы, листа, чашечки, число клеток их эпидермы, число устьиц, волосков (трихом), слоёв мезофилла и др.), представляют собой среднее арифметическое из 15-20 измерений, проведённых в каждом случае на 5-10 препаратах, приготовленных из 5-10 листьев, чашечек, венчиков и семян, стеблей, корней – у 2-3 растений. Все измерения проводились окуляр-микрометром.

Рисунки выполнены с помощью микроскопа «Amplival»-«Karl Zeiss» и рисовального аппарата РА-6. Микрофотографии засняты фотокамерой «Зенит -3м » на пленку «Микрат-200» и «Микрат-300»

2.3.3. Методика проращивания семени видов *Allochrysa*

Семена *Al.gypsophiloides* собраны нами с 15 августа по 15 сентября с 1996 по 1999 г. по обоим берегам Ангрэн-сая Ангрэнского района и в окрест-

ности кишлака Шура-базар Ахангаранского района.

Собранные семена после 6-месячного покоя очищались от частей цветка и улючных семян с помощью вентилятора, затем помещались в теплую воду с ферростимулятором F_1 , F_2 , который, проникая с водой к зародышу, стимулировал прорастание семян на 5 дней раньше срока в естественных условиях. Учитывая структурные особенности спермодермы у видов *Allochrusa*, их семена заложили в вакуумный аппарат, довели атмосферное давление водой до 4 атм., затем постепенно снизили его до 0, что привело к растрескиванию семенной кожуры и проникновению воды в семя. Это позволило произвести отбор качественных (т.е. с полноценными зародышами) семян для посадки, которые были высеяны на экспериментальном участке «Тешик-Таш» (в адыре) агрофирмы «Бех» Андижанской области.

С целью выбора местности с наиболее подходящими экологическими условиями среды для выращивания растений названных видов рода *Allochrusa* были выбраны Т.Мадумаровым [116] два экспериментальных участка в Андижане с разными условиями среды: «Тешик-таш» на юго-востоке Андижанской области, земля не поливная – богарная, со сравнительно рыхлой почвой и «Гулистан» - земля поливная с менее рыхлой почвой.

Эксперименты показали, что наиболее подходящими для роста и развития изучаемых видов *Allochrusa*, как и следовало ожидать, оказались условия участка «Тешик-таш», близкие к таковым их естественного местообитания – адыра, нижнего пояса гор. Здесь продолжительность вегетации равнялась 110 дням против 115 дней на участке «Гулистан», сохранность растений (до конца вегетации) – 75% (против 70% в «Гулистане»), вес корня одного растения к концу вегетации первого года достиг 2-2,5 г.

ГЛАВА 3. КРАТКАЯ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Поскольку род *Acanthophyllum* является основным объектом нашего исследования, остановимся на нем более подробно. Из ныне существующих и изученных нами 25 видов (62,5%) 14 встречаются в Копетдаге, 5 (20,0%) из которых относятся к эндемикам для этого региона. В пределах ареала рода нигде более не встречается подобное скопление видов: во всех географических точках распространения не обнаруживаются больше 1-3 видов. Виды же рода, распространенные в других местах, – Кызылкуме, Каракумах, на Тянь-Шане и Памиро-Алае можно рассматривать как производные. Их миграция идет с юга, т. е. от Копетдага на север и северо-восток.

Копетдаг – главная горная система Туркменистана. На его территории Копетдаг располагается своей северной окраиной, узкой на востоке и расширяющейся к западу. Горы Копетдага относительно не высоки, хотя с их северной стороны тянутся крутые и скалистые склоны. На севере расстилаются Каракумы. Как отмечает Н.А. Гвоздецкий [58], на Копетдаге нет вечных снегов и ледников, поэтому долины в горах маловодны, а сами горы пустынные, самая высокая вершина в Туркменской части Копетдага – гора Шахшах высотой 2912 м. Цепи хребтов Копетдага образованы плотными нижнемеловыми породами (известняками, песчаниками и отчасти мергелями). Значительная часть этой горной системы находится за пределами Туркменистана – в Иране и частично в Афганистане.

Воздух в Копетдаге летом сух, что связано с влиянием соседних пустынь Средней Азии и Ирана, лето в горах прохладнее, чем в пустынях. Короче безморозный и вегетационный периоды. В сравнении с соседними пустынями осадков выпадает немного больше (в среднем за год 300 мм, на

отдельных участках 350 мм), максимум которых наблюдается в мае. По мнению К.В.Станюковича [175] горообразование здесь происходило неоднократно в третичном периоде и продолжается и сейчас, что наводит на мысль о сравнительно недавнем – четвертичном периоде видообразования в Копетдаге. Климат Копетдага отличается континентальностью, сухостью и температурным режимом, свойственным северной части субтропической зоны. Максимум осадков приходится на весну в горах, чуть позже, чем в низинах, то есть, как было выше отмечено, в мае месяце.

По характеру растительности между Восточным и Западным Копетдагом имеются различия [140].

Все виды колючелистников, распространенных в горах Копетдага, в основном, произрастают в поясе колюче-подушечников, степи и арчовников, которые размещаются в пределах от 1500 до 2800м н.у.м.

Кроме приведенных видов колючелистников в среднем поясе гор Копетдага также встречаются 2 вида р.*Gypsophila* – *G.bicolor* и *G.elegans*.

Туркестанский хребет. Южные склоны его крутые, северные – растянутые, абсолютная высота хребта достигает 5621 м, несет многочисленные ледники, для него характерен типичный альпийский рельеф с горно-ледниковыми формами.

В палеозойских известняках развиты карстовые явления. Климат Туркестанского хребта, как и всей системы Гиссаро-Алая, характеризуется изменением с высотой термических условий, неравномерным распределением осадков и увлажнением. Осадков выпадает больше, чем в соседних пустынях (350-700 мм за год). На высотах 1500-3500 м главным образом распространены колюче-подушечники (из колючелистников – *A.brevibracteatum*, *A.coloratum*, в верхнем поясе произрастают 2 вида р.*Gypsophila* – *G.herniarioides* и *G.floribunda*). Климат носит горные черты – он гораздо прохладней и значительно более влажный. Вследствие особенностей циркуляции атмосферы осадки в наибольшем количестве

выпадают на западных и юго-западных и южных склонах. Здесь на подветренных склонах годовое количество осадков достигает 1000 и более мм. Однако на южных склонах, где обитают 2 вида колючелистников, очень велики инсоляция и испарения, что делают их относительно засушливыми и лишенными густой растительности. Максимум осадков у подножий гор - в весенний, а выше – в весенне-летний период [101]. На северном склоне хребта растут прекрасные арчовые леса. К востоку усиливается континентальность.

Гиссарский хребет протягивается через территории Республики Узбекистан (на западе), Таджикистана (в середине) и Республики Кыргызстан (на востоке). Его южные склоны крутые, северные – растянутые. Высота - свыше 5600 м. В палеозойских известняках Гиссара развиты карстовые явления. Например, известняковые карсты с хорошо выраженными карами наблюдаются в верховьях Замин-су Гиссарского хребта [58]. Климат Гиссаро-Алая характеризуется изменением с высотой термических условий, неравномерным распределением осадков и увлажнения. В предгорьях и в низкогорье зима сравнительно короткая и мягкая, лето продолжительное с высокими температурами воздуха.

Климат Гиссарского хребта, расположенного в самой северной подзоне субтропической зоны, относится к переднеазиатской (средиземноморской) области, где максимум осадков выпадает в холодный – зимне-весенний период. Согласно данным «Атласа Таджикистана» [10], по характеру увлажнения горы Гиссара относятся к группе недостаточно влажных, хотя получают осадков больше, чем где бы то ни было на Памиро-Алае. По температурным условиям в нижней части гор климат очень теплый, выше – теплый, а в высокогорьях – холодный. Количество осадков довольно значительно – 500-800 мм в год в нижней части профиля, превышает 1600 мм на верхнем поясе гор, например, в районе Гушаров или Ходжа-Оби-Гарма на высотах 2600-3000 м. Осадки выпадают в зимне-весенний период, причем

самое большое количество - по южному склону Гиссарского хребта. На подветренных (северных) склонах, где даже в среднегорье, местами выпадает за год менее 200 мм [58], распространены растения *A.serawschanicum* и *A.jarmolenkii* (Байсунтау). В зоне 500-1000 м высоты над ур.м. (нижняя зона) пролегают субтропическая полупустыня, предгорные равнины и адыры с эфемеровой и полынно-эфемеровой растительностью. На нижнем и средних поясах Гиссарского хребта распространены виды рода *Kughitangia* – *K.porovii* и *K.knorringiana*.

Зерафшанский хребет. К нему относятся горы бассейна р. Заравшан. В основном, это северные склоны Заравшанского и южные склоны Туркестанского хребтов. Растительность Заравшанского района описана кратко, но ёмко многими исследователями, в частности, К.З.Закировым [78], Ю.С.Григорьевым [65], Г.Т.Сидоренко, Т.Г.Стрижевой, А.Т.Чукавиной [170].

Растительность хребта этого района в зависимости от экспозиции резко отличается. На южных крутых склонах Туркестанского хребта, достаточно крутых и каменистых, поясное распределение его выражено не так ярко, как по северному склону Заравшанского хребта. В целом, как указывалось, этот район отличается большой сухостью. Поэтому вместо лесного пояса, имеющегося в горах Гиссара, здесь идет арчово-степной и не сплошной, а пятнами; арча то появляется, то исчезает. Нижний пояс пустынного характера заходит довольно высоко, отчего и все пояса в целом сдвинуты вверх.

Растения, указанных выше двух видов - *A.serawschanicum*, *A.jarmolenkii* - распространены соответственно на высоте 1400 и 3400 м над ур.м, гора Ходжа-Гур-гур-ата (на высоте 3800 м над ур.м) – в поясе солянокво-полынной пустыни, развитой в западной части северных склонов хребта. Здесь господствуют полыни и солянки. Растительность очень разрежена [175].

Джунгарский Алатау расположен в восточной части Казахстана, протягивается с запада – юго-запада на восток – северо-восток вдоль государственной границы Казахстана и Китая между р.Или и оз.Алакуль [58].

Дифференциация ландшафтов Джунгарского Алатау определяется, как и в горах Центральной Азии, в первую очередь, высотной зональностью и значительной степени экспозицией склонов, из-за чего спектры высотной зональности северного и южного склонов горной системы различны [175]. Ледники, снега и главным образом, атмосферные осадки и подземные воды питают множество рек, стекающих с северного склона к озерам Балхаш, Сасыккуль и Алакуль, а с южного склона – к реке Или.

По характеру природы Джунгарский Алатау занимает промежуточное положение между Тянь-Шанем, типичнейшей среднеазиатской горной системой, и горами юга Сибири. В горы Джунгарского Алатау проникают Сибирская пихта, тогда как для Тянь-Шаня характерен другой вид – пихта Семенова. Наряду с этим в Джунгарском Алатау распространены характерные для среднеазиатских горных систем заросли арчи, а также тяньшанская ель (ель Шренка). В растительном покрове Джунгарского Алатау количественно преобладают алтай-сибирские виды растений [175]. К этому можно добавить наличие таких элементов среднеазиатской флоры, как *A.pungens* из колюче-подушечников, а также 1 вид из рода *Gypsophila* – *G.dshungarica*.

Следует подчеркнуть, что в Джунгарском Алатау менее всего распространены палеозойские песчаники и известняки, что отличает эту горную систему от среднеазиатских горных систем.

Эти два вида произрастают на каменистых южных склонах Западно-Джунгарской провинции, занимающей западный и южный предгорья и отроги [57; 192], где господствуют полупустыни с полынно-ковыльными группировками [160].

Западный Памир (Бадахшан) относится к самой северной подзоне субтропической зоны переднеазиатской (средиземноморской) области, имеющей максимум осадков в холодный период [10]. По условиям увлажнения горы Западного Памира относятся к сухим. Термические условия лета в долинах и нижней части гор теплые или умеренно теплые, зима в нижних поясах примерно до 2000 м умеренно мягкая, с температурами января до -8° ; от 2000 до 3000 м зимние морозы уже порядка минус $12\div 15^{\circ}$. Абсолютные минимумы на дне долин не ниже -32° , а на высотах 3000 м до -40° . Летние температуры достаточно высоки: в долинах на высоте до 2000 м они достигают $+24^{\circ}$, а на высотах от 2000 до 3000 м – 18° .

Среднее годовое количество осадков в долинах нижней части гор от 100 до 200 мм (например, в Хороге) и повышается на западе до 300 мм. Однако четкой закономерности в распределении осадков с высотой не наблюдается. Например, долины Гунта, Язгулема или Ванча получают осадков гораздо больше, чем Бортанг, Шах-дарья, по южному берегу которой произрастает единственный вид из рода *Acanthophyllum* – *A. schugnanicum*. Основная масса осадков выпадает в период с февраля по май.

Во всех поясах растительность гор Западного Памира резко ксерофитна и обычно представлена пустынями. Эфемерная растительность выражена слабо и не как тип растительности и пояса, а как весенняя разреженная синузия в среднегорных пустынях. Другая особенность Западного Памира (гор Бадахшана) выражается в широком распространении растительности колюче-подушечникового характера. Колючеподушечники фактически образуют пояс в верхней части среднегорья и нижней части высокогорья. Последняя особенность – отсутствие пояса степи или ничтожная их выраженность, т.е. только некоторое остепнение пустынно-колючеподушечниковой растительности.

В целом по Западному Памиру все профили заняты полынными пустынями, внизу идет полынь воханская, выше – коржинского, на самом

верху – лемана. Только в эукриофитных условиях полынные сменяются подушечниками. 2 вида *Gypsophila* – *G.alsinoides* и *G.capituliflora* встречаются в Восточном Памире.

В горах Юго-Западного Таджикистана (Бабатаг, Актау, Тереклитау и др.) распространены 2 вида колючелистников – *A.adenophorum* (Бабатаг) и *A.aculeatum* (Актау).

Бабатаг, Актау состоят из целого ряда невысоких горных возвышенностей, являющихся вершинами хребтов Петра I, Дарваза и Гиссара. Они представляют собой цепь хребтов в виде широкого веера, сомкнутого и приподнятого на северо-востоке. Расширяясь, они постепенно понижаются, расходясь в направлении к юго-западу.

Горные возвышенности Бабатаг, Актау имеют более или менее выраженные пологие склоны и сравнительно небольшие высоты – 1000-1500 м. Причем они возвышаются на северо-востоке и постепенно снижаются к юго-западу. Только отдельные высоты, в частности, Заркаса в Бабатаге (2292м), Мулдытау в Актау (2227 м) [169] поднимаются здесь немного выше 2000 м. Климат этих гор относится к группе климатов северной части субтропической зоны с переднеазиатским или средиземноморским ритмом, имеющим максимум осадков в холодный зимне-весенний период. По условиям увлажнения горы Юго-Западного Таджикистана относятся к сухим в нижней части профиля до недостаточно влажных – в верхней. По температурам внизу климат очень теплый, в верхней части гор – теплый. Зима очень мягкая, средняя температура января на высотах до 800-1000 м выше 0°. На нижнем поясе гор полного перерыва в вегетации растительности не имеется, однако абсолютные зимние минимумы доходят до 20° мороза, но вероятность наступления резких абсолютных минимумов сравнительно невелика. Летние температуры очень высоки – среднемесячная шкала выше 30° в нижней части гор.

Количество осадков незначительно и колеблется в пределах до 200мм в низинах, в нижней части гор поднимается до 400 мм (иногда до 500мм) и колеблется между 400-800 мм в верхней части профиля. Осадки выпадают в подавляющей части в холодный период – с октября по май с максимумом в феврале-марте. По отношению к другим горным территориям этой зоны, даже к лежащему рядом Гиссаро-Дарвазу, отличается несравненно большей засушливостью, что происходит из-за сравнительно невысоких абсолютных высот гор. Причем здесь на тех же абсолютных высотах, что и на Гиссарском хребте, выпадает в 2-3 раза меньше осадков, отчего и общий характер растительности совершенно иной.

Растительность этих гор представляет собой наиболее ксерофитный вариант поясности Памиро-Алая переднеазиатского типа [145]. Она имеет значительное сходство с растительностью Южного Копетдага, больших балханов, аналогичных невысоких возвышенностей северного варианта субтропиков. Для поясности подобного типа характерно наличие пустынной растительности из полукустарничков при наличии эфемеретников, выше пустынные эфемеретники встречаются шибляком [82].

В низинах Каратау встречаются *A.pungens*, *A.borsczowii*, на каменистых плато – *A.leiostegium*.

Кроме колючелистников на предгорьях Каратау (Акбаштау) распространены 2 вида *Gypsophila* – *G.aulieatensis* и *G.cephalotes*.

Как известно, Каратау является самой северо-западной частью Западного Тянь-Шаня, наибольшая высота которого равна 2176 м. Климатические условия Западного Тянь-Шаня отличаются от Центрального и Северного Тянь-Шаня более высокой температурой и меньшим количеством осадков, так как небольшая высота Каратау позволяет влажным западным воздушным течениям проникать в горы, которые заперты далеко на востоке крупнейшими горными возвышенностями (как, например, Ферганский хребет, Сусамыр и др.). Поэтому общее количество осадков в год находится в

пределах 200-300 (350) мм. Годовой ритм осадков близок к средиземноморскому типу: максимальное количество осадков выпадает весной, когда повторяемость проникновения в Западный Тянь-Шань воздушных масс, обладающих в этот период года значительной мощностью, наибольшая.

Как известно, подобный ритм увлажнения характерен для южных гор Центральной Азии – от Копетдага до Западного Памира. В целом основное отличие Западного Тянь-Шаня от Северного и Центрального заключается именно в том, что, находясь на грани субтропиков, он имеет уже ряд форм горной растительности субтропического характера, не свойственных северным. Так, для него, как и для Каратау, характерно появление представителей типов растительности колючеподушечников (куда относится наш объект исследования) и колючетравья, которые южнее так широко развиты в Памиро-Алае. В нижнем поясе Каратау развиты пустыни, в которых полукустарнички встречаются вместе с эфемерами. В среднегорье наряду со степями на каменистых склонах плато появляются согосподствуя, а нередко и господствуя, колючеподушечники и колючетравья [160; 175].

На северо-западных склонах предгорья Бабаш-ата на левом берегу р. Майли-сай в местечке Койкулак и других местах Чаткальского хребта на высоте 600-1000 м распространены растения *A. tenuifolium*. Растения этого вида произрастают на северо-западных склонах между небольшими водоразделами в сообществе колючетравья, почва каменисто-мелкоземистая пористая, что способствует быстрому уходу влаги вглубь. Количество осадков не превышает 250-300 мм в год, причем основное количество выпадает в зимне-весенний период. Вероятно, из-за быстрой утечки влаги вглубь почва очень сухая, в покрове растительности почти отсутствуют древесные.

Последний изученный нами вид *A. albidum* распространен на предгорьях (адырах) Ферганской долины на высоте до 600 м. Подобно предыдущему

виду, они произрастают на покатых склонах мелких саев между водоразделами. Почва каменисто-мелкоземистая, рыхлая, где влага надолго не удерживается. Растения этого вида произрастают в сообществе лугово-колючетравья.

Таким образом, ареалы последних 2 видов располагаются в крайне засушливых адырах Ферганской долины.

A.cyrtoegium и *A.krascheninnikovii* распространены только в Кызылкуме; а *A.stenostegium* – в Каракумах; *A.elatius* – в Каракумах, Кызылкумах и в междуречье Вахш-Пяндж; *A.borsczowii* – Муюнкумах, Приаральской пустыне, Кызылкумах, Каракумах, а также в горах Каратау; *A.korolkovii* – Прибалхашской пустыне, Муюнкумах, Прикаспийской и Приаральской пустынях, в Устюрте, Кызылкумах и Каракумах. В этих же районах распространены 4 вида *Gypsophila* – *G.diffusa*, *G.alsinoides*, *G.paniculata*, *G.krascheninnikovii*. Все территории ареалов этих видов входят в Среднеазиатскую пустынную зону.

Пустынная зона – чухь – характеризуется засушливостью, обилием тепла, света и довольно резко выраженной континентальностью. Климат сухой, большинство дней - безоблачны, жаркое лето, влажная и относительно теплая зима, реже с сильными морозами в северных районах – на Устюрте. Самый холодный месяц – январь со средней многолетней температурой выше 0°, реже – до +4°C, а выше северной части минус 2÷8°C. Самый теплый месяц года - июль со средней многолетней температурой выше +31°C. Иногда в период устойчивой жаркой погоды возможно вторжение холодного воздуха, сопровождаемого сильными пылевыми бурями. Среднегодовое количество осадков не превышает 120 мм, в основном, выпадают поздней осенью и в зимне-весенний периоды.

Почвенный покров представлен, главным образом, серо-бурыми, такырными и песчаными почвами.

Растительность зоны небогатая. Доминирующее положение в растительном покрове занимает сообщество гипсофитов, галофитов, псаммофитов и, в основном, видов сем. *Нepopodiaceae*. По мере приближения к горам в предгорьях (адырах) климат заметно смягчается, а почвенный покров и растительность становятся более разнообразными, о чем уже отмечалось.

Анализ географического распространения изучаемых таксонов (кроме *Gypsophila*) [197; 199; 148] (табл. 3.1) показывает, что из 27 среднеазиатских видов *Acanthophyllum* (вместе с родом *Kughitangia*) 14 встречаются в Копетдаге, 1- в Больших Балханах). Из 14 видов 5 являются эндемиками Копетдага. В других точках ареала рода обитают по 1-3 вида. Из 6 видов *r.Allochrysa* в Копетдаге встречаются 4.

Таблица 3.1

Географическое распространение растений изученных таксонов

№ п/п	Ареал распространения	Растение
1	Бабатаг	<i>A.adenophorum</i>
2	Копетдаг	<i>A.lilacinum</i> , <i>A.subglabrum</i> , <i>A.stenostegium</i> , <i>A.korshinskyi</i> , <i>A.adenophorum</i> , <i>A.elatius</i> , <i>A.mucronatum</i> , <i>A.microcephalum</i> , <i>A.sordidum</i> , <i>A.glandulosum</i> , <i>G.bicolor</i> , <i>G.elegans</i>
3	Туркестанский хребет	<i>A.brevibracteatum</i> , <i>A.coloratum</i> , <i>G.herniarioides</i> , <i>G.floribunda</i>
4	Гиссарский хребет	<i>A.serawschanicum</i> , <i>A.jarmolenkii</i> , <i>K.popovii</i> , <i>K.knorringtoniana</i>
5	Зарафшанский хребет	<i>A.pulchrum</i> , <i>A.serawschanicum</i> , <i>A.jarmolenkii</i>
6	Джунгарский Алатау	<i>A.pungens</i> – степные и полупустынные. <i>G.cephalotes</i> , <i>G.floribunda</i>
7	Тянь-Шань	<i>A.tenuifolium</i> , <i>G.cephalotes</i> , <i>G.capituliflora</i> , <i>G.dschungarica</i>
8	Ак-тау	<i>A.aculeatum</i>
9	Памиро-Алай	<i>A.aculeatum</i> , <i>A.pulchrum</i> , <i>A.schugnanicum</i> , <i>G.herniarioides</i> , <i>G.cephalotes</i> . <i>G.alsinoides</i>
10	Каратау	<i>A.pungens</i> , <i>A.borsczowii</i> , <i>A.leiostegium</i> , <i>Al.paniculata</i> ,
11	Кызылкум, Каракумы, Приаралье, Прибалхашье	<i>A.stenostegium</i> , <i>A.krascheninnikowii</i> , <i>A.elatius</i> , <i>A.korolkovii</i> , <i>G.diffusa</i> , <i>G.paniculata</i> , <i>G.krascheninnikowii</i>

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯН РОДОВ *DRYPIS* MICH.X.L., *ACANTHOPHYLLUM* C.A.MEY., *KUGHITANGIA* OVCZ., *ALLOCHRUSA* BUNGE.

В пределах сем. Caryophyllaceae скульптура семян, их форма, расположение и характер перисперма, форма зародыша и другие признаки весьма разнообразны. Для большинства представителей семейства характерным элементом скульптуры семян, по В.И.Кожанчикову [90], является бугорок, расположенный либо на звездчатом, либо на простом основании.

В силу того, что морфологические признаки плодов и семян растений в целом изучены не в полной мере, их чрезвычайно редко используют в систематике [161; 152]. Например, в связи с систематикой и филогенией изучено анатомическое строение плодов и семян у видов рода *Sphenostemona* (сем. *Sphenostemonaceae*) [161], а также у некоторых представителей сем. *Verbenaceae* [152] и др. Сравнительно хорошо в этом отношении исследованы семена и плоды сорных растений, плодовых культур. Некоторые авторы [203; 271] особое внимание уделяли влиянию экологических факторов на внешние морфологические признаки семян. Между тем в научной литературе довольно редкие сравнительные морфологические исследования, охватывающие значительное количество видов. Из их числа следует выделить работу Т.Х.Кумаковой [105], посвященную изучению особенностей анатомии плодов ране- и позднеспелых сортов *Malus domestica*, культивируемых на разных высотах над уровнем моря. Автор установила, что плоды имеют единый план анатомического строения, но различаются по количественным признакам в зависимости от времени созревания и высоты произрастания. В этом же плане большой интерес представляют исследования Ф.Нетолицкого [261] и А.С.Мартина [256], в которых рассматривается внутренняя морфология

органов семени. А.С.Мартин делает попытку создать схему морфогенетических связей типов семян покрытосеменных растений.

В монографиях О.А.Ашурметова и Х.К.Каршибаева [11; 12] подробно освещены морфолого-анатомические структуры плодов и семян более 40 видов из 13 родов семейства Fabaceae Lindl. В развитии плода бобовых авторы выделили и охарактеризовали два периода: период формирования и период созревания плода. Твердость и связанную с этим низкую всхожесть семян авторы объясняют ее структурой спермодермы. Полученные материалы анализируются и интерпретируются ими в связи с экологическими условиями произрастания видов, а также были использованы для решения ряда спорных вопросов представителей семейства Fabaceae. Например, при решении дискуссионных вопросов систематики и филогении видов родов *Glycyrrhiza* и *Meristotrapis* [11], выявлении направлений и путей морфологических преобразований плодов и семян, позволяющих предположить возможную эволюцию видов и родов сем.бобовых [12].

Среди работ, посвященных изучению морфологии семян представителей сем.Caryophyllaceae, следует прежде всего выделить статью L.S.Gibbs [233] и монографию Ж.Турсунова [189]. Они примечательны тем, что содержат итоговые результаты изучения развития зародыша, перисперма и семян представителей подсем. *Alsinoideae* [233] и представителей сем. *Caryophyllaceae* Средней Азии [188,189].

У изученных видов отмечено два типа плодов по способу вскрывания: с вскрывающейся и невскрывающейся коробочками. Первый тип характерен лишь для одного вида р.*Acanthophyllum* – *A.glandulosum*, а второй – для других таксонов.

Плоды шаровидно-эллиптической формы, образованные из двух плодолистиков, 3-камерные, с 1-4 мелкими (длиной 1,5-3 мм, шириной 1-2мм) приплюснутыми с боков семенами с раздвоенным рубчиком, зародыш подковообразной формы с глубокой выемкой на микропилярном конце,

заполненной периспермом.

Путем сравнительно морфолого-анатомического изучения семян с использованием данных Ж.Турсунова [189] по антэкологии и эмбриологии сем. Caryophyllaceae мы предприняли попытку выяснить значение как отдельно взятых признаков семени, так и их комплекса для диагностики, уточнения границ видов, систематического положения и эволюционных отношений родов *Acanthophyllum* С.А.Мей, *Allochrusa* Bunge, *Drypis* L. и *Kughitangia* Ovcz. [111; 112].

Согласно данным Ж.Турсунова [188, 189], в пределах родов *Gypsophila*, *Acanthophyllum* и *Allochrusa* эволюция шла в направлении редукции числа семязпочек, перикарпия и спермодермы: от синкарпных плодов к типичным лизикарпным; от вскрывающихся плодов к невскрывающимся, от многосемянных к односемянным, от плодов с покрывалом к плодам с оболочкой; от плодов со свободно расположенным семенем к плодам с плотно прилегающим к перикарпию семени, от плодов с мелкоморщинистой поверхностью к гладким семенам, от семян с твердой толстой (30-35 мкм) семенной кожурой к плодам с относительно мягкой и тонкой (12-15 мкм) кожурой.

Мы исследовали семена 25 видов, относящихся к 4 секциям рода *Acanthophyllum*, двух видов *Kughitangia*, двух – р.*Allochrusa* и двух подвидов монотипного рода *Drypis*.

При изучении семени нами учитывались размеры, форма, цвет, скульптура поверхности, особенности формы, размеры клеток эпидермы семени, толщина спермодермы, ее наружной эпидермы и пигментного слоя, характер наружной стенки наружной эпидермы.

Для родов *Acanthophyllum*, *Kughitangia* и *Drypis* более полные сведения о строении семени среднеазиатских видов приведены впервые (табл. 4.2).

Таблица 4.1

Классификация значений признаков строения спермодермы

Толщина, мкм	Очень толстая	36-40
	Толстая	25-35
	Умеренно толстая	12-24
	Очень тонкая	5-11
Число клеток эпидермы на 1 мм ²	Очень мелкоклеточная	400-500
	Мелкоклеточная	250-399
	Крупноклеточная	110-249

По количеству клеток эпидермы на 1 мм² спермодермы мы также условно разделили ее на 3 группы: 1- очень мелкоклеточная (400-500); 2- мелкоклеточная (250-399); 3- крупноклеточная (110-249).

Как известно, анатомическая структура семян и плодов, являясь важным диагностическим признаком, используется для решения вопросов систематики и эволюции растений, а также находит применение в селекции и семеноводстве. При этом особенно важна структура спермодермы и зародыша, так как она в значительной степени определяет набухаемость и прорастание семени.

Следует отметить, что анатомическое строение семенной кожуры видов рассматриваемых родов до сих пор еще недостаточно изучено и почти не освещались в научной литературе. Лишь Б.Н.Ниязов (1965)* отмечает, что у видов *Allochrysa* кожа семя состоит из 3-х слоев – наружной и внутренней эпидермы и пигментного слоя между ними.

Основные структуры их семени – зародыш, перисперм и спермодерма развиты нормально. Однако перисперм сильнее развит по сравнению с заро-

* Б.Н.Ниязов рассматривает р.*Allochrysa* в составе рода *Acanthophyllum*.

дышем – объем последнего составляет 1/3 перисперма.

Поверхность семян всех представителей изучаемых таксонов сравнительно гладкая, за исключением двух видов рода *Acanthophyllum* – *A. mucronatum* и *A. microscephalum* из сек. *Turbinaria*, у которых она мелко бугорчатая.

4.1. Род *Acanthophyllum* С.А.Мей

Поскольку род *Acanthophyllum* является крупным по числу видов среди изученных родов и основным объектом нашего исследования, остановимся на нем более подробно.

Плоды всех изученных нами видов рода *Acanthophyllum* односемянные, за исключением *A. glandulosum*, у которого образуется до 10 семян. Для семян этого рода характерны приплюснутость с боков и раздвоенность рубчика, одна из половинок которого почти всегда выше другой. Форма семени изучаемых видов удлинненно-овальная, их окраска у *A. glandulosum* темно-коричневая, у других – светло-коричневая [136].

Семена исследованных видов *Acanthophyllum* и *Allochrysa*, как уже отмечалось [111,112], имеют общий план строения. Подобное же строение характерно и семенам рода *Drypis*. Однако изучаемые роды заметно различаются характером поверхности клеток наружной эпидермы и строением клеток отдельных слоев.

Семенная кожура растений изучаемых видов рода образована из одного интегумента, состоящего из трех слоев: наружной эпидермы с очень утолщенными одревесневшими наружными и тонкими внутренними стенками; мелкоклетной внутренней эпидермы, стенки которых менее утолщены по сравнению с таковыми клеток наружной эпидермы; тонкого пигментного слоя между этими двумя слоями, границы клеток которого у созревших семян большинства видов из-за сильного сминания незаметны. У рода *Acanthophyllum* этот слой в виде тонкой полоски хорошо заметен в зоне халазы и постепенно исчезает по мере приближения к микропилярному

концу, в результате чего спермодерма в данной зоне становится двухслойной. Исключение составляет – *A. mucronatum* (сек. *Turbinaria*), в спермодерме зрелого семени которого не могли обнаружить пигментный слой (Прил. 1, рис.1, а). Хотя в кожуре его семечки, как и у других видов, этот слой ясно выражен. Следовательно, элиминация паренхимного слоя у этого вида начинается очень рано по сравнению с другими видами – в процессе созревания семени. Полости клеток кожуре семени всегда заполнены густым пигментом флавофеновой окраски.

Такие признаки, как толщина спермодермы, высота клеток наружной эпидермы и толщина наружной стенки последней разграничивают секции рода *Acanthophyllum*. Например, очень тонкой спермодермой характеризуются виды сек. *Oligosperma* – от 5,2 до 10 мкм, очень толстой – секции *Pleiosperma* – 36-40 мкм. Немного меньшей, чем у последней, толщиной обладает сек. *Turbinaria* – 32-36 мкм. У сек. *Macrostegia* толщина спермодермы находится в пределах 26-30 мкм (табл. 4.2). Следует отметить, что между толщиной спермодермы и высотой клеток наружной эпидермы и толщиной ее наружной стенки в определенной степени имеет место прямая корреляция. Сравним эти три показателя у анализируемых секций. При толщине спермодермы в 5-10 мкм у секции *Oligosperma* высота клеток наружной эпидермы колеблется в пределах 2,4-3,5 мкм (за исключением *A. elatius*, у которого она достигает 5 мкм), а толщина наружной стенки составляет 1,4-2,3 мкм. У сек. *Macrostegia* при толщине спермодермы в 26-30 мкм толщина эпидермы равна 15,8-16,4, а ее наружной стенки – 4,8-5,4 мкм, у сек. *Turbinaria* эти показатели равны соответственно 20-35; 20-23 и 4,2 мкм, у сек. *Pleiosperma* – соответственно 34-40; 18,5-49,6 и 6,8 – 7,5 мкм (табл. 4.2), соответственно.

Таблица 4.2

Показатели анатомического строения спермодермы

№ п/п	Род, секция, вид	Об- щая тол- щина, мкм	Чис- ло слоев	Число клеток эпидер- мы на 1 мм ²	Удель- ный вес толщины наруж- ной эпидер- мы в %	Толщина, мкм		
						наруж- ная эпидер- ма	наруж- ная стенка	Кутику- лярный слой в %
	p.Acanthophyllum сек.Oligosperma							
1	A.pungens	8.4±0.1	2(3)	230±1	27.1±0.1	2.6±0.1	1.4±0.1	0.4±0.05
2	A.lilacinum	8.9±0.1	2(3)	270±1	31.4±0.1	2.8±0.1	1.6±0.05	0.4±0.05
3	A.albidum	5.8±0.1	2(3)	280±1	30.8±0.1	2.4±0.1	1.3±0.05	0.4±0.05
4	A.subglabrum	8.3±0.1	2(3)	250±1	30.4±0.1	2.0±0.1	1.3±0.05	0.4±0.05
5	A.tenuifolium	8.2±0.1	2(3)	250±1	30.3±0.1	2.0±0.1	1.4±0.04	0.4±0.05
6	A.stenostegium	7.5±0.1	2(1)	220±1	30.4±0.1	2.6±0.1	1.0±0.05	0.3±0.05
7	A.cyrtostegium	9.0±0.1	2(3)	230±1	32.2±0.1	2.9±0.1	1.8±0.1	0.5±0.05
8	A.adenophorum	8.1±0.1	2(3)	240±1	32.1±0.1	2.8±0.1	1.3±0.1	0.4±0.05
9	A.leiostegium	9.4±0.1	2(3)	270±1	25.5±0.1	2.4±0.1	1.6±0.1	0.4±0.05
10	A.krascheninnikovi	9.8±0.1	2(3)	270±1	32.6±0.1	3.2±0.1	2.4±0.1	0.6±0.05
11	A.brevibracteatum	8.6±0.1	2(3)	230±1	25.0±0.1	2.3±0.1	2.1±0.1	0.6±0.05
12	A.aculeatum	5.2±0.1	2(3)	290±1	35.8±0.1	2.9±0.1	1.6±0.1	0.4±0.05
13	A.pulchrum	8.8±0.1	2(3)	235±1	29.0±0.1	2.6±0.1	1.4±0.1	0.4±0.05
14	A.elatius	10.0±0.1	2(3)	245±1	35.0±0.1	5.0±0.1	2.3±0.1	0.6±0.05
15	A.borsczowii	5.6±0.1	2(3)	300±1	36.5±0.1	2.8±0.1	1.3±0.1	0.4±0.05
	Сек.Turbinaria							
1	A.mucronatum	34.0±0.1	2	400±1	61.7±0.1	21.0±0.1	4.2±0.1	1.3±0.1
2	A.microcephalum	35.0±0.1	2(3)	420±1	65.7±0.1	23.0±0.1	4.2±0.1	1.4±0.1
	Сек.Pleiosperma							
1	A.sordidum	38.0±0.1	2(3)	115±1	48.6±0.1	18.5±0.1	6.8±0.1	2.0±0.1
2	A.glandulosum	39.0±0.1	2(3)	110±1	50.2±0.1	19.6±0.1	7.0±0.1	2.0±0.1
3	A.schugnicum	38.4±0.1	2(3)	105±1	19.2±0.1	18.7±0.1	7.5±0.1	2.0±0.1
	Сек.Macrostegia							
1	A.korolkovii	29.4±0.1	2(3)	340±1	54.5±0.1	15.8±0.1	4.8±0.1	1.3±0.1
2	A.serawschanicum	29.8±0.1	2(3)	330±1	55.8±0.1	16.2±0.1	4.9±0.1	1.4±0.1
3	A.coloratum	30.0±0.1	2(3)	330±1	54.6±0.1	15.4±0.1	5.4±0.1	1.4±0.1
4	A.jarmolenkii	30.0±0.1	2(3)	325±1	55.7±0.1	15.4±0.1	5.6±0.1	1.3±0.1
	P.Allochrusa Сек.Paniculata							
1	Al.paniculata	21.0±0.1	3	280±1	40.0±0.1	8.4±0.1	2.1±0.1	0.5±0.1
2	Al.gypsophiloides	19.0±0.1	3	340±1	54.0±0.1	9.8±0.1	2.2±0.1	0.5±0.1
	P.Drypis							
1	D.spinosa	15.0±0.1	3	450±1	18.0±0.1	2.3±0.1	1.0±0.1	0.2±0.05
2	D.jacquiniiana	17.0±0.1	3	550±1	23.0±0.1	3.5±0.1	1.0±0.1	0.3±0.05

Удельный вес наружной эпидермы у видов сек. *Oligosperma* составляет 25-36,5 % от всей толщины, у *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia* - соответственно 61-65,7%; 48,6-50,2% и 54,5-55,8% (табл. 4.2). Отсюда следует, что в процессе эволюции по мере утолщения спермодермы доля ее наружной эпидермы все возрастала.

Видимо, толщина семенной кожуры у различных секций в процессе эволюции формировалась под влиянием факторов внешней среды, главным образом, влаги и солнечной радиации.

В большинстве работ по систематике рода *Acanthophyllum* и *Allochrusa* отсутствуют данные об анатомии их семян, хотя при исследовании других групп растений было показано, насколько важны эти признаки [122,123; 229]. В этом плане интересно отметить следующий вывод А.С.Дариев [69], к которому он пришел после многолетних исследований анатомического строения диких видов хлопчатника: тонкая спермодерма характерна сравнительно эволюционно подвинутым скороспелым видам.

Что касается количества эпидермальных клеток, то здесь нам не удалось обнаружить его связь с какими-либо другими признаками кожуры семени. Например, у представителей сек. *Oligosperma* их число на 1 мм² не превышает 230-300 (при общей толщине 5,0-10 мкм), сек. *Turbinaria* – 400-420 (при толщине кожуры семени 34-35 мкм), сек. *Macrostegia* – 330-340 (при толщине спермодермы 26-30 мкм). У представителей сек. *Pleiosperma* число эпидермальных клеток одинаковое и находится в пределах 100-115 (при толщине спермодермы 34-40 мкм). Однако если судить по цифровым данным только первых трех секций, не трудно обнаружить наличие слабой прямой корреляции между общей толщиной кожуры семени и числом эпидермальных клеток. Между тем эта картина нарушается в секции *Pleiosperma*, где явно наблюдается обратная связь между ними (табл. 4.2).

Самым толстым кутикулярным слоем обладает спермодерма сек. *Pleiosperma* (2 мкм), самой тонкой - *Oligosperma* (0,4-0,6 мкм). Толщина

кутикулярного слоя, как и других слоев спермодермы, может характеризовать и отдельные роды, и секции. Однако этого нельзя говорить относительно очертания клеточных стенок, так как различия по этому признаку внутри рода больше, чем между родами. Например, в роде *Acanthophyllum* в пределах секции *Oligosperma* виды *A.lilacinum*, *A.adenophorum*, *A.pulchrum*, *A.cyrstostegium* и *A.brevibracteatum* имеют более или менее четырехгранные, продолговатые, реже изодиаметрические клетки с крупно- или мелкоизвилистыми очертаниями стенок; *A.elatius*, *A.krascheninnikovii* и *A.leiostegium* – продолговатые (параллельно длинной оси семени) с извилистыми и извилисто-волнистыми. Другим видам этой сек. характерны клетки амебоидной формы с крупноволнистыми, реже слабоволнистыми очертаниями стенок (Прил. 1, рис.2, а-г).

Виды сек. *Turbinaria* характеризуются бугорчатостью, т.е. папиллозностью наружной эпидермы спермодермы, на простом основании возникшей из-за выпячивания средней зоны клеток наружной эпидермы и углублений (ложбинок) в местах антиклинальных стенок (Прил. 1, рис.3, а,б). Подобный признак обнаружен нами впервые и рассматриваются более или менее примитивным [91]. В плане эти выпячивания на эпидерме представляют собой округлые, овальные или продолговатые очертания и напоминают крупные окаймленные поры с вертикальной верхушкой, очертания стенок сильно волнистые. Видам же сек. *Pleiosperma* и *Macrostegia* присущи более или менее продолговатые и четырехгранные клетки с мелко волнистыми и волнисто-извилистыми очертаниями стенок. Исключение составляет *A.glandulosum*, наружная эпидерма у которого слабо бугристая, чем обнаруживает некоторое сходство с видами сек. *Turbinaria*, однако резко выделяется в роде наличием спирального утолщения в клетках этой ткани (Прил. 1, рис.3, а), что служит, видимо, вторичным явлением.

4.2. Род *Allochrusa* Bunge

Семена видов р.*Allochrusa* продолговатые, светло-коричневые, с равными рубчиками.

Спермодерма тонкая (19-21 мкм), иногда со сплошным ингументальным слоем (Прил. 1, рис.1, в). Изученные два вида различаются между собой по толщине спермодермы и числу эпидермальных клеток: кожура семени у *Al.gypsophiloides* тоньше (19 мкм против 21 у *Al.paniculata*), а наружная эпидерма мелкоклеточная (340 против 280 на 1 мм² у *Al.paniculata*) (табл.4.2). Кутикулярный слой у обоих видов одинаковой толщины – 0,5 мкм. Клетки продолговатые, продолговато-удлиненные, с извилистыми и слабоизвилистыми очертаниями внешних стенок у *Al.paniculata* и извилистыми и извилисто-волнистыми – у *Al.gypsophiloides* (Прил. 1, рис.4, а). Эти данные свидетельствуют о самостоятельности двух видов.

Как показали результаты проведенных экспериментов, семена обоих видов этого рода, обработанные стимуляторами, но без атмосферного давления и посаженные 1-го марта, проросли через 40-45 дней. При этом прорастаемость составляет 38-40% у *Al.paniculata* и 40-45% - у *Al.gypsophiloides*, а выживаемость соответственно 50 и 55%. У семян, подвергнутых водному давлению в 4 атм., проростки появились через 12 дней у *Al.paniculata* и через 10 дней - у *Al.gypsophiloides*, при этом и прорастаемость и выживаемость у обоих видов повысилась на 20%, составив соответственно - 57 и 67%; 70 и 75% против, соответственно, 38-40% и 40-45% у семян, не подвергнутых водному давлению.

4.3. Род *Drypis* Mich.ex. L.

В коробочке представителей рода *Drypis* имеется по 1, редко – по 2 светло-коричневых семени удлиненно-овальной формы с неравными рубчиками, что также приближает его к роду *Acanthophyllum*.

Спермодерма умеренно тонкая (15-17 мкм), со сплошным слоем интегументальной паренхимы с сохранившейся клеточной структурой (Прил. 1, рис.1, г). Наружная эпидерма, чрезвычайно мелкоклеточная (425-550 на 1 мм²), с наименьшей толщиной (0,2-0,3 мкм) кутикулярного слоя (табл.4.2). Клетки у *ssp.spinosa* удлиненной формы, очертания их стенок почти прямые или извилистые или слабоизвилистые, в то время как у *ssp.jacquiniana* клетки квадратные или многоугольные, изодиаметрические с прямыми очертаниями стенок (Прил. 1, рис.4, в, г).

Возможно, это свидетельствует о том, что нынешние ареалы они заняли недавно и являются для них вторичными, а их предшественники сформировались в низкогорных условиях. При распространении с низкогорья, более или менее обеспеченного влагой, в более засушливые зоны (как в адыры, так и в долины) шло уменьшение общей толщины спермодермы, так как очень толстая спермодерма мешала бы быстрому набуханию и прорастанию семян в короткий период зимне-весенних дождей. Между тем очертания внешних стенок их предшественников сохранились, так как, по всей вероятности, данный признак никак не был помехой в борьбе за выживание видов.

Таким образом, с продвижением от Средиземноморья с мягким, менее сухим климатом к горно-долинным зонам Центральной Азии с жарким, сухим и засушливым континентальным климатом толщина наружной стенки наружной эпидермы спермодермы и ее кутикулярного слоя увеличиваются. Сопоставление географического распространения изучаемых таксонов показывает, что существует определенная связь между степенью извилистости и распространением в горах и адырах. Например, у типичных горных видов Копетдага – *A.mucronatum* и *A.microcephalum* сек. *Turbinaria*, *A.glandulosum* и других видов сек. *Pleiosperma*, а также *A.pungens*, *A.lilacinum*, *A.pulchrum* и *A.leiostegium* из сек. *Oligosperma*, распространенных, в основном, в предгорьях и низкогорьях, очертания

внешних стенок наружной эпидермы от извилистых до крупноволнистых, а у средиземноморского *Drypis*, как отмечалось, стенки клеток почти прямые или извилистые. Однако извилистые, волнистые или извилисто-волнистые очертания стенок клеток характерны и видам, произрастающим в долине.

4.4. Строение семядолей зародыша

Семядоли всех представителей изучаемых родов симметричные, простые, цельнокрайние, ланцетовидной формы с лопатчатой верхушкой. На поперечном срезе семядолей хорошо видны три-пять прокамбиальных пучков – центральных и по одному или два боковых, которые являются боковыми ответвлениями одной центральной жилки (Прил. 1, рис.5, а,б). Между семядолями находится точка роста.

Для выяснения формирования устьичного аппарата мы изучили протодерму у семядолей как незрелого и зрелого зародыша, так и зачаточного и развернувшегося настоящего листа.

В эпидерме семядолей сформированного зародыша зрелого семени уже произошло деление клеток, в том числе околоустьичных: последнее же деление в клетках устьичного аппарата, т.е. образование самих замыкающих клеток, наблюдается позже - при выходе семядолей на поверхность почвы.

Таким образом, окончательное формирование устьичного аппарата, как и проводящих элементов, происходит тогда, когда эти структуры начинают функционировать. Порядок и число деления клеток устьичного аппарата те же, что и у настоящих листьев изучаемых родов: одна из клеток протодермы делится на две, дочерняя снова делится на две и образуются 3 клетки, одна из которых (средняя), делясь на две уже при выходе из почвы семядолей, превращается в замыкающие клетки устьиц, а две другие – в околоустьичные. Таким путем формируется диацитный тип устьичного аппарата, а при формировании же аномоцитного типа замыкающие клетки образуются не на третьем последовательном делении протодермальной клетки, а на четвертом или пятом.

Зародыши семян всех представителей изучаемых родов бесцветные. По мере выхода на поверхность почвы семядоли приобретают зеленый цвет. Мезофилл семядолей на поперечных срезах средней части многослойный: у родов *Acanthophyllum*, *Kughitangia* и *Gypsophila* – 8-10 слоев, у *Allochrusa* – 7-8, у р.*Drypis* – 6-8 слоев плотно расположенных клеток. Клетки 1-2-го верхних и 1-го нижнего слоев несколько радиально удлинены у видов р.*Allochrusa* - признак сравнительной подвинутости. У других родов клетки всех слоев мезофилла многоугольные или изодиаметрические – признак большей или меньшей примитивности. Верхние 1-2 ряда, иногда нижние, по мере прорастания растений и развития семядоли превращаются в столбчатую паренхиму и мезофилл имеет дорзивентральное строение (большинство видов *Gypsophila*) и изолатерально палисадное или изопалисадное – у других родов. В центре мезофилла по всей ширине расположены по 3-5 будущих проводящих пучков. Клетки мезофилла у р.*Allochrusa* и *Gypsophila* крупнее и радиально удлиненные, чем таковые у трех других родов. Это говорит в пользу большей отдаленности этих родов от *Acanthophyllum*, *Kughitangia* и *Drypis*, чем последних друг от друга.

Исследователи уделяют особое внимание изучению строения апикальной меристемы оси зародыша у различных групп покрытосеменных растений и ее изменениям в процессе онтогенеза. В этой связи большой интерес представляет строение верхушечной меристемы корешка зародыша изучаемых родов в связи с адаптацией к условиям засушливого и умеренного климата.

Несмотря на некоторые различия семян (в весе, размерах, форме), величина и форма конуса нарастания у представителей исследованных родов почти не различаются: высота не превышает 40 мкм, ширина – 60 мкм. Почти нет отличий и по числу клеток меристемы.

Дифференциация тканей почечки не выражена. У основания ее еле заметна формирующаяся сердцевина как продолжение медуллярной

меристемы конуса нарастания. Листовые зачатки отсутствуют, тяж прокамбия не выражен. По всей длине оси зародыша плохо выражена сердцевина, вместо нее были выражены прокамбиальные тяжи.

В осевой части зародыша прокамбий составляет непрерывную структуру. В зародышевом корешке прокамбий более удлинен, чем в гипокотиле и составляет один широкий тяж (Прил. 1, рис.6, а, б). Зародышевый корешок покрыт корневым чехликом. Дифференциация тканей отчетливо выражена по всей длине корешка. Клетки ризодермы и экзодермы по всей длине оси вытянуты по радиусу (Прил. 1, рис.6, б). Кора гипокотилия состоит из 5-7 рядов клеток (по радиусу). Они более или менее одинаковы за исключением клеток внутреннего слоя, которые сравнительно мелкие. Клетки 2-3 внутренних слоев располагаются радиальными рядами в результате тангентального деления клеток эндодермы.

Строение верхушечной меристемы корня изучено слабее, чем таковое побега. E.De.Janczewski [240], Н.С.Воронин [50], К.Эсау [216], S.K.Pillai, A.Pillai and Sachdeva [264] и мн. др. установили, что строение корня имеет систематическое значение. Нами исследовано строение продольных срезов кончика корешка зародыша, чтобы показать его структуру у изучаемых родов, так как этот вопрос ранее никем не рассматривался. Как видно из Прил.1, рис.6, б, апикальная меристема корня имеет такое строение, которое типично для двудольных: промеристема зародышевого корешка состоит из трех первичных независимых слоев. Первый слой (плерома) даёт начало центральному цилиндру, второй (периблема) – коре, третий (дерматокалитроген) – эпидерме и чехлику. Инициальные клетки каждого слоя выделяются среди других клеток более крупными размерами и состоят из 2-3 клеток.

Как видно на продольном срезе корешка зародыша, место сердцевинны еще занимает почти сплошной тяж прокамбия (Прил. 1, рис.6,а). Наличие у зародыша прокамбия указывает на задержку дифференциации тканей –

признак скороспелости. Подобную структуру наблюдал А.С.Дариев [68] у *Gossypium thurberi* при изучении зародыша р. *Gossypium*. Ось зародыша цилиндрическая, более тонкая у видов рода *Acanthophyllum* и *Drypis*, чем у р. *Allochrysa*. У последнего по направлению к кончику корня диаметр центрального цилиндра постепенно уменьшается, в результате чего он имеет форму конуса. (Прил. 1, рис.7, а, б).

Слабое развитие сердцевины оси зародыша связано, по-видимому, с задержкой заложения в ней верхушечной почечки, а главное – с небольшой шириной ее основания. Коровая паренхима ясно выражена у всех родов по всей длине оси. Эндодерма и перицикл в верхней части гипокотилия слабо выражены. Они становятся хорошо заметными в зоне корневой шейки. Поперечные срезы основания корешка показывают, что в нем уже в зародыше выражена дифференциация отдельных тканей – эндодермы и перицикла. Клетки перицикла радиально вытянуты, местами узкие, нередко в них видны деления. В эндодерме видны деления, увеличивающие толщину коры. В центре корешка, как и по всей оси, совершенно не выделяются ни размерами, ни окраской будущие сосуды прото- и метаксилемы и чередующиеся с ними пучки будущих клеток прото- и метафлоэмы. Они проявляются лишь после того, когда зародыш трогается в рост.

Кора зародышевого корешка 3-5-слойная, клетки ее расположены плотнее, чем в гипокотиле. Центральный цилиндр состоит из 6-9 рядов клеток по диаметру. Клетки самого наружного слоя на поперечном срезе мелкие, более или менее четырехгранные.

Несомненно, большое сходство формы, анатомической структуры и, особенно, жилкования семядолей, строения апикальной меристемы оси зародыша исследованных родов свидетельствует о филогенетической близости и происхождении их от общего предка.

Анализ данных литературы, а также полученных нами результатов по

изучению строения семени (спермодермы и зародыша) позволяет сделать следующее заключение.

Изученным родам свойственны признаки как общие, так и характеризующие отдельные виды, секции и роды. Всем изучаемым таксонам присущи уплощенные и гладкие с бороздчатой кутикулой семена подковообразной формы с раздвоенным рубчиком. Исключение составляют сек. *Turbinaria* рода *Acanthophyllum* – *A. microcephalum* и *A. mucronatum*. У них поверхность шероховатая – папиллозная из-за вытягивания вверх внешней стенки клеток наружной эпидермы с волнистыми стенками, с экзотестальной спермодермой, состоящей из внутренней и наружной эпидермы, а также с тонким слоем паренхимы между ними, являющейся первоначально у семязачатка трехслойной; бесцветный зародыш с двумя овально-ланцетовидными семядолями, с устьичным аппаратом без завершающего деления – деления материнской клетки замыкающих клеток, с чрезвычайно маленьким конусом нарастания, состоящим из 3-4 клеток в высоту и 6-8 – в ширину без листовых зачатков (примордиев); трехслойная апикальная меристема кончика корня (дермато-калиптроген, периблема, плерома), диархное строение первичной проводящей системы корня и гипокотыля, отсутствующей у зародыша и являющейся прямым продолжением следов семядолей, возникающих по мере прорастания семени.

У рода *Drypis*, как и у предыдущего, формируются плоды с одним, реже – с двумя семенами, спермодермой со слабо бугристой наружной эпидермой и прямыми очертаниями наружной стенки наружной эпидермы и тонкой, но с сохранившей клеточную структуру интегументальной паренхимой; семядоли с малослойным (6-8) недифференцированным мезофиллом. Все это говорит в пользу о менее подвинутости *Drypis*, чем *Allochrusa*. Этот род имеет сходство с родами *Acanthophyllum* и *Kughitangia* с цилиндрической формой оси зародыша, которая у *Allochrusa* имеет конусовидную форму.

ВЫВОДЫ

1. Наружная эпидерма спермодермы видов сек. *Turbinaria* характеризуется примитивным признаком – папиллозностью внешней стенки эпидермы.
2. В строении наружной эпидермы спермодермы *A.glandulosum* имеет место гетеробатмия – наличие слабой папиллозности, что говорит в пользу ее сравнительной примитивности, спиральное утолщение наружной стенки клетки на поперечной среде спермодермы – признак прогрессивный.
3. Очертание стенок клеток наружной эпидермы спермодермы изучаемых таксонов скорей всего является диагностическим, чем эволюционным признаком.
4. Мезофилл семядоли зародыша и проростка видов р. *Allochrysa* дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму, что говорит в пользу его прогрессивности, у других он недифференцирован, что свидетельствует об их меньшей подвинутости.

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА

Каждая структура отражает не только приспособление к современным условиям обитания, но и историю формирования таксона, его прошлое [98]. Одним из адаптивных признаков листа является сокращение размеров, которое осуществляется не только за счет их длины, но, в основном, вследствие уменьшения испаряющей поверхности листа, что особенно характерно листьям изучаемых нами таксонов. Как указывает В.К.Василевская [40], быстрый темп дифференциации тканей листа при коротком сроке (15-25 дней) и замедленном росте служит характерной чертой ксерофитов. У наших объектов при сохранении довольно достаточной длины листа в процессе эволюции уменьшилась фотосинтезирующая часть мезофилла – хлоренхима и, соответственно, число проводящих пучков: от 6-7 у основания листа до одного у его верхушки. Листовой след однопучковый, однолакунный.

Как отмечают В.К.Василевская, А.А.Бутник [41], Ю.В.Гамалей [52], Ю.В.Гамалей и Ц.Шийрэвдамба [53], адаптация к аридным условиям осуществляется тремя основными путями – пикноморфным, склероморфным и суккулентным. На последние два в своё время указывали ещё А.F.Schimper [273], О.А.Вальтер [37], В.К.Василевская [38] и многие другие ботаники. В листьях с более или менее развитой пластинкой описан пикнофильный тип, который Ю.В.Гамалей и Ш.Шийрэвдамба [53] объединяют со склероморфным.

Как справедливо считают А.А.Бутник и др. [31] принципиальное различие имеют пикнофильная (гр. *pisno* - плотный), склерофильная (гр. *sclero* - твердый), суккулентная (лат. *succos* – сочный) группы. Терминология этих трех групп неоднозначна по этимологии. Термин «суккуленты» общепринят, поэтому авторы его не изменили. По их мнению, пикнофильные

виды имеют более или менее развитую пластинку листа, различного рода приспособления защитного типа, снижающие транспирацию (опушение, погруженные устьица, утолщенные наружные стенки, чаще изолатерально-палисадный тип мезофилла). Их средняя жилка, иногда и боковая, могут быть склерифицированы за счет утолщения флоэмной паренхимы. Перечисленные признаки ксероморфоза имеют и склерофиллы. Термин «склерофиллы» (sclerophylly) был предложен A.F.Schimper [273], который определял их как растения с жесткими листьями, в отличие от суккулентов и мелколистных ксерофитов - пикнофильных растений по А.Бутник.

В.К.Василевская [38] и G.Seddon [276] отмечали недостаточно четкую охарактеризованность экологического типа склерофитов. Мы, вслед за А.А.Бутник и др. [31], считаем, что критерием склерофильного типа может служить склеренхимная обкладка прокамбиального происхождения, окружающая главную и более или менее крупные боковые жилки и часто занимающая большую площадь листа, хотя склероморфные листья на первых этапах заложения формируются так же, как и суккулентные. В них закладывается более мощный прокамбиальный тяж, из которого уже на стадии листа длиной в 1-1,5 мм начинается формирование склеренхимных обкладок.

Структура листа склероморфного типа приспособлена к сокращению испарения на клеточном уровне за счет развития защитных признаков листа: опушения, утолщения наружных и даже внутренних стенок клеток эпидермы и сильной склерификации, наличия мелкоклеточной сильно развитой склеренхимной обкладки прокамбиального происхождения, колленхимы в углах листа (последний у среди изученных нами таксонов присутствует лишь у представителей монотипного рода *Drypis*).

Ассимиляционная ткань листа исследуемых таксонов занимает до 70% площади поперечного среза листа в зависимости от таксона. Степень

склерификации мало зависит, как считают Бутник и др. [31], от экологических условий, чем степень склерификации у пикнофиллов.

Изученные виды приурочены преимущественно к месту обитания с каменистым, щебнистым, щебнисто-мелкоземистым субстратам склонов среднеазиатских гор – Памиро-Алая, Тянь-Шаня, Копетдага и песчаным Каракумов, Кызылкума, Муюнкумов и др. Склероморфные листья, несомненно, являются эволюционно более древней структурой [31].

Такие защитные признаки листа, как опушение, кутикула не имеют преимущественно адаптивного значения, что было отмечено Ю.В.Гамалеем и Ц.Шийрэвдамба [53] у растений пустыни Гоби. Однако, как свидетельствуют приведенные данные, густота и типы волосков у исследованных объектов, за некоторыми исключениями, связаны с экологическими условиями места произрастания.

Клетки эпидермы листа на поперечном срезе тангентально-продолговатые или овальные, реже – квадратные или округлые. Листья всех изученных таксонов амфистоматные, устьица у большинства видов чуть ниже уровня, либо на уровне эпидермы. На одной стороне листа встречаются разные типы устьиц, хотя преобладает диацитный тип.

Длительное время исследователи считали, что не только виду, но и более крупным таксонам характерен один определенный тип устьиц, однако в работах Е.А.Мирославова [126], J.A.Inamdar [242], J.A.Inamdar, M.Gangadhara, P.G.Morge, R.M.Patel [243], G.S.Paliwal, B.P.Gupta, C.B.Malasi [263] показано, что иногда у одного и того же вида встречаются разные типы устьиц. В них также отмечалось о наличии в сем.Chenopodiaceae аномоцитного и парацитного типов устьиц. У видов сем. Chenopodiaceae, изученных А.А.Бутник и др. [31], преобладают аномоцитный, гемипарацитный и парацитный типы. Авторы связывают преобладание аномоцитных устьиц в листьях с менее специализированными типами мезофилла.

До настоящего времени в мировой литературе нет единого мнения о функциях волосков у растений. Одни исследователи [248; 285] объясняют их наличие жестким режимом влажности и считают, что основной функцией волосков является защита растений от чрезмерной транспирации, другие [255], наоборот, связывают этот факт с теплым и влажным климатом, третьи [274; 227; 287; 14] – с интенсивной солнечной радиацией и, наконец, четвертые [281; 265, 226; 275; 70] указывают на их значение в устойчивости растений против патогенов и насекомых-вредителей. Неоднозначность в суждениях и взглядах на опушение свидетельствует о сложности вопроса и требует хотя бы кратко остановиться на возможных корреляциях между волосками и факторами среды.

Из научной литературы известно, что во многих случаях волоски уменьшают транспирацию. Слой мертвых волосков, особенно у густо опушенных видов, значительно снижает скорость движения воздуха на поверхности листа и приводит к устойчивости пограничного слоя в противовес устьичной устойчивости испарения [288]. Согласно мнению Джонсона [244] в одних случаях опушение уменьшает транспирацию, а в других, наоборот, усиливает ее, участвуя в ней как дополнительная транспирирующая поверхность. Однако исследователь не указывает, живыми или мертвыми были клетки волосков во время изучения растений.

Габерлянд [237], измерив испарение у сильно опушенного листа *Stachis lanata* с удаленными и не удаленными волосками с нижней стороны, показал, что опушение уменьшает транспирацию. К такому же выводу приходят в результате проведенных экспериментов, и некоторые другие авторы [239; 289].

Растения многих сухих и пустынных районов имеют листья с серовато-белым оттенком. Этот цвет объясняется наличием многочисленных волосков, полости которых наполнены воздухом, так как клетки их мертвы. Shull [274], работая с коротковолновой радиацией (430-700 нм), показал, что толстый

слой белых волосков нижней поверхности листа *Populus alba* отражает до 50% энергии радиации в то время, как неопушенные листья других видов – 10-20%. Биллингс и Моррис [227] провели сходные эксперименты (но при длине волн 400-1100 нм) и также показали сравнительно высокое отражение излучения густо опушенными растениями пустыни в пределах 400-700 нм, хотя имеются исключения. Отражение длинноволновых (инфракрасных) лучей как опушенными, так и неопушенными растениями изменчиво [287].

Значение опушения в защите растений от насекомых – вредителей бесспорно, хотя у некоторых растений опушение, наоборот, привлекает насекомых и способствует их размножению. Листья деревьев в листопадных лесах Северной Америки в молодом возрасте чрезвычайно густо опушены волосками, составляющими почти 50% их сухого веса. Это делает листья неуязвимыми для жука-короеда, период вспышки размножения, которого совпадает с фазой распускания листьев.

Такое явление во взаимоотношениях между опушением и вредителями Н.В. Jonson [244] рассматривает как сопряженную эволюцию.

5.1. Род *Acanthophyllum* С.А.Мей

Мы попытались по мере возможности изучить опушение листа у растений по каждому виду из нескольких точек его ареала. К сожалению, по некоторым видам из-за отсутствия материала изучены гербарные образцы растений только из одной точки их ареала.

По наличию или отсутствию трихом на листе изученные виды р.*Acanthophyllum* подразделяются на 2 группы: у *A.korshinskyi*, *A.elatius*, *A.cyrtostegium*, *A.micronatum*, *A.microcephalum*, независимо от их места обитания, листья голые, иногда могут встречаться лишь короткие выросты - папиллы. У остальных видов листья опушены трихомами разных типов, различной густоты и размеров в зависимости от видовой принадлежности и точки географического распространения (см. табл. 5.2).

Поскольку среди исследуемых таксонов по числу изученных видов самым крупным родом является *Acanthophyllum* - основной объект нашего исследования, остановимся на нем более подробно.

Листья этого рода линейно-шиловидные или линейно-игловидные жесткие трехгранные – реже линейно-ланцетные неколючие (*A.korolkovii*, *A.coloratum*) с остроколючей верхушкой.

Самыми длинными (4-8 см) листьями обладают *A.stenostegium*, длинными (4-6 см) - *A.korshinskyi* и *A.tenuifolium*, средней длины (2-4,5 см) - *A.cyrtostegium*, *A.pungens*, *A.albidum*, *A.lilacinum*, *A.subglabrum*, *A.glandulosum* и *A.korolkovii*. Остальные виды имеют более или менее короткие листья (0,5-2,5 см).

Наибольшую ширину (5-10 мм) имеют листья *A.korolkowii*, у *A.elatius* листья средней ширины (3-6 мм). У остальных листья очень узкие и их ширина находится в пределах 0,5-2 мм.

Листья у представителей рода шиловидные, игловидные, редко ланцетовидные, колючие, лишь у двух видов листья являются исключением - *A.korolkovii* с тупой верхушкой, не колючие, у *A.elatius* верхушка листа, хотя и острая, но не колючая, чем резко отличается от других представителей рода.

В систематике растений структура и распределение эпидермальных выростов имеют важное диагностическое значение [280; 258; 243; 71]. Если густота опушения в значительной мере может варьировать в зависимости от фазы развития и экологических условий мест произрастания, то тип и форма волосков обусловлены генетически и меньше подвержены влиянию окружающей среды. Поэтому они являются достаточно надежным таксономическим признаком [260]. Д.Турсунов [188], изучавший анатомическое строение листа у некоторых видов *Acanthophyllum*, подчеркивает, что их листья опушены одно-двух, реже трех-четырёх-клеточными коническими волосками, лишь у *A.elatius* они голые.

Т.А.Мадумаров и В.М.Шмидт [113], изучившие анатомическое строение листовых органов 8 видов колочелистников, показали наличие в их опушении как железистых, так и простых трихом. К сожалению, эти данные авторов относятся к видам, взятым лишь из одной точки их ареала по каждому виду. Поэтому трудно судить о влиянии различных экологических условий в пределах ареала вида на развитие опушения (табл. 5.2).

Нами изучена морфология волосков листа растений 25 видов, многие из которых взяты из 2-4 географических точек их ареала с целью выяснения влияния экологических условий на типы, морфологию и степень опушения.

5.1.1. Секция *Oligosperma*

1. *A.punqens*. Морфология волосков изучена у растений, взятых из 4 точек его ареала: Калджарской долины Восточного Казахстана, юго-западного склона Джунгарского Алатау, долины р.Сурхандарья и окрестностей Байсуна (1200-1300 м над ур.м.)

Листья растений из Восточного Казахстана опушены короткими (80 – 90мкм), простыми волосками средней густоты (90-120 на мм²) в смеси со сравнительно редкими (20-25 на 1 мм²) и такими же короткими железистыми волосками стебельчато-головчатой формы (табл. 5.2). Следует подчеркнуть, что, несмотря на сравнительно большое количество волосков на единицу площади вследствие небольшой их длины, опушение выглядит редким. Небольшая длина волосков и малое число железистых объясняются большей или меньшей обеспеченностью места произрастания осадками. У растений, произрастающих на юго-западных склонах Джунгарского Алатау, листья опушены средней густоты (100 на 1 мм²) чрезвычайно короткими (15-50 мкм) простыми одноклеточными волосками от узкого до широкого диаметра (Прил. 2, рис.1, б). Лишь на верхней эпидерме встречаются редкие одиночные стебельчато-головчатые железистые волоски (Прил. 2, рис.1, а). В местах распространения этого вида в Джунгарском Алатау (1800-2600 м над ур.м.) развита горно-степная растительность, лесо-лугово-степная зона

среднегорья [57]. Эти места более или менее достаточно обеспечены влагой, что обуславливает опушение листьев короткими простыми одноклеточными волосками (Прил. 2, рис.1, б) и очень редкими - железистыми.

Гербарные образцы из бассейна р. Ассы, а также окрестности Ак-куль Южного Казахстана опушены сравнительно густыми (130 на 1 мм²) на верхней и почти в 2 раза меньшим количеством (70-80 на 1 мм²) – нижней эпидерме, но более длинными (100-400 мкм) 2-4-клеточными простыми волосками, большинство которых (особенно на верхней стороне листа) перетянутые. Развитие сравнительно длинных волосков, образующих средней густоты покрытие поверхности листа, особенно с верхней стороны, обусловлено более ксерофильными условиями данной местности и инсоляцией (южные склоны Каратау). Это объясняется тем, что западные влажные воздушные течения, не задерживаясь в низкогорьях, проникают далеко в горы, которые заперты на востоке крупнейшими горными возвышенностями (Ферганским и другими хребтами). В связи с этим здесь в течение года выпадает малое количество осадков.

У растений, полученных из окрестности Байсуна (Гиссарский хребет), как и из Восточного Казахстана, листья густо (120-190 на 1 мм²) опушены короткими (60-70 мкм) 1-2-клеточными простыми щетинистыми волосками в смеси с такими же короткими головчатыми железистыми. Несмотря на развитие большого количества, волоски из-за незначительной длины не создают заметное покрытие, и поверхность листа остаётся почти голой.

Причина такого явления, безусловно - наличие достаточного количества осадков, так как на южных склонах Гиссарского хребта, куда выходят горы Байсун, выпадает до 500-800 мм осадков в год, основное количество которых приходится на февраль-май [175].

Таблица 5.1

Классификация значений признаков строения листа

1	Толщина листовой пластинки, мкм	Чрезвычайно толстая	Более 350
		Очень толстая	200-350
		Толстая	200-250
		Умеренно толстая	150-200
		Тонкая	100-150
		Очень тонкая	50-100
2	Опушение, число волосков на 1 мм ²	Очень густое	40-50
		Густое	30-39
		Умеренно густое	20-29
		Редкое	10-19
3	Число устьиц на 1 мм ²	Самые многочисленные	Более 450
		Чрезвычайно много	350-400
		Очень много	300-350
		Много	250-300
		Умеренно много	200-250
		Мало	150-200
		Очень мало	100-150
4	Число эпидермальных клеток на 1 мм ²	Чрезвычайно мелкоклеточная	1440-1540
		Мелкоклеточная	1340-1440
		Умеренно мелкоклеточная	1140-1240
		Крупноклеточная	1040-1140
		Умеренно крупноклеточная	940-1040
		Очень крупноклеточная	840-940
		Чрезвычайно крупноклеточная	740-840
		Самая крупноклеточная	640-740

Листья же растений из северного склона этого хребта более густо опушены простыми, сравнительно длинными (130-170 мкм) 1-2- клеточными волосками.

Расположение клеток эпидермы у всех изученных экземпляров слабо упорядоченное, стенки клеток извилистые, исключение составляют клетки нижней эпидермы - ясно упорядоченное, клетки узкие, удлинены вдоль длинной оси листа (Прил. 2, рис.2, а-г).

Эпидерма листа растений из окрестности Байсуна, Калджарской долины Восточного Казахстана (Прил. 2, рис.2, а, б) и южных склонов Джунгарского Алатау очень мелкоклеточная (1360-1430 на 1 мм²), из Балхаш-Алакульской впадины – умеренно крупноклеточная (950-1000), устьица у всех образцов на полюсах имеют т-образное утолщение. Около 20% устьиц аномоцитного типа, около 80% - диацитного. Следует отметить, что большинство устьиц нижней эпидермы листа растений из Балхаш - Алакульской впадины окружены 4 клетками - двумя полюсовыми и двумя боковыми, сходными с устьицами однодольных (Прил. 2, рис.2, в,г) – признак подвинутости. Устьиц очень много (280-350 на 1 мм²) (табл. 5.2).

Мезофилл листа из северо-восточных отрогов Джунгарского Алатау более или менее редуцирован и составляет около 30-35% площади поперечного среза листа, остальную – проводящие пучки со склеренхимой. Мезофилл в крыльях изопалисадного строения, состоит из 2-6 рядов плотно расположенных коротких палисадных клеток. На абаксиальной стороне листа хлоренхима под эпидермой 1-слойная, ее клетки тангентально-прологоватые и мельче, чем клетки эпидермы. Проводящая система в середине листа 3-пучковая – медианная с сильноразвитой склеренхимной обкладкой и 2 мелкими боковыми со склеренхимой с абаксиальной стороны (Прил. 2, рис.3, а).

У растений же из Балхаш-Алакульской впадины (Южная Бетпакдала), Кызылкума, Каракумов листья крупнее, чем у растений из Джунгарского Алатау, без заметных крыльев, сами растения подушковидной (полушаровидной) формы. Проводящая система средней части листа состоит из 5 пучков – крупной медианной и 4-х латеральных (боковых), расположенных по два вертикально (друг над другом). Общая их площадь с механической тканью составляет 40-50% от площади поперечного среза листа. Остальную часть - 50-60% составляет хлоренхима, образованная из 4-5

слоев палисадных клеток, самые внутренние слои которых сравнительно мелкоклеточнее наружных (Прил. 2, рис.3, б).

2. A.lilacinum. Нами изучены растения из двух мест – сухих склонов Центрального Копетдага (Сулюкли) и каменистых склонов Туркестанского хребта. У растений из Копетдага листья опушены многочисленными (220-270 на 1 мм²) (от 5 до 120 мкм длины) простыми 1-3-клеточными волосками в смеси с небольшим числом таких же коротких стебельчато-головчатых железистых волосков (Прил. 2, рис.4, а). Таким образом, опушение листа этого вида сходно с таковым у представителей предыдущего вида, но по морфологии резко отличается от первого: простые волоски очень тонкостенные, слегка курчавые. Среди них много перетянутых, у большинства базальная клетка пузыревидно-расширенная, терминальная – узкая игловидная.

Листья у экземпляров растений с южного и юго-западного склонов Туркестанского хребта густо опушены (210 на 1 мм²) длинными толстостенными 2-5-клеточными простыми волосками. Они состоят как из цилиндрических, так и конусовидных, которые, переплетаясь друг с другом, образуют сравнительно густое покрытие (Прил. 2, рис.4, б). Как отмечают Н.А.Гвоздецкий и Ю.Н.Голубчиков [58], в горах Гиссаро-Алайской системы важным фактором ландшафтной дифференциации служит влияние экспозиции склонов, которое хорошо проявляется именно на северных склонах Туркестанского (как и Алайского) хребта. На его северном склоне растут прекрасные арчовые леса. Южный же склон крайне беден растительностью, голые скалы и каменистые осыпи покрыты темным пустынным загаром. Это свидетельствует о том, что на южных склонах этого хребта, где произрастают изучаемые растения, выпадает малое количество осадков, а густое волосяное покрытие, как известно, служит надежной защитой как от чрезмерного испарения, так и от солнечной радиации. Об этом же свидетельствует их полустелющаяся форма роста.

Эпидерма чрезвычайно крупноклеточная (800-900 на 1 мм²), расположение клеток слабо упорядоченное, очертания стенок клеток мелковолнистые, клетки слегка продолговатые по длинной оси листа (Прил. 2, рис.4, в,г). Устьиц умеренно много (210-230 на 1 мм²), 20-25% анизокитные, иногда встречаются отдельные аномоцитные устьица.

Форма поперечного среза листа и строение мезофилла растений из Центрального Копетдага и Туркестанского хребта такие же, как у растений *A.rungens* из Джунгарского Алатау, отличаясь лишь еще меньшей площадью хлоренхимы – 15-20% (Прил. 2, рис.5, а).

3. *A.albidum*. Растения собраны в адырах Кошкарчи Ферганской области. Листья почти голые, лишь на верхней эпидерме имеются редкие (20 на 1 мм²), короткие (70-80 мкм) простые волоски. Наружные стенки эпидермы толстые (до 3 мкм), эпидерма умеренно–крупноклеточная (1000-1100 на 1 мм² на верхней и 900-950 на нижней), очертание стенок клеток верхней эпидермы слабоизвилистое, нижней – извилистое. Число устьиц умеренно много (200-250 на 1 мм²).

Форма поперечного среза сходна с таковой у *A.lilacinum*, отличаясь лишь меньшими размерами крыльев и несколько выпуклой верхней стороной листа. У растений же из бассейна реки Пангоз Кураминского хребта поперечный срез снизу выпуклый, а сверху – с небольшим желобом. Боковые пучки расположены тангентально. Во всем остальном строение листа сходно с таковым у растений *A.rungens* из Балхаш-Алакульской впадины.

4. *A.subglabrum*. Растения данного вида взяты для изучения из двух точек ареала – Бишкента (Кашкадарья) и долины нижнего течения р.Кафирниган. Листья первых опушены редкими чрезвычайно толстостенными щетинистыми 1-2-клеточными простыми волосками (длина 60-110 мкм). Эти растения произрастают на высоте около 400 м над ур.м., где количество годовой суммы осадков не превышает 150 мм.

Нами [113; 114] было показано, что у видов, произрастающих в адырах, листья голые или редко опушены. Такая закономерность наблюдается и в случае с растениями данного вида. У растений из долины нижнего течения реки Кафирниган листья опушены редкими одиночными короткими 1-3-клеточными волосками пузыревидной базальной и игловидной терминальной клетками и редкими 1-2-клеточными короткими (длина 40-80 мкм) широкими простыми волосками конусовидной формы по 1-3 в группах (Прил. 2, рис.6, а,б).

Эпидерма листа изученного растения из Бишкента очень крупноклеточная (880-930 на 1 мм²). Расположение клеток упорядоченное. Клетки верхней эпидермы продолговатые по длинной оси листа. Клетки нижней эпидермы удлинённые и длинные, расположение клеток явно упорядоченное; стенки почти прямые. На верхней эпидерме около 15-25% устьиц составляют анизокитные, 2-5% - аномоцитные; на верхней эпидерме большинство клеток окружено четырьмя клетками (Прил. 2, рис.7, а,б). Устьица умеренно многочисленные (240-260 на 1 мм²). У растения из Кафирнигана эпидерма крупноклеточная, клетки многоугольные, распластаные, слабо упорядоченные. (Прил. 2, рис.7, в,г)

Листья растения из долины р.Кафирниган (Бабатаг, Западный Памиро-Алай) сравнительно узкие. Крылья в отличие от предыдущих видов, более толстые, где хлоренхима состоит из 3-5 слоев коротких палисадных клеток. Проводящая система с склеренхимой составляет 55-65% (Прил. 2, рис.5, б) площади поперечного сечения.

5. *A.tenuifolium*. Листья растений, собранных нами на северо-западном каменисто-мелкоземистом склоне адыра в местечке "Койкулак" (левый берег р.Майли-сай, Чаткальский хребет), почти голые, опушены редкими (70-80 на 1 мм²), очень мелкими щетинистыми одноклеточными простыми волосками-папиллами (длина 5-40 мкм) (Прил. 2, рис.8, а,б). Такого же опушения

листья растений из окрестности г. Майли-Сай. Высота места распространения этого вида в указанном районе не превышает 600-1000 м над ур.м.

Эпидерма чрезвычайно крупноклеточная (750-790 на 1 мм²), расположение клеток явно упорядоченное, клетки продолговатые, их стенки слабо извилистые; устьица многочисленные (250-280 на 1 мм²), из них 10-15% составляют аномоцитные (Прил. 2, рис.8, в,г).

Поперечный срез листа независимо от места произрастания подушковидной формы с двумя короткими крыльями, где и приурочена хлоренхима, образованная 2-3 слоями коротких палисадных клеток, окружающих 2 мелких боковых пучка. Проводящая система вместе со склеренхимой составляет почти 80-85% площади поперечного среза листа. Хлоренхима над и под медианной жилкой полностью редуцирована и сохранена лишь в крыльях.

6. A.stenostegium. Опушение листа этого вида изучено у растений, собранных в 20 км на востоке от Иолатана и в самом Иолатане (Каракумы). У первых листья опушены с обеих сторон длинными (300-500 мкм) тонкостенными, более или менее курчавыми простыми волосками по 4-5 в группах, многие из них перетянутые, у растений из Иолатана опушена такими же волосками, но сравнительно меньшим числом - по 3-4 волоска в группах (Прил. 2, рис.9, а,б).

Эпидерма самая крупноклеточная в роде (550-580 на 1 мм²), очертания стенок почти прямые, клетки верхней эпидермы продолговатые, нижней длинные; устьица многочисленные (230 на 1 мм²) на верхней и мало (160 на 1 мм²) – на нижней эпидерме. Около 10% устьиц составляют аномоцитные, остальные диацитные; на нижней эпидерме большинство устьиц окружено четырьмя клетками (Прил. 2, рис.9, в,г).

Поперечный срез листа подушковидной формы, крылья более развитые, толстые, без проводящих пучков, где расположено 3-4-слойная палисадная паренхима. Хлоренхима на адаксиальной и абаксиальной

сторонах медианной жилки отсутствует, ее место занято механической тканью. Проводящая система состоит из 3 проводящих пучков – очень крупной медианной жилки с развитой склеренхимой и двух очень мелких боковых без склеренхимы, которые вместе занимают 55-65% от площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.10).

7. A.korshinskyi. Растения этого вида собраны на холмах (адырах) Копетдага. Листья голые или почти голые. Эпидерма очень крупноклеточная (730-800 на 1 мм²), клетки расположены более или менее упорядоченно, очертания их стенок слабо извилистые или почти прямые; клетки слегка продолговатые; устьица малочисленные (170-230 на 1 мм²), из них 10-15% составляют аномоцитные и анизациитные.

Поперечный срез листа вертикально-яйцевидный. Проводящая система в середине листа 1-пучковая. Вместе с механической тканью она занимает около 80-90% от общей площади поперечного среза листа. Хлоренхима на абаксиальной стороне листа проводящего пучка 2-слойная. В остальных местах хлоренхима 1-рядная, клетки ее тангентально продолговатые (Прил. 2, рис.11, а,б).

8. A.adenophorum. Растения с гор Беш-арча (Бабатаг), являющихся одним из юго-восточных отрогов Гиссарского хребта, имеют листья, опушенные простыми волосками различной длины (длины 100-210 мкм) и средней густоты (170-160 на 1 мм²). На верхней эпидерме волоски тонкостенные, конусовидные, длинные, некоторые перетянутые с пузыревидно расширенной базальной клеткой. Почти у всех волосков терминальная клетка игловидной формы (Прил. 2, рис.12, а), на нижней эпидерме волоски короткие (80-100 мкм), 1-2-клеточные, с широким диаметром, конусовидной формы. У отдельных волосков базальная клетка пузыревидно расширенная (Прил. 2, рис.12, б). У растений с окрестностей Шаартуза (Южный Таджикистан) листья опушены с обеих сторон густыми толстостенными щетинистыми простыми волосками (длина 100-160 мкм),

состоящими из 1-3 клеток. Все волоски прижаты к эпидерме и направлены к верхушке листа (Прил. 2, Рис.12, в,г). Согласно данным «Атласа Таджикистана» [10], по характеру горы Гиссарского хребта относятся к группе недостаточно влажных, хотя получаемое количество осадков больше, чем в Памиро-Алае, так как на южных склонах очень велики инсоляция и испарение, что нередко делает их относительно засушливыми, «а на подветренных склонах даже в средней части горы местами выпадает за год менее 200 мм» [58].

Эпидерма очень крупноклеточная (840-950 на 1 мм²), расположение клеток верхней эпидермы беспорядочное, нижней – упорядоченное, клетки слегка продолговатые (Прил. 2, рис.13, а,б), очертания их стенок извилистые, устьиц мало (168-189 на 1 мм²), около 10% их составляют анизоцитные и аномоцитные.

Поперечный срез листа полушаровидной формы, снизу сильно выпукло-круглая, сверху слегка желобчатая. Хлоренхима с абаксиальной и адаксиальной стороны листа отсутствует. Она формируется только в крыльях, где состоит из 2-3 слоев палисадных клеток, в центре которых расположены 2 мелких боковых пучка со склеренхимными волокнами. Проводящие пучки с механической тканью составляют 85-90% от общей площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.11, в).

9. A.krascheninnikovii. Листья растений, взятые из окрестности Талимарджана в полынной пустыне (Кашкадарьинская степь), опушены редкими группами из 2-3 тонкостенных простых волосков до 250 мкм длины, некоторые из них перетянутые (Прил. 2, рис.14, а), базальные 1-3 клетки которых всегда шире терминальных, игловидной формы. Нижняя поверхность листа почти голая, встречаются редкие мелкие простые щетинистые и такие же мелкие стебельчато-головчатые железистые волоски (Прил. 2, рис.14, б).

Нижняя эпидерма листа крупноклеточная (1000-1100 на 1 мм²), верхняя - чрезвычайно крупноклеточная (700-750 на 1 мм²). Расположение клеток беспорядочное, очертание стенок извилистое на нижней и сильно извилистое – на верхней эпидерме (Прил. 2, рис.14, в, г).

Устьица на нижней эпидерме самые многочисленные среди видов рода (480-520 на 1 мм²), на верхней - малочисленные (230-270 на 1мм²), около 10-20% устьиц составляют аномоцитные и анизоцитные.

Форма поперечного среза листа более или менее лентовидная. Лист снизу слегка выпуклый, сверху – почти гладкий. Толщина листа из окрестности Тамды около 400-500 мкм. Проводящая система состоит из 3 пучков – медианного с развитой механической тканью и из двух мелких боковых без нее, которые составляют 40-45% от общей площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.15, а). Остальную часть занимают хлоренхима, образованная 2-5 слоями клеток палисадной паренхимы. Листья растений из бассейна реки Амударьи более толстые - толщины 600-650 мкм. Форма и строение поперечного среза почти такие же, как у растений из окрестности Тамды и отличаются лишь большим числом слоев хлоренхимы, образованной 4-8 слоями палисадных клеток.

10. *A.brevibracteatum*. Опушение листа у растений, собранных в адырах у реки Саргыш Бухарской области, состоит из простых курчавых, 2-3-клеточных простых, тонкостенных волосков средней густоты (120-380 на 1мм²) и различной длины (50-200 мкм), у которых терминальная клетка игловидной формы. Многие из них перетянутые. На верхней стороне листа большинство волосков переплетаются друг с другом. У большинства волосков базальная клетка, продолговато-расширенная. На нижней эридерме волоски редкие (Прил. 2, рис.16, б). Листья же у растений, произрастающих на южных склонах Туркестанского хребта в начале подъема на перевал Шахристан (1000-1300 м над ур.м.) с верхней стороны густо (170-190 на 1мм²), опушены длинными (150-200 мкм) переплетающимися 3-4-

клеточными простыми волосками; многие из них перетянутые, у других терминальная клетка шиловидная. Нижняя эпидерма листа опушена редкими малочисленными (40-50 на 1 мм²) такими же, как на верхней поверхности, волосками, но короткими (50-120 мкм) (Прил. 2, рис.16, а). У большинства волосков базальная клетка пузыревидно-расширенная. Густое опушение с верхней стороны листа этого вида следует объяснить высокой солнечной радиацией в местах его произрастания. Таким образом, можно утверждать об увеличении, как и у других видов, густоты и длины волосков листа с поднятием растений с долины в горы.

Эпидерма листа растений с перевала Шахристан Туркестанского хребта чрезвычайно крупноклеточная (750-790 на 1 мм²), расположение клеток упорядоченное, большинство из них продолговатые, стенки слабоизвилистые, извилистые (Прил. 2, рис.16, в,г). Устьица очень малочисленные (130-160 на мм²), только дицитные. Эпидерма листа растений с берегов р.Сартыш Бухарской области умеренно мелкоклеточная (900-1000 на 1 мм²), расположение клеток слабо упорядоченное, их стенки мелковолнистые; устьица малочисленные (180-200 на 1 мм²), около 5-10% составляют аномоцитные, реже – анизоцитные.

Форма поперечного среза листа растения из Туркестанского хребта и его анатомическое строение такие же как у *A.adenophorum*, толщина листа в пределах 550-650 мкм (Прил. 2, рис.15, б).

11. *A.aculeatum*. По данному виду имеется материал лишь с одного места - из известнякового склона горы Ак-тау перед выходом в долину. В этих местах за вегетационный период выпадает не более 200 мм осадков. К тому же, как известно, известняковые (карстовые) горы не удерживают влагу на поверхности почвы - вода уходит вглубь. Подобные условия внешней среды обуславливают густое опушение простыми волосками, которое защищает от сильной инсоляции и транспирации. Данный вид отличается от других конусовидными волосками, базальная клетка которых сильно

колбообразно расширена. Среди них немало перетянутых (Прил. 2. рис.17, а,б).

Строение эпидермы такое же, как у предыдущего вида, отличается лишь чрезвычайно многочисленными (400 на 1 мм²) устьицами (Прил. 2, рис.17, в,г).

Форма поперечного среза листа такая же, как у *A.adenophorum* и *A.brevibracteatum*. Толщина листа в пределах 700-800 мкм, но отличается многослойностью (4-8 рядов) хлоренхимы, образованной только палисадными клетками, за исключением абаксиальной стороны медианной жилки, где ее клетки тангентально продолговатые расположены в один ряд под эпидермой.

Проводящие пучки вместе с механической тканью составляют, как и у *A.pungens*, *A.stenostegium*, *A.subglabrum*, *A.albidum*, около 50-60% от общей площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.18, а). Следовательно, эти ткани листа растений, обитающих в адырах и степях, среднего развития и занимают 50-60% площади листа.

12. *A.pulchrum*. Растение этого вида также изучено из одного места ареала – из восточной окраины Заравшанского хребта. Этот район "отличается большой сухостью" [175]. Листья сверху опушены многочисленными (200-220 на 1 мм²), но не длинными 1-3-клеточными перетянутыми простыми волосками (60-160 мкм) в смеси со сравнительно мелкими стебельчато-головчатыми железистыми волосками (Прил. 2, рис.19, а). Как отмечалось, ксерофильные условия данной местности явились причиной более или менее густого опушения листьев. Нижняя поверхность листа опушена менее густыми и железистыми простыми волосками (Прил. 2, рис.19, б).

Эпидерма умеренно мелкоклеточная (950-1100 на 1 мм²), расположение клеток явно упорядоченное, клетки удлинены по направлению длинной оси листа, очертания стенок клеток верхней эпидермы извилистые,

нижней - сильно извилистые. Устьица малочисленные (170-200 на 1 мм²), диацитные (Прил. 2, рис.19, в, г).

Поперечный срез листа слабо подушковидной формы с 2 равными толстыми крыльями. Толщина листа 450-500 мкм. Проводящая система 3-пучковая, склерехимные волокна сильно развиты только у медианной жилки, у боковых отсутствуют. Мезофилл листа, как и у предыдущих видов, изопалисадного строения, 2-4-слойная в крыльях, клетки палисадной паренхимы на абаксиальной стороне медианной жилки тангентально удлиненные: проводящая система со склеренхимными волокнами составляет 55-60% площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.18, б).

13. A.elatius. Растение голое, эпидерма листа у растений из междуречья Вахш-Пяндж мелкоклеточная (1050-1150 на 1 мм²), расположение клеток беспорядочное, очертания стенок клеток почти прямые; устьица многочисленные (380-430 на 1 мм²), длинная ось направлена в различные стороны. 10-15% устьиц диацитного, 85-90% - аномоцитного типа. У растений из Каракумов верхняя эпидерма мелкоклеточная (1200 на 1 мм²), нижняя - крупноклеточная (800-860 на 1 мм²), устьица многочисленны на верхней эпидерме (500 на 1 мм²) и очень малочисленны на нижней (200 на 1 мм²), их расположение, как и клеток, беспорядочное, остальные диацитные, реже анизокитные. Эпидерма листа у растений из Каракалпакии (Кызылкум) также мелкоклеточная (1100-1250 на 1 мм²), расположение беспорядочное (как и устьиц), их стенки слабо извилистые и извилистые; устьица умеренно многочисленные (280-300 на 1 мм²), устьица диацитного типа составляют 10-20%, а остальные – аномоцитного, реже анизокитного типа. Таким образом, этот вид резко выделяется большим количеством (80-90% от общего числа устьиц) аномоцитных устьиц (Прил. 2, рис.20, а,б).

Форма поперечного среза листа лентовидная или ланцетовидная, его толщина в пределах 500-600 мкм в зависимости от места произрастания. Проводящая система средней части листа состоит из 5 пучков – крупной

медианной и по 2 мелких боковых, общая площадь которых составляет не более 30-40% от общей площади поперечного среза листа; остальную площадь занимают хлоренхима, образованная из 5-7 рядов палисадных клеток, чем резко отличается от предыдущих видов (Прил. 2, рис.21). Эти признаки листа свидетельствуют о сравнительно меньшей засушливости местообитания данного вида.

14. *A.borsczowii*. Образцы растений этого вида взяты из 4 точек ареала: в саксауловом лесу около станции Чили в Казахстане и в полынно-боялычной степи в Тургайской ложбине, в песках Бухарской области (Кызылкум), у которых листья голые, так как они растут среди других растений и в меньшей напряжённости радиации. У образцов растений, произрастающих в песках у подножия Каратау (Южный Казахстан), они опушены сравнительно редкими (100-102 на 1 мм²), 1-2-клеточными, толстостенными, короткими (длина 30-50 мкм), щетинистыми простыми волосками (Прил. 2, рис.22 б,в). Эти волоски из-за небольшой длины и редкого расположения не могут оказать существенной защиты от транспирации и инсоляции.

Эпидерма листа из Южного Казахстана умеренно крупноклеточная (800 на верхней, 1000-на нижней), расположение клеток почти беспорядочное, слегка продолговатое, их стенки почти прямые, устьица умеренно многочисленные (210-290 на 1 мм²), около 40% устьиц диацитные, остальные - аномоцитные, реже – анизоцитные. Эпидерма листа растений из окрестности железнодорожной станции Чили очень крупноклеточная (850-950 на 1 мм²), расположение клеток слабоупорядоченное, стенки клеток слабоизвилистые, клетки слегка продолговатые, удлинённые и длинные на нижней эпидерме, около 20-30% устьиц верхней эпидермы диацитные, остальные - аномоцитные, реже - анизоцитные; устьица многочисленные (280-300 на 1 мм²), часть устьиц нижней эпидермы диацитные, другие окружены 3-4 клетками (Прил. 2, рис.22, г,д).

Таким образом, *A. elatius* и *A. borsczowii* отличаются от предыдущих видов большим числом аномоцитных устьиц (70-90% от общего их количества) и беспорядочным расположением клеток и устьиц, которые рассматриваются признаками примитивными.

Форма и анатомическое строение поперечного среза листа такие же, как у *A. albidum*, *A. subglabrum*, *A. tenuifolium*, *A. adenophorum* и *A. brevibracteatum*, отличаются лишь более острыми (тонкими) верхушками крыльев. Толщина листа около 500-550 мкм. Проводящая система 3-пучковая, состоит из крупного медианного и 2 очень маленьких боковых, которые вместе со склеренхимой занимают 75-80% от общей площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.22, а), чем отличается от *A. elatius*.

15. *A. leiostegium*. Опушение листа этого вида изучено у экземпляров, собранных нами в песках у дельты Амударьи и Западного Тянь-Шаня (Куксайский рудник, Таджикистан). Опушение состоит из редких (20-30 на 1 мм²) коротких (длина 30-50 мкм) 1-2-клеточных толстостенных, щетинистых простых волосков, что характерно большинству степных видов.

Эпидерма, независимо от места произрастания, чрезвычайно крупноклеточная (750-800 на 1 мм²), клетки распластанные, устьиц мало (150-280 на 1 мм²), их расположение слабоупорядоченное, очертание стенок извилистое, слабоизвилистое; у растения из дельты Амударьи 60-70% устьиц аномоцитные (Прил. 2, рис.23, а,б), из Западного Тянь-Шаня –5-8%, 92-95% составляют диацитные (Прил. 2, рис.23, в).

Анатомическое строение листа изучено лишь у растений из верхней полосы западной части Каратау (мелкоземисто-каменистое плато). Форма поперечного среза слаботрехгранная, с толщиной 400-450 мкм; проводящая система 3-пучковая, составляющая вместе со склеренхимной 60-70% площади поперечного среза листа. Мезофилл листа, как и у других, изопалисадного строения, состоит из 2-4 слоев палисадных клеток, которые

окружают со всех сторон проводящие пучки, как медианные, так и боковые (Прил. 2, рис.24, а).

16. *A.cyptostegium*. Листья растения из юго-восточной окраины рудника Хол-ата в Кызылкуме голые, эпидерма чрезвычайно и очень крупноклеточная (660-850 на 1 мм²), расположение клеток явно упорядоченное, клетки несколько продолговатые, стенки извилистые, слабоизвилистые; устьица умеренно-многочисленные (200-230 на 1 мм²), их расположение также упорядоченное, аномоцитные устьица составляют всего 3-5% (Прил. 2, рис.25, а,б).

Форма поперечного среза листа растений из Каракумов и Кызылкума продолговато-овальная, с толщиной 750-800 мкм. Проводящая система 3-пучковая, состоит из крупной медианной жилки с сильно развитыми склерехимными волокнами и 2 мелких боковых также с механической тканью, которые занимают 45-50% от общей площади поперечного среза листа (табл. 5.2). Каждый пучок имеет, как и у большинства видов, однорядную водоносную обкладку, строение мезофилла изопалисадное, образован 3-4 слоями палисадных клеток на абаксиальной и адаксиальной сторонах пучков и 6-8 слоями – между пучками. Эти признаки листа свидетельствуют о более благоприятных для данного вида условиях среды местообитания.

5.1.2. Секция *Turbinaria*

Листья представителей этой секции голые, поэтому приводим лишь описание их эпидермы.

Форма поперечного среза видов секции *Turbinaria* – *A.micronatum* и *A.microcephalum* - полушаровидная, без крыльев, снизу выпуклая, сверху слегка желобчатая, с толщиной 450-600 мкм (См. табл.5.2).

17. *A.micronatum*. Эпидерма листа растения из Центрального Копетдага крупноклеточная (1000-1100 на 1 мм²), стенки почти прямые, реже слабоизвилистые, расположение клеток беспорядочное, устьиц мало (150 - на

верхней, 200 – на нижней эпидерме), около 30-40% устьиц аномоцитного типа, а остальные - диацитные (Прил. 2, рис.26, а,б).

Проводящая система листа 5-пучковая; у большинства растений среднегорья этого вида склеренхима центральной жилки менее развита, чем у предыдущих видов. Однако у отдельных экземпляров растений, произрастающих в высокогорье, она более развита, чем у растений среднегорья (Прил. 2, рис.27, а); проводящая система с механической тканью у растений среднегорья занимает более 20%, высокогорья - 30% от общей площади поперечного среза листа. Все проводящие пучки находятся в толще хлоренхимы; строение мезофилла листа изопалисадного типа, состоит из 3-6 слоев палисадных клеток. Такое строение проводящей системы и мезофилла говорит в пользу меньшей редукции хлоренхимы мезофилла листа этого вида, чем у предыдущих видов (за исключением *A.elatius* и *A.borsczowii*) и, следовательно, эти признаки можно рассматривать сравнительно примитивными.

18. *A.microcephalum*. У растений с перевала Арваз в Копетдаге верхняя эпидерма листа чрезвычайно крупноклеточная (750 на 1 мм²), нижняя – умеренно мелкоклеточная (1200 на 1 мм²), расположение беспорядочное, стенки клеток почти прямые, подобно в эпидерме *A.micronatum*, от 30 до 40% устьиц составляют аномоцитные, количество устьиц мало (200 – на нижней, 130 – на верхней эпидерме); эпидерма листа растений из ущелья Ай-дара в Копетдаге также умеренно мелкоклеточная (1000- на нижней, 1160 – на верхней), стенки клеток почти прямые, слабо извилистые, расположение клеток беспорядочное, устьица умеренно многочисленные (250 – на верхней, 160 – на нижней), их расположение, как и клеток, беспорядочное, около 30-40% составляют аномоцитные (Прил. 2, рис.26, в,г).

A.microcephalum отличается от *A.micronatum* более узкими листьями, 3-пучковой проводящей системой, более развитой, чем у *A.micronatum*

склеренхимой центральной жилки и отсутствием таковой у боковых (Прил. 2, рис.27, б). Механическая ткань вместе с проводящими пучками составляют 30-35% площади поперечного сечения.

Таким образом, виды секции характеризуются голыми листьями, беспорядочным расположением эпидермальных клеток и устьиц и небольшим числом последних.

5.1.3. Сек. *Pleiosperma*

19. *A.sordidum*. Вид распространен только в Копетдаге и Бадхызе. Нами изучено опушение листа растений из 3-х точек его ареала — Центральном Копетдаге, в районе выхода к долине Шахгар; северных отрогах горы Душак, вблизи "Янги-кала" в полынной полупустыне; щебнистых склонах в окрестности Фирюза (См. табл. 5.2). У растений, собранных из этих трёх мест ареала, листья опушены только с верхней стороны многочисленными (160-210 на 1 мм²), но короткими (40-150 мкм дл.) 1-2-клеточными, часто щетинистыми простыми волосками в смеси со стебельчато-головчатыми железистыми волосками (Прил. 2, рис.28, а,б). Однако некоторыми деталями эти растения все же отличаются друг от друга. Например, у растений из окрестности Душак количество волосков наибольшее, длина средняя, число железистых волосков больше, чем у растений из других мест. У растений из Фирюзы волоски крупнее и толстостеннее, чем у растений из горы Душак. Эти признаки говорят, по-видимому, о большей сухости воздуха либо сильной радиации, либо и о той, и о другой вместе, чем в других точках ареала. Среди волосков листа растений из окрестности Фирюза имеются вильчато-раздвоенные простые волоски, реже - железистые (Прил. 2, рис.28, б).

Климат Копетдага, по данным К.В.Станюковича [175], отличается крайней континентальностью, сухостью и температурным режимом, свойственным северной части субтропической зоны. Количество осадков, выпадающих в горах, очень невелико и почти равно массе осадков,

выпадающих у подножия горы в пустынях. Так, например, в Говдане (Копетдаг) на высоте около 1500 м выпадает 218 мм в год, в то время как в Карши (высота 383 м над ур.м.) - 210 мм, т. е. почти столько же. Максимум осадков приходится на весну, но в горах чуть позже, чем в низинах, - не в марте, а в мае. Водное питание растительности Копетдага затруднено еще наличием известняков и карстов, что приводит к быстрому уходу под дно.

Эпидерма листа растений, независимо от места произрастания в пределах Копетдага, крупноклеточная и очень крупноклеточная (600-947 на 1мм^2), расположение клеток от слабоупорядоченного до ясноупорядоченного, стенки клеток слабоизвилистые; устьица - от очень малочисленного до многочисленного (150-300 на 1мм^2), по типу устьица, как правило, диацидные, но встречаются до 25% аномоцитных, т.е. несколько меньше, чем у видов сек. *Turbinaria*, реже - анизоцитные (Прил. 2, рис.28, в,г).

Форма поперечного среза листа растений из Сулюкли и из окрестности Фирюза полушаровидная, снизу сильновыпуклая, сверху - слабожелобчатая, с более или менее крупными толстыми крыльями, толщиной 500 (из Сулюкли) – 600 мкм, проводящая система у растений из окрестности Фирюза 5-пучковая с сильноразвитой механической тканью у центральной жилки и отсутствием ее у двух мелких боковых пучков. Проводящая система с механической тканью занимает 40-45% от общей площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.29, а), заметно больше, чем у видов сек. *Turbinaria*. У растений же из окрестности Сулюкли проводящая система 3-пучковая (центральная крупная и 2 мелких боковых), которая вместе с склеренхимой занимает 50-60% от площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.29, б), т. е. в два раза больше, чем у предыдущих (последних) двух видов.

У растений из северных отрогов горы Душак, произрастающих в полынной пустыне, поперечный срез листа слабоподушковидной формы, без крыльев, снизу слегка выпуклый, сверху почти ровный, чем отличается

от растений из других мест Центрального Копетдага. Проводящая система 3-пучковая, занимающая вместе с механической обкладкой около 40% площади поперечного среза листа. Однако у всех растений этого вида, независимо от места произрастания, проводящие пучки (как центральный, так и боковые) находятся в толще хлоренхимы, чем имеет сходство с видами сек. *Turbinaria*. Строение мезофилла листа изопалисадного типа и состоит из 3-5 слоев палисадных клеток.

20. *A.glandulosum*. Трихомы листа изучены у растений, собранных из 3 точек географического распространения вида: из Бяз-тепе (Копетдаг), в горах Чапандаг Ашгабатского района и из вершины Душак (Копетдаг). Размеры волосков и степень опушенности листа этих растений такие же, как у листа *A.sordidum*, лишь у растений из Бахордена листья опушены сравнительно редкими (140-190 на 1 мм²) и короткими простыми железистыми волосками (Прил. 2, рис.30, а,б).

Эпидерма листа растений из горы Бяз-тепе (Копетдаг) очень мелкоклеточная (1300-1470 на 1 мм²), устьица чрезвычайно многочисленные (370-420 на 1 мм²) (Прил. 2, рис.30, а); эпидерма листа растений из двух других точек Копетдага чрезвычайно крупноклеточная и очень крупноклеточная (700-1000 на 1 мм²); расположение клеток эпидермы у всех изученных экземпляров более или менее упорядоченное, стенки клеток слабоизвилистые и извилистые, устьица очень малочисленные (120-210 на 1 мм²), 15-20% из них анизоцитные, реже – аномоцитные (Прил. 2, рис.30, в,г).

Форма поперечного среза листа из верхней полосы среднегорья (1500-1700 м над ур.м.) полушаровидная, снизу выпуклая, сверху почти ровная или слегка желобчатая с толщиной поперечника 700-800 мкм, крылья как таковые незаметны. Проводящая система 6-8-пучковая крупная центральная и по 2 небольших боковых пучка, между ними и центральной жилкой находятся по 2-3 мелких пучка; проводящая система вместе со склеренхимой занимает 50-

60% площади поперечного среза листа (Прил. 2, рис.31, а,б), чем имеет сходство с растениями *A.sordidum* из окрестности Сулюкли.

В отличие от видов сек.*Turbinaria* и вида *A.sordidum* растение *A.glandulosum* характеризуется более близким расположением проводящих пучков и тангентально продолговатыми или 4-гранными клетками хлоренхимы между эпидермой и склеренхимой центральной жилки с абаксиальной стороны листа. В остальной части поперечного среза листа хлоренхима состоит из 2-3(4) слоев палисадной паренхимы. Листья же растений с вершины Душак (1900 м над ур.м.) почти игловидные, форма поперечного среза более или менее яйцевидная – снизу сильно выпуклая, сверху слегка желобчатая, с толщиной поперечника 550-630 мкм. Проводящая система 3-пучковая. Пучки со склеренхимными волокнами занимают около 70-75% площади поперечного среза листа. Следовательно, условия на вершине Душак более суровые, чем в других местах ареала и способствуют формированию узких игловидных листьев с большим удельным весом механической ткани проводящих пучков (Прил. 2, рис.31, в).

21. *A.schugnicum*. Волоски листа этого вида изучены у образцов растений, взятых из двух точек его классического ареала, - юго-западного склона Шугнанского хребта (Западный Памир) на высоте 2500 м над ур.м. на южной границе Памирского ботанического сада в Хороге и северного щебнистого склона этого хребта на левом берегу р.Шахдарья на высоте 2900 м над ур.м.; листья растений из этих двух мест сверху опушены чрезвычайно густыми (300-400 на 1 мм²), хотя и сравнительно короткими (20-80 мкм дл.), 1-2-клеточными толстостенными щетинистыми простыми волосками в смеси со сравнительно редкими короткими (20-40 мкм) стебельчато-головчатыми железистыми волосками с крупными головками (Прил. 2, рис.32, а). Однако растение с юго-западного склона отличается от растений северного редкими простыми волосками с пузыревидно-расширенными базальными клетками и более широким диаметром терминальной клетки (Прил. 2, рис.32, б).

Эпидерма листа растений - от умеренно мелкоклеточной (900-1000 на 1 мм^2) на верхней до чрезвычайно крупноклеточной (650-750 на 1 мм^2) на нижней эпидерме, расположение клеток явно упорядоченное, клетки эпидермы листа растений с юго-западных склонов Шугнанского хребта узкие, удлинённые и длинные по длинной оси листа, узкие, стенки клеток слабоизвилистые (Прил. 2, рис.32, в,г), у растений с левого берега р.Шахдарья — слегка продолговатые, стенки клеток мелкоизвилистые (Прил. 2, рис.32, д,е); устьица листа у обоих экземпляров, за редким исключением, диацитные, редко встречаются аномоцитные или анизоцитные; устьица малочисленные (170-200 на 1 мм^2).

Листья из бассейна р.Шахдарья более широкие, форма поперечного среза продолговато трехгранная, снизу выпуклая, сверху - слабо широко желобчатая. Проводящая система 5-пучковая, толщина поперечника 580-630 мкм; пучки со склеренхимой занимают 45-55% площади поперечного среза листа, боковые пучки сближенные, центральные на расстоянии в 8-10 клеток от боковых. Хлоренхима состоит, как и у предыдущих видов, из плотно расположенных клеток 3-5-слойной палисадной паренхимы (Прил. 2, рис.33). Листья из окрестности Хорогского ботанического сада в 1,5 раза уже, чем у растений из бассейна реки Шахдарья, поперечный срез листа подушковидной формы, снизу выпуклый без заметных крыльев, сверху - слабо выпуклый. Толщина поперечника листа находится в пределах 550-600 мкм. Проводящая система 3-пучковая, с механической тканью занимает около 60-65% площади поперечного среза листа. Хлоренхима состоит из 2-3-слойной палисадной паренхимы (Прил. 2, рис.34, а).

Здесь также наблюдается развитие более тонких листьев с сильно развитой склеренхимой проводящих пучков в более ксерофильных условиях, чем в долинах р.Шахдарья.

5.1.4. Сек. *Macrostegia*

22. A.korolkowii. По этому виду опушение листа изучено у растений, собранных нами из 3-х точек его ареала, - песках в окрестности Тешекли (правый берег р.Амударьи), окрестностях станции Репетек в Каракумах и юго-восточной части Муюнкума (Южный Казахстан) (См. табл.5.2).

Листья всех изученных растений почти голые - на верхней поверхности имеются редкие (10-30 на 1 мм²), мелкие (длина 20-60 мкм) простые 1-2-клеточные волоски в смеси со стебельчато головчатыми железистыми. У растений из Репетека число железистых волосков на 1 мм² - 70, простых волосков - 10-20 (Прил. 2, рис.34, б) в то время как у растений из окрестностей Тешекли по 10 на 1 мм² из обоих типов волосков, из Муюнкумов - 20 и 50 на 1 мм² соответственно (Прил. 2, рис.34, в). Как видно из приведенных данных, по мере приближения к району Копетдага, т.е. с повышением высоты, число железистых волосков возрастает, и наоборот, с понижением высоты – снижается (см. табл. 5.2).

Эпидерма листа очень мелкоклеточная (1200-1400 на 1 мм²), расположение клеток беспорядочное, очертания стенок извилистые; устьица чрезвычайно многочисленные (350-380 на 1 мм²), расположение, как и клеток эпидермы, беспорядочное, как правило, они диацитные, около 40-50% составляют аномоцитные.

Листья ланцетовидные, форма поперечного среза листа длинная лентовидная, снизу выпуклая только с абаксиальной стороны центральной жилки. Толщина пластинки листа 300-320 мкм. Проводящая система 11-13-пучковая – центральная крупная и мелкие боковые. Проводящая система листа с механической тканью занимает 20-25% площади его поперечного среза. Мезофилл листа 4-6-рядный, изолатерально-палисадного строения – сверху и снизу по одному ряду палисадных и между ними 2-4 слоя губчатой паренхимы с плотно расположенными клетками; очень много крупных слизистых клеток внутри от верхней и нижней эпидермы. Наличие большого

количества крупных слизистых клеток является одним из путей меньшего испарения влаги. Таким образом в листе данного вида приспособление к постоянному недостатку влаги в процессе эволюции шло по направлению не столько увеличения механической ткани, сколько формирования крупных слизистых клеток и водоносной обкладки пучков. Все проводящие пучки, независимо от размера, имеют водоносную обкладку (Прил. 2, рис.31,г).

Признаки анатомического строения листа этого вида свидетельствуют о большей или меньшей обеспеченности влагой, слабой радиации.

23. *A.serawschanicum*. Растения взяты из трех точек ареала - северного склона Гиссарского хребта в районе бассейна р.Кашкадарья, бассейна р.Зарафшан (вблизи дельты) и щебнисто-каменистого склона Заравшанского хребта у р.Магнай-дарья.

Листья у всех растений опушены средней густоты (60-90 на 1 мм²) короткими (30-70 мкм) простыми волосками только с верхней стороны листа, что, по-видимому, является результатом большей или меньшей обеспеченности влагой вследствие близости места распространения растений к берегам названных рек.

Район Заравшанского хребта (у р.Магнай-дарья) отличается большей сухостью [175] и радиацией, чем в двух других местах, что, вероятно, повлияло на развитие на верхней поверхности листа сравнительно большего количества (80-90 мкм) 1-2-клеточных простых коротких (30-60(70) мкм) толстостенных, щетинистых волосков (Прил. 2, рис.35, а).

Эпидерма листа растений из указанных точек очень крупноклеточная (850-1000 на 1 мм²), расположение клеток более или менее упорядоченное; у растений из бассейна реки Заравшан стенки клеток извилистые и сильноизвилистые (Прил. 2, рис.35, б,в), из Заравшанского хребта – слабо извилисты (Прил. 2, рис.35, г,д), из северного склона Гиссарского хребта, подобно эпидерме растения из бассейна р.Заравшан, извилистые; число

устьиц многочисленно (240-350 на 1 мм²), до 20% из них являются аномоцитными и анизоцитными.

Поперечный срез листа слабоподушковидной формы, снизу несколько выпуклый, сверху - слабовыпуклый, без крыльев, независимо от места произрастания. Проводящая система 3-пучковая, находится в толще хлоренхимы и занимает в пределах 50-55% площади поперечного среза листа. Толщина поперечника листа 500-520 мкм. Хлоренхима образована из 3-5 слоев палисадных клеток, лишь на абаксиальной стороне главной жилки между механической тканью и нижней эпидермой хлоренхима отсутствует (Прил. 2, рис.36).

24. A.coloratum. По этому виду опушение листа изучено у растений лишь из одного места его ареала - южного склона Туркестанского хребта, окрестностей кишлака Сайрам. Листья этих растений сверху опушены многочисленными (350-400 на 1 мм²) 1-3-клеточными толстостенными ресничатыми или щетинистыми простыми волосками (Прил. 2, рис.37, а) конусовидной формы. Снизу лист опушен менее густыми (280-300 на 1 мм²) и более короткими одноклеточными волосками такого же строения, как сверху (Прил. 2, рис.37, б). Подобное густое опушение листа этих растений объясняется, как отмечалось, крайней сухостью и высокой радиацией данной местности.

Верхняя эпидерма листа мелкоклеточная (1260 на 1 мм²), нижняя - умеренно мелкоклеточная (900-1200 на 1 мм²), расположение клеток верхней эпидермы беспорядочное, нижней – слабо упорядоченное, очертание стенок слабоизвилистое; устьица на верхней эпидерме чрезвычайно многочисленные (370 на 1 мм²), на нижней – умеренно многочисленные (210 на 1 мм²), 20-25% устьиц аномоцитные (Прил. 2, рис.37, в,г).

Форма и строение поперечного среза листа этого вида сходны с таковыми у растений *A.sordidum* из окрестности Душак (Копетдаг), хотя отличается от последних большим удельным весом (55-60%) проводящих

пучков со склерехимными волокнами (Прил. 2, рис.38), чем приближается к *A.serawschanicum* из Гиссарского и Заравшанского хребтов.

25. *A.jarmolenkii*. Растения получены из двух мест ареала: Шахрисабзского района – с гор Ходжа-гул-ата (2000 м над ур.м) и с южного склона гор Кетмен-чапти (3450 м над ур.м) Байсунского хребта. Листья растений из Шахрисабза сверху сравнительно густо (240-260 на 1мм²) опушены короткими (26-50 мкм) тонкостенными простыми волосками, снизу – такими же волосками, но более редкими (100 - 120 на 1 мм²) (Прил. 2, рис.39, а,б), у растений из Байсунского хребта – сверху опушены очень густо (350-450 на 1 мм²) простыми, несколько длинными – 40-90 мкм (Прил. 2, рис.39, в,г) волосками. Густое опушение связано, по всей вероятности, не столько засухой, сколько сильной радиацией на высокогорье.

Эпидерма листа у растений с южного склона Байсунского хребта чрезвычайно крупноклеточная (700-840 на 1 мм²), расположение клеток на нижней эпидерме явно упорядоченное, клетки удлиненные и длинные, на верхней эпидерме беспорядочные, клетки слегка продолговатые, стенки клеток почти прямые, слабоизвилистые; устьица на верхней эпидерме чрезвычайно многочисленные (420 на 1 мм²), на нижней – очень малочисленные (140 на 1 мм²), до 30% устьиц на верхней эпидерме аномоцитные и анизоцитные (Прил. 2, рис.40, а,б); нижняя эпидерма листа растений с гор Ходжа-гур-гур-ата (Гиссарский хребет) крупноклеточная (1100-1350 на 1 мм²), верхняя – мелкоклеточная (см. табл.5.2), расположение более или менее упорядоченное, что особенно хорошо видно на нижней эпидерме; очертание стенок клеток слабоизвилистое и извилистое, устьица чрезвычайно многочисленные (300-450 на 1 мм²), их расположение упорядоченное, до 10-15% устьиц аномоцитные и анизоцитные (Прил. 2, рис.40, в,г).

Форма поперечного среза листа у растений из обеих точек более или менее овальной формы без какого-либо намека на крылья. Листья очень

толстые, толщина поперечного среза листа 800-1000 мкм. У растений с верхней древесно-кустарниковой полосы г.Ходжа-гур-гур-ата (Шахрисабз) проводящая система 3-пучковая, имеет водоносную обкладку. Пучки со склеренхимой занимают 65-80% площади поперечного среза листа. Мезофилл листа, вернее хлоренхима, состоит из 1-2 рядов паренхимной клетки от палисадных (Прил. 2, рис.41, а) до тангентально продолговатых клеток под эпидермой, окружающих проводящую систему. У листьев, у которых хлоренхима не состоит целиком из палисадных клеток, центральная жилка не имеет водоносную обкладку. У листьев растений из Байсуна проводящая система образована 5 пучками - центральным и 4 (по 2 по бокам) мелкими пучками. Мезофилл 4-слойный, верхние 2 слоя состоят из палисадных клеток, нижний – из 2 слоев мелких тангентально продолговатых клеток (Прил. 2, рис.41, б).

5.2. Под *Drypis* L.

По литературным данным [232а], растения этого рода голые – не имеют каких-либо трихом. Однако у некоторых экземпляров, произрастающих в Греции, встречаются мелкие выросты – папиллы. Форма листа трехгранно-ланцетна с острой слабоколючей верхушкой.

У растений подвида *ssp.spinosa* клетки эпидермы листа более тонкостенные (Прил. 2, рис.42, а), чем у *ssp.jacquiniana* (1-1,5 мкм против 2 мкм у последнего). Расположение клеток эпидермы у обоих подвигов упорядоченное – клетки удлиненные или продолговатые вдоль длинной оси листа. У растений подвида *ssp.spinosa*, по данным В.К.Домас [231], эпидерма крупноклеточнее, чем у *ssp.jacquiniana*. Листья растений подвида *ssp.spinosa* крупнее, чем у подвида *ssp.jacquiniana*. Наше изучение показало, что количественные показатели эпидермы растений этого вида зависят от условий места произрастания независимо от подвиговой принадлежности. Например, количество эпидермальных клеток листа растений обоих подвигов из степной зоны Венгрии и Югославии (из степи Албании)

находится в пределах 800-1000 на 1 мм², у растений же с морских побережий и альпийской зоны Италии этот показатель равен 600 и 700 (см. табл. 5.2) (у подвидов *ssp.spinosa* и *ssp.jacquiniana* соответственно). 30-50% устьиц аномоцитные и анизоцитные, остальные – диацитные.

Мезофилл листа обоих подвидов склероморфного строения – клетки мезофилла удлинённые и продолговатые независимо от направления расположения. Они упакованы плотно, проводящие пучки (за исключением мелких) с абаксиальной стороны имеют механическую ткань различной степени развития, их площадь поперечного сечения листа у *D.spinosa ssp.spinosa* 40-50, у *D.spinosa ssp.jacquiniana* – 55-60% (Прил. 2, рис.43, а,б).

Таким образом, по более мелким размерам листа и толстой наружной стенке эпидермы, а также большей площади проводящей системы степень (см. табл.5.2) склерофильности структуры листа *ssp.jacquiniana* больше, чем у *ssp.spinosa*. Род *Drypis* отличается от *p.Acanthophyllum* заложением склеренхимы проводящих пучков только с нижней стороны листа, в то время как у последнего рода в большинстве случаев она формируется вокруг главной жилки в виде местомной обкладки.

Форма поперечного среза листа у *ssp.spinosa* удлинённо 4-гранная с глубоким желобом с верхней стороны листа. У растения *ssp.jacquiniana* листья различных размеров и формы: самые мелкие листья принадлежат растениям из итальянских Альп (Прил. 2, рис.43, в), средних размеров – из Венгрии, более крупные – с побережья Италии (Прил. 2, рис.43, г). Листья растений этого подвида снабжены тремя проводящими пучками: крупными медианными с мощно развитой склеренхимой и двумя менее крупными боковыми, также имеющими склеренхиму снизу. Форма поперечного среза листа - от треугольной до подковообразной (Прил. 2, рис.43, а,б).

5.3. Под *Kughitangia Ovcz.*

Род состоит из двух видов – *K.porovii* (Preobr.) Ovcz. и *K.knorringtoniana* (Schischk.) Ovcz. (см. табл. 5.2). Систематическое положение этого рода до сих пор остаётся спорным. *K.porovii* впервые был описан в 1916 г. Б.Н.Преображенским как *Gypsophila porovii* Preobr., *K.knorringtoniana* - Б.К.Шишкиным в 1936 г. как *Acanthophyllum knorringtonianum* Schischk.

Крупнейший знаток флоры Средней Азии А.Н.Введенский [46] последний вид также включил в род *Gypsophila*.

Как известно, при уточнении межвидовых границ значение имеют, наряду с морфологическими, и признаки анатомического строения различных органов растений.

Однако в литературе подобных сведений по интересующим нас видам мы не встречали, за исключением работы Т.А.Мадумарова и А.С.Дариева [115], где приводятся данные о большом сходстве строения поперечного среза листа и его эпидермы с таковыми у колючелистников. По данным литературы [197; 199], *K.porovii* - многолетнее растение, высотой 20-25 см, при основании одревесневшее, сильно ветвистое. Листья, как и у видов рода *Acanthophyllum*, бесчерешковые, трехгранные, сверху плоские, снизу выпуклые, игловидноколючие, горизонтально оттопыренные, очень коротко опушенные или голые, 1-2,5 см длины, в пазухах часто с укороченными бесплодными ветками; нижние отмершие сохраняются в виде буроокрашенных колючек. Цветки в конечных и пазушных 3-10-цветковых головчатых соцветиях на очень коротких цветоножках, как и у видов р.*Acanthophyllum*.

***K.knorringtoniana* (Schischk.) Ovcz.** По данным Б.К.Шишкина и А.Н.Введенского, сильно ветвистый полукустарник, высотой около 15 см. Листья бесчерешковые, горизонтально отклонённые, игловидные, сильно колючие, почти голые – сверху опушены редкими сосочками, тонкие, длиной от 1 до 2,5 см при основании шириной 0,5 до 1,5 мм, с зачаточными побегами

в пазухах. У *K.knorringtoniana* листья опушены только сверху редкими (30-35 на 1 мм²) короткими простыми волосками. Листья обоих видов игольчатые. У *K.porovii* шиловидные, у *K.knorringtoniana* с нижней стороны сильно выпуклые, сверху слабожелобчатые, очертание средней части у *K.porovii* округлоовальное (Прил. 2, рис.44), 85-95% площади поперечного сечения листа обоих видов занимают проводящие пучки и их механическая ткань. Подобную структуру мы рассматриваем как наиболее склерофильную по сравнению со всеми другими таксонами.

Общими признаками анатомического строения листа видов рода *Kughitangia* являются, как и у представителей р.*Acanthophyllum*, амфистоматность – наличие с обеих сторон листа устьиц различных типов - от диацитных до аномоцитных, 10-15% которых составляют аномоцитные и анизокитные, бороздчатая кутикула на поверхности эпидермы, очень толстые стенки ее клеток, наличие простых волосков на верхней стороне листа. Однако *K.knorringtoniana* отличается от *K.porovii* редкими (18-25 против 80-120 на 1 мм² у второго вида) простыми и железистыми волосками (см. табл. 5.2), округлым или яйцевидным очертанием поперечного сечения средней части листа с медианным проводящим пучком с сильно развитой механической тканью с нижней стороны и двумя мелкими латеральными, расположенными непосредственно по бокам от главного.

5.4. Под *Gypsophila* L.

Из 28 видов рода, распространенных в Центральной Азии, нами изучено анатомическое строение листа 12 видов (см. табл. 5.2). Изученные экземпляры исследуемых видов собраны в местах их распространения в среднем поясе гор Памиро-Алая (*G.herniarioides*, *G.cephalotes*, *G.capituliflora*), в Кызылкуме и Каракумах (*G.alsinoides*, *G.floribunda*, *G.diffusa*, *G.heteropoda*, *G.kraschenninkovii*), Копетдаге (*G.bicolor*, *G.elegans*) и Тянь-Шане (*G.aulieatensis*, *G.dshungarica*).

Листья линейные, линейно-ланцетные, продолговато-линейные, реже - трехгранные или яйцевидные.

Из 12 видов у трех – *G.floribunda*, *G.herniarioides* и *G.fedtschenkoana* листья опушены стебельчато-головчатыми железистыми в смеси со сравнительно редкими простыми волосками различной густоты и размера. У остальных видов листья совершенно голые.

Листья ***G.floribunda*** с обеих сторон опушены крупными 2-4-клеточными стебельчато-головчатыми железистыми волосками средней густоты (40-45 на 1 мм² площади), длиной 110-140 мкм. Форма волосков конусовидная, у большинства волосков базальная клетка пузыревидно-расширенная; клетки тонкостенные (40-50 на 1 мм²), часто встречаются группами из 4-5 волосков. У верхних листьев волоски более короткие и сравнительно многочисленны (80-90 на 1 мм²).

Листья ***G.herniarioides*** покрыты с обеих сторон сравнительно густыми (200-250 на 1 мм²) тонкостенными волосками: сверху 2-3-клеточными булавовидными и головчатыми железистыми длиной 80-120 мкм в смеси с редкими двухклеточными, очень тонкостенными простыми волосками длиной 60-70 мкм (Прил. 2, рис.45, а). Верхние листья опушены очень мелкими (длина 25-30 мкм) многочисленными (180-250 на 1 мм²) 1-2-клеточными булавовидными железистыми волосками (Прил. 2, рис.45, б), чем резко отличаются от предыдущего вида.

Опушение листа у ***G.trichotoma*** такое же, как у *G.floribunda*, у *G.fedtschenkoana* сходно с таковым листа *G.herniarioides*, но отличается от последнего более длинными (около 120 мкм) стебельчато-головчатыми железистыми волосками, а также редкой встречаемостью простых волосков. Строение эпидермальных клеток у большинства изученных видов сходное.

Эпидерма листа у видов, распространенных в Кызылкуме и Каракумах (*G.alsinoides*, *G.heteropoda*), Копетдаге (*G.bicolor*, *G.elegans*, *G.trichotoma*), Алайском хребте (*G.capituliflora*) и Памиро-Алае (*G.herniarioides*),

Джунгарском Алатау (*G.dshungarica*), очень и чрезвычайно мелкоклеточная (1200-1500 на 1мм²), с почти прямыми или слабоизвилистыми стенками и чрезвычайно многочисленными 400-500 устьицами (Прил. 2, рис.45, в,г), расположенными ниже уровня эпидермы. Расположение клеток, как правило, беспорядочное, реже – более или менее упорядоченное.

У растений ***G.aulieatensis***, *G.krascheninnikovii* эпидерма очень крупноклеточная (750-900 на 1 мм²), очертание боковых стенок, как правило, извилистое, среди эпидермальных клеток, особенно на верхней стороне листа, много крупных более или менее округлых либо овальных слизистых клеток (Прил. 2, рис.46, в,г), устьица расположены выше уровня эпидермальных клеток. Эти признаки свидетельствуют о большей или меньшей обеспеченности влагой места их произрастания.

У остальных видов эпидермальные клетки средней величины (800-1000 на мм²) с многочисленными (350-400 на мм²) устьицами, расположенными чуть ниже уровня эпидермальных клеток, что говорит о более или менее ксерофильных условиях места их распространения.

У видов с явно упорядоченным расположением клеток эпидермы устьичный тип в основном диацитный, аномоцитных не более 5 - 10%, у видов же с беспорядочным расположением клеток аномоцитные устьица составляют от 25-40 у *G.capituliflora*, *G.herniarioides*, *G.aulieatensis* и до 70% - у *G.krascheninnikovii*. Последний признак вместе с беспорядочным расположением клеток и крупноклеточностью эпидермы ставит последние два вида на более низкую ступень эволюции среди других представителей р.*Gypsophyla*.

По толщине пластинки листа изучаемые виды подразделяются на 4 группы: у *G.capituliflora*, *G.aulieatensis*, *G.elegans*, *G.krascheninnikovii* она находится в пределах 540-680 мкм; у *G.bicolor*, *G.dshungarica* - 250-320 мкм, у других - 170-220 мкм.

Очертание поперечного среза листа у *G.capituliflora* длинное, полушаровидное, эпидерма бугорчатая (Прил. 2, рис.47, а), у других видов более или менее лентовидная. Очертание поперечного среза верхних листьев более или менее округло-овальное вследствие уменьшения ширины пластинки снизу вверх.

Строение мезофилла листа у видов, распространенных в Каракумах и Кызылкуме, – *G.heteropoda*, *G.krascheninnikovii*, в Копетдаге – *G.bicolor*, *G.trichotoma*, а также в Западном Тянь-Шане (Каратау, бассейн р.Асы) – *G.alsinoides*, *G.aulieatensis*, в Туркестанском хребте (бассейн р.Исфара) – *G.capituliflora*, *G.herniarioides* (р.Гуралаш) и *G.cephalotes* - Алайском хребте на высоте 3700 м изопалисадного типа (Прил. 2, рис.47, а,б; рис.48, а,б,в).

У трех других видов – *G.elegans* из Копетдага, *G.diffusa* из Кызылкума и *G.paniculata* из Муюнкума, - мезофилл листа изолатерально-палисадного строения (Прил. 2, рис.49, а,б; рис.50а).

Следует отметить, что у всех видов в толще мезофилла листа имеются крупные друзы, реже – пакетики шавелевокислого кальция. Они очень крупные и многочисленные в мезофилле *G.bicolor* и *G.capituliflora*, у *G.diffusa* и *G.paniculata* их число несколько меньше, чем у первых, у других они встречаются реже (см. табл. 5.2).

Медианный проводящий пучок пластинки листа у видов с изопалисадным и изолатериально-палисадным строением мезофилла снизу и сверху имеет склеренхиму прокаμβиального происхождения, у видов же с дорзивентральным строением мезофилла медианные, как и боковые пучки, без механической ткани, что говорит в пользу их мезофильности.

5.5. Под *Allochrusa* Bunge

Виды рода *Allochrusa* Bunge характеризуются более тонкими (260-300 мкм), чем у *Acanthophyllum*, пластинками листа, опушением лишь простыми 1-3-клеточными волосками средней частоты (42-50 на 1мм²), самой мелкоклеточной (420-500 на 1мм²) эпидермой (среди изучаемых родов) со

слабоволнистыми очертаниями стенок, большим числом (120-170) устьиц (см. табл.5.2) и беспорядочным расположением ее элементов. Мезофилл изолатериально-палисадный, состоит в основном из 4-5 слоёв паренхимных клеток: верхнего и нижнего рядов палисадных клеток и 2-3 (1) слоёв овальных (иногда тангентально – продолговатых или округлых) клеток губчатой паренхимы, перемежающихся клетками обкладки проводящих пучков. По краям листа палисадная ткань бывает двухслойной. Ширина листовой пластинки уменьшается по направлению от основания к верхушке, а плотность мезофилла постепенно увеличивается. Число проводящих пучков уменьшается в том же направлении от 13-15 у основания до 5 у верхушки листовой пластинки. Удельный вес склеренхимы проводящих пучков самый малый –13-17% (против 25-35% у других) от всей площади поперечного сечения пластинки листа (Прил. 2, рис.50 б). Отсутствием железистых волосков виды этого рода приближаются к *Acanthophyllum albidum*, *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.cyrtostegium*, *A.microcephalum*, *A.serawschanicum* и *A.coloratum*. Однако 2 изученных вида заметно различаются между собой: *A.gypsophiloides* имеет более тонкую (260 мкм) пластинку и мелкоклеточную эпидерму (480-500 на 1 мм²) с большим числом устьиц (140-170 на 1 мм²), чем *A.paniculata* (соответственно 300 мкм; 420-450 и 120-130 на 1мм²).

Полученные данные анатомического строения листа р.*Acanthophyllum* (см. табл.5.2) позволяют утверждать, что по наличию или отсутствию трихом на листе изученные виды р.*Acanthophyllum* разделяются на две группы: виды с голыми листьями и опушенными.

Первую группу составляют *A.korschinkyi*, *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.cyrtostegium* и виды секции *Turbinaria*.

Во вторую группу включаются все остальные 19 видов, которые, в свою очередь, подразделяются на 2 подгруппы (см. табл.5.2).

В первую подгруппу включаются *A.pungens* (за исключением растения из бассейна р.Ассы, Южный Казахстан), *A.lilacinum*, *A.pulchrum* из секции

Oligosperma, *A.sordidum*, *A.glandulosum*, *A.schugnanicum* из сек. *Pleiosperma* и *A.korolkovii* из сек. *Macrostegia*, у которых листья опушены обоими типами трихом.

Вторую подгруппу составляют растения *A.pungens* из Южного Казахстана, *A.albidum*, *A.subglabrum*, *A.tenuifolium*, *A.stenostegium*, *A.adenophorum*, *A.krascheninnikovii*, *A.brevibracteatum*, *A.aculeatum*, *A.borsczowii* из сек. *Oligosperma*, *A.serawschanicum*, *A.coloratum*, *A.jarmolenkii* из сек. *Macrostegia* с листьями, опушенными только простыми волосками (см. табл.5.2).

У 3 видов первой подгруппы – *A.pungens* (из Калджарской долины), *A.lilacinum* и *A.pulchrum* – листья опушены с обеих сторон обоими типами трихом, листья у *A.pungens* из Джунгарского Алатау и Гиссарского хребта, у *A.lilacinum* с юго-западного Туркестанского хребта - снизу лишены железистых волосков, у *A.glandulosum* из Копетдага (Бяз-тепе) и *A.schugnanicum* - с нижней стороны опушены только простыми волосками, у других – нижняя поверхность листа абсолютно голая (см. табл.5.2).

В опушении листа видов рода *Acanthophyllum* наблюдается определенная закономерность по длине и частоте трихом в зависимости от географического распространения. Например, листья видов, распространенных в Каракумах, Кызылкуме (*A.stenostegium*, *A.krascheninnikovii*, *A.brevibracteatum*, *A.pungens*), а также у видов из бассейна реки Ассы и предгорных долин (*A.aculeatum*) опушены сравнительно редкими, но длинными (до 400 мкм) тонкостенными, часто переплетающимися и перетянутыми простыми волосками в группах по 3-6. У видов, произрастающих в предгорных и речных долинах (*A.aculeatum*, *A.pungens* из бассейна р.Ассы) часто базальная клетка пузыревидно расширенная.

Вероятно, несмотря на небольшое количество волосков листа долинных видов их большая длина и переплетение между собой создают

покрытие, которое в определенной мере является защитой от чрезмерного испарения.

Листья растений видов, обитающих в горных условиях (до 3450 м выс.) опушены более многочисленными (до 400 на 1 мм²), но менее длинными и толстостенными, чем у долинных, трихомами. Учитывая сравнительно большее количество осадков, чем в низинах, можно предположить, что функция трихом в условиях гор состоит в защите не столько от испарения, сколько от радиации, а также большего испарения ранней весной (когда они живые, а осадки достаточны) вследствие высокого темпа метаболизма и фотосинтеза. Подтверждением этого является отсутствие или почти отсутствие волосков на нижней поверхности листа (см. табл.5.2).

О.Н.Бондаренко [148] виды *A.albidum*, *A.aculeatum*, *A.brevibracteatum* и *A.knorringtonianum* Schischk. (*K.knorringtoniana* Ovcz.) относит к синонимам *A.pungens* и *A.leiostegium* – *A.subglabrum*. Эти виды как отмечалось, четко различаются между собой типами и морфологией трихом: в опушении *A.pungens*, как правило, присутствуют как простые тонкостенные перетянутые волоски, так и железистые (Прил. 2, рис.1), в то время как у других 4 видов последние отсутствуют; волоски у *A.aculeatum* крупные, переплетающиеся с крупными пузыревидно-расширенными базальными клетками.

У *A.brevibracteatum* трихомы несколько сходные с простыми волосками *A.pungens*, но отличаются от последнего более широким диаметром и наличием коротких пузыревидных базальных клеток; *A.albidum* же отличается от всех других голыми листьями, а *A.knorringtonianum* резко отличается совершенно голыми листьями. Что касается *A.leiostegium*, то он отличается от *A.subglabrum* редкими (20-25 на 1 мм²), короткими 1-2-клеточными щетинистыми волосками.

Листья видов *Allochrusa* опушены с обеих сторон сравнительно редкими (40-50 на 1 мм²) 1-3-клеточными простыми волосками (80-90 мкм

дл.), железистые волоски на поверхности листа нами не обнаружены. Листья представителей рода *Drypis* лишены трихом, за исключением редких эпидермальных выростов (папилл).

ВЫВОДЫ

1. У видов *A.korshinskyi*, *A.borsczowii*, *A.elatius*, *A.cyrtostegium* распространенных в пустынях и сек. *Turbinaria* - в Копетдаге формируются голые листья.

2. Листья *A.albidum*, *A.subglabrum*, *A.tenuifolium*, *A.stenostegium*, *A.adenophorum*, *A.kraschennikovii*, *A.brewibracteatum*, *A.aculeatum*, *A.borsczowii*, *A.serawchanicum*, *A.coloratum*, *A.jarmolenkii* опушены только простыми волосками.

3. У *A.pungens*, *A.lilacinum*, *A.pulchrum*, *A.korolkovii* листья опушены и простыми и железистыми волосками и трихомами.

4. Виды Каракумов и Кызылкумов (*A.stenostegium*, *A.brevibracteatum*, *A.krascheninnikovii*, *A.pungens* имеют листья, опушенные редкими, длинными тонкостенными волосками в группах по 3-6, у видов среднегорья и высокогорья опушены многочисленными толстостенными, но сравнительно короткими простыми волосками, что является результатом влияния высокой радиации.

5. *A.albidum*, *A.aculeatum*, *A.brevibracteatum*, *A.knorringtoniana*, *A.pungens*, *A.leiostegium*, *A.subglabrum* рассматриваемые спорными в систематическом отношении, четко различаются между собой типами и морфологии трихом.

ГЛАВА 6. СТРОЕНИЕ ПРИЦВЕТНИЧКОВ

Изученные таксоны обладают мелкими (длина 0,5-1,5 мм, ширина 1-7 мм) линейно-ланцетовидными прицветничками с заостренной верхушкой, за исключением *A. coloratum* и *A. korolkovii** с обратно-широкояйцевидными тупыми прицветничками; трубчатыми или цилиндрическими чашечками с треугольными колючими зубцами.

Acanthophyllum (вместе с р. *Kughitangia*) характеризуется прицветничками длиной 4-10 мм, шириной 1-3 мм с колючей верхушкой (исключение – сек. *Macrostegia*), опушенными в основном простыми 1-3-клеточными волосками.

Виды сек. *Oligosperma* характеризуются линейно-ланцетовидными или линейно-шиловидными прицветничками длиной 7-10 мм и шириной 1-3 мм. Самые крупные прицветнички принадлежат двум видам - *A. pungens* и *A. adenophorum* (соответственно, длиной 7-9 мм, шириной 2-3 мм и длиной 9-10 мм, шириной 0,8-1,5 мм), мелкие – у *A. albidum*, *A. krascheninnikovii*, *A. aculeatum*, *A. pulchrum*, *A. leucanthum* и *A. cyrtostegium*. Другие виды по этому признаку занимают промежуточное положение между данными двух групп. Сек. *Turbinaria* характеризуется самыми мелкими (длина 4-5 мм и ширина 1-1,5 мм) прицветничками в роде *Acanthophyllum*.

Прицветнички сек. *Pleiosperma* средней величины (длина 5-7 мм и ширина 2-2,5 мм). Из трех изученных видов этой секции самыми крупными прицветничками (длина 6-7 мм, ширина 2-2,5 мм) обладает *A. glandulosum*. Представители сек. *Macrostegia* отличаются одинаковой длины (длина 5-6 мм, ширина 1-2,5 мм), обратно-широкояйцевидными (*A. coloratum*, *A. korolkovii*)* и линейно-ланцетовидными (*A. serawschanicum*) прицветничками.

*У изученных нами гербарных образцов этих двух видов прицветнички яйцевидной формы, хотя во «Флоре СССР» [197] описаны как линейно-ланцетовидные.

В данной секции наибольшей величиной прицветничка выделяется *A.korolkovii*: длина 5-6 мм, ширина 2-2.5 мм (Прил. 3, рис.1, ж).

Род *Allochrusa* отличается от других самыми мелкими (длиной до 1 мм и шириной 0.5 мм) (Прил. 3, рис.1, з), несколько редуцированными линейно-шиловидными и неколючими прицветничками и наименьшей их толщиной (70-80 мкм).

Род *Drypis* обладает нижними и верхними совершенно голыми, широко-яйцевидными крупными прицветничками (нижние длиной 13-14 мм, шириной 6-7 мм, верхние – длиной 9-10 мм, шириной 4-5 мм) с 6 зубцами, расположенными по 3 по бокам (Прил. 3, рис.1, а-г), чем резко отличается от двух других родов. Эти зубцы (отростки) являются редуцированными боковыми лопастями бывшей некогда широкой пластинки, что подтверждается наличием проводящего пучка в их нижней половине.

Изученные представители рода *Gypsophila* характеризуются самыми мелкими (длина 0,5 – 1 мм) прицветничками. Классификация значений признаков строения прицветничков и чашелистиков приведена в табл. 6.1.

Таблица 6.1

Классификация значений признаков строения прицветничков
и чашелистиков

Длина, мм	Чрезвычайно длинный	Более 14
	Очень длинный	12-14
	Длинный	11-12
	Умеренно длинный	8-10
	Короткий	6-8
	Очень короткий	4-6

	Чрезвычайно короткий	0,3-3
Толщина, мкм	Чрезвычайно толстая	339-390
	Очень толстая	295-338
	Толстая	251-294
	Умеренно толстая	207-250
	Тонкая	163-206
	Умеренно тонкая	118-163
	Очень тонкая	94-117
	Чрезвычайно тонкая	50-93
Опушение, число волосков на 1 мм ²	Исключительно густое	Более 300
	Чрезвычайно густое	251-300
	Очень густое	201-250
	Густое	151-200
	Умеренно густое	101-150
	Редкое	50-100
Число эпидерма- льных клеток на 1 мм ²	Очень редкое	До 50
	Чрезвычайно мелкоклеточная	1347-1467
	Очень мелкоклеточная	1226-1346
	Мелкоклеточная	1105-1225
	Умеренно мелкоклеточная	984-1104
	Умеренно крупноклеточная	864-983
	Крупноклеточная	742-862
	Очень крупноклеточная	621-741
Чрезвычайно крупноклеточная	500-620	
Число устьиц на 1 мм ²	Очень много	301-358
	Много	251-300
	Умеренно много	200-250
	Мало	151-200

	Очень мало	101-150
	Чрезвычайно мало	50-100

6.1. Опушение

В систематике растений структура и распределение эпидермальных выростов имеют важное диагностическое значение [280; 258; 243; 71]. Если густота опушения в значительной мере может варьировать в зависимости от фазы развития и экологических условий мест произрастания, то форма волосков обусловлена генетически и меньше подвержена влиянию окружающей среды и поэтому является достаточно надежным таксонометрическим признаком [260].

Прицветнички всех представителей рода *Acanthophyllum* сравнительно густо опушены простыми однолучевыми, состоящими из 1-3 клеток, трихомами длиной 97-112 мкм. Из 13 изученных видов сек. *Oligosperma* 11 опушены только простыми волосками и лишь два вида – *A.lilacinum* и *A.pulchrum* - простыми и железистыми. Виды других секций опушены, как и два последних вида, волосками обоих типов (табл.3). В сек. *Oligosperma* два вида – *A.adenophorum* и *A.krascheninnikovii* – имеют наибольшее число волосков – 130 на мм². *A.albidum*, *A.brevibracteatum*, *A.aculeatum* обладают сравнительно редкими волосками – 100 на мм². У остальных видов их число на 1 мм² не превышает 80. Среди представителей этой секции самыми длинными (130-192 мкм) волосками выделяются *A.albidum* и *A.krascheninnikovii*, сравнительно длинными (152-163 мкм) – *A.adenophorum*, *A.aculeatum*, *A.pulchrum*, *A.brevibracteatum* и *A.lilacinum*. У других видов их длина находится в пределах 112-114 мкм. Здесь следует отметить, что *A.albidum*, *A.aculeatum* и *A.brevibracteatum*, рассматриваемые рядом исследователей [27] синонимами вида *A.pungens*, а также *A.stenostegium*– вида *A.krascheninnikovii*, заметно различаются между собой основными показателями строения прицветничков. Например, у *A.pungens* число

простых волосков на 1 мм² не превышает 80, в то время как у *A.aculeatum* достигает 110. *A.stenostegium* отличается от *A.krascheninnikovii* меньшим, чем у последнего, числом эпидермальных клеток на 1 мм² площади, большей толщиной поперечного сечения прицветничков, почти в два раза меньшим числом простых волосков (80 против 130 мм² на наружной и 80 против 125 – на внутренней стороне прицветничка) (табл.6.2). Все это говорит в пользу мнения А.И.Введенского [46] о самостоятельности данных видов.

Виды из сек. *Turbinaria* опушены с обеих сторон простыми в смеси со стебельчато-головчатыми и железистыми волосками от средней густоты (60-80 на 1 мм²) до густого (100-140). Прицветнички сек. *Pleiosperma* с внутренней стороны опушены густыми (152-180 на мм²) простыми в смеси с редкими (50-60) стебельчато-головчатыми железистыми волосками, с наружной поверхности - такими же трихомами умеренной густоты (100-150 на 1 мм²; табл.6.2).

Виды сек. *Macrostegia* с внутренней стороны опушены умеренно густыми (100-150) простыми и железистыми, с наружной же стороны - густыми (156-200) простыми и умеренно густыми (100-140) железистыми волосками (Прил. 3, рис.2, а,б).

Прицветнички *K.porovii* опушены сверху простыми редкими (25-30 на 1 мм²) в смеси со стебельчато-головчатыми (35-45 на 1 мм²) железистыми волосками. У *K.knorringtoniana* они голые, хотя во «Флоре СССР» [197] отмечается опушение их железистыми волосками.

В роде *Allochrysa* простыми волосками опушены прицветнички у *A.paniculata*, а у *A.gypsophiloides* – совершенно голые. Прицветнички рода *Drypis* лишены каких-либо трихом.

6.2. Строение эпидермы

Всем изучаемым таксонам характерна амфистоматность прицветничков, однако устьица отсутствуют на нижней половине внутренней поверхности, соприкасающейся с чашечкой. Устьичный аппарат в основном

аномоцитный (устьица окружены четырьмя побочными клетками), реже – диацитный и анизоцитный (Прил. 3, рис.3, а-г). Устьица средних размеров – длиной 32-40 мкм и шириной 20-30 мкм – расположены ниже уровня наружной стенки эпидермальных клеток, что характерно для ксерофитов.

В пределах рода *Acanthophyllum* наибольшим числом устьиц выделяется сек. *Turbinaria* (на 1 мм² площади наружной эпидермы 360 и внутренней – 280), наименьшим (110-189 на мм² на наружной и 100-150 – на внутренней эпидерме) – виды сек. *Pleiosperma*. Виды сек. *Macrostegia* по этому показателю занимают промежуточное положение между двумя предыдущими секциями (205-220 на 1 мм² на наружной и 140-200 – на внутренней эпидерме). В сек. *Oligosperma* наименьшим числом (80 на 1 мм²) устьиц характеризуются лишь *A.pulchrum*, средним числом (105-130) – *A.lilacinum*, *A.adenophorum*, *A.brevibracteatum*, *A.leiostegium*, *A.cyrstostegium*, наибольшим числом (200) – *A.krascheninnikovii*, у других видов секции устьиц на 1 мм² не превышает 160-180 на наружной и 140-180 – на внутренней эпидерме. Крупные устьица (длиной 40 мкм, шириной 25-30 мкм) присущи видам *A.brevibracteatum* и *A.aculeatum*, у других – средней величины (длина 32-38 мкм, ширина 22-30 мкм). Сек. *Turbinaria* выделяется в роде самыми мелкими (длина 24 мкм, ширина 18 мкм) устьицами, *Pleiosperma* – сравнительно крупными (длина 37-45 мкм, ширина 23-25 мкм). Виды же сек. *Macrostegia* по этому признаку находятся между сек. *Oligosperma* и *Pleiosperma*, но все же ближе к последней. Самые малочисленные устьица (40-70 на 1 мм²) свойственны видам р. *Kughitangia*.

Подвиды и экологические формы монотипного рода *Drypis* по числу устьиц несколько различаются, особенно большая разница между подвидами и сравнительно небольшая – между экоформами. Например, у *D.spinosa* ssp. *spinosa* на наружной эпидерме число устьиц 150-165 на мм², у *D.spinosa* ssp. *jacquiniana* – 120 с более крупными размерами, чем у первого подвида. На внутренней эпидерме число устьиц одинаковое у обоих подвигов, однако

заметно различаются размерами. Все это свидетельствует с одной стороны об их генетическом родстве, а с другой – о существовании довольно заметных различий между ними.

По размерам и числу эпидермальных клеток прицветнички изучаемых родов относятся в целом к очень крупноклеточным и чрезвычайно крупноклеточным (600-980 на мм² на наружной и 500-898 – на внутренней эпидерме) за исключением сек. *Turbinaria*, прицветнички которого чрезвычайно мелкоклеточные (в среднем 2370 на 1 мм² на наружной и 2100 – на внутренней эпидерме), что ставит ее в обособленное положение в роде *Acanthophyllum*.

Следует отметить, что наиболее крупноклеточная эпидерма характерна для нижней части внутренней поверхности прицветничков (400-680 на 1мм²). У представителей *Acanthophyllum* эта зона образует трубку и поэтому соприкасается, т.е. прижимается к чашечке и не имеет устьиц, в то время как у родов *Allochrysa* и *Drypis* прицветнички сразу отгибаются наружу и не образуют трубки.

Сек. *Oligosperma* рода *Acanthophyllum* обладает крупноклеточной (740-890 на 1 мм²) наружной эпидермой, очень крупноклеточной (660-695) и крупноклеточной (716-798) – внутренней. В секции сравнительно крупноклеточной (740-760 на наружной и 650-700-на внутренней поверхности) эпидермой выделяются *A.albidum*, *A.brevibracteatum*, *A.borsczowii*, *A.leucanthum* и *A.cyrstostegium*. Другие виды имеют на 1 мм² 850-890 на наружной и 730-820 – на внутренней эпидерме. Сек. *Pleiosperma* характерна очень крупноклеточная (600-709) наружная и внутренняя, *Macrostegia* – умеренно крупноклеточная (915-980) наружная и крупноклеточная и умеренно крупноклеточная (800-898) – внутренняя эпидерма (Прил. 3, рис. 4, а,б).

В роде *Drypis* у подвида *jaquiniana* эпидерма прицветничков чрезвычайно крупноклеточная (550 на внутренней и 600 – на наружной), в то

время как у *ssp.spinosa* наружная крупноклеточная (765-850), внутренняя чрезвычайно крупноклеточная и очень крупноклеточная (500-700) (Прил. 3, рис.4, в,г).

6.3. Толщина

По толщине пластинки прицветничка больше различий внутри рода, чем между родами, что не позволяет характеризовать изучаемые роды в целом.

Пластинка прицветничка у видов *Oligosperma* от толстой до очень толстой (251-320). Среди видов этой же секции лишь у *A.krascheninnikovii* она по толщине относится к классу умеренно толстой (235 мкм), у *A.pungens*, *A.lilacinum*, *A.albidum*, *A.adenophorum*, *A.elatius* – очень толстой (300-320 мкм), у других – толстой (260-295 мкм).

Виды секций *Turbinaria* и *Pleiosperma* по толщине пластинки прицветничков сходные и по данному признаку относятся к группе «чрезвычайно толстых» - их толщина достигает соответственно 350; 365-390 мкм, что свидетельствует о сходных экологических условиях их местообитания. Представители секции *Macrostegia* характеризуются умеренно тонкими пластинками – 134-150 мкм. По толщине все три изученных вида этой секции также, как и виды *Pleiosperma*, близки между собой. По толщине - 250-300 мкм прицветнички р. *Kughitangia* сходны с *A.albidum* и *A.aculeatum*.

Род *Allochrusa* отличается от двух других родов чрезвычайно тонкими (70-80 мкм) пластинками прицветничков.

Подвиды и экоформы рода *Drypis*, как и виды секции *Macrostegia* рода *Acanthophyllum*, имеют умеренно тонкие прицветнички (116-150 мкм). Оба подвида хорошо различаются по их толщине. У *D.spinosa ssp.jacquiniana* она не превышает 117 мкм, у *D.spinosa ssp.spinosa* – от 130 до 150 мкм в зависимости от места географического распространения. Различие между экоформами по толщине этого органа, как и по числу клеток, больше, чем

между некоторыми видами рода *Acanthophyllum*, что свидетельствует об их достаточной отдаленности друг от друга по признакам прицветничка.

Род *Allochrusa* характеризуется 2-3-слойным мезофиллом изопалисадного строения. В остальном строение этой ткани такое же, какое у предыдущего рода (Прил. 3, рис.6, а).

Род *Drypis* характеризуется прицветничками, центральная жилка которых выдается слабее, чем у рода *Acanthophyllum*, в то время как у рода *Allochrusa* она почти без ребра. Центральная жилка погружена в толщу мезофилла, резко отличается от двух предыдущих родов недифференцированным (на палисадную и губчатую паренхиму) 2-3-слойным мезофиллом (Прил. 3, рис.6, б). В определенной степени это говорит о сравнительно меньшей подвинутости этой части цветка рода *Drypis*, чем у двух других родов.

ВЫВОДЫ

1. Для изучаемых родов *Acanthophyllum*, *Allochrusa* и *Drypis* общими являются амфистоматность, аномоцитный, рассматриваемый примитивным в сем. *Caryophyllaceae*, реже диацитный тип устьичного аппарата, наружные стенки клеток с кутикулярным слоем, сильно выдающиеся склеренхимное ребро средней жилки с абаксиальной стороны пластинки прицветничка.

2. Средиземноморский род *Drypis* характеризуется широко-ланцетовидными (длина 9-14 мм, ширина 4-7 мм), очень тонкими (116 - 150 мкм) прицветничками, имеющими по 3 с каждой стороны шиловидных зубца – редуцированные лопасти, недифференцированным 3-слойным мезофиллом с 3-пучковой проводящей системой (Прил. 3, рис.6, б) и чрезвычайно крупноклеточной и очень крупноклеточной эпидермой без трихом. Подвид *jacquiniana* отличается от подвида *spinosa* самой крупноклеточной эпидермой и крупными устьицами. Все признаки

прицветничка данного рода говорят в пользу сравнительно меньшей подвинутости этого органа, чем у двух других родов.

3. Род *Allochrysa* отличается от других редуцированными шиловидными (длина 0,5-1 мм, ширина 0,3-0,5 мм) и чрезвычайно тонкими (70-80 мкм), опушенными только одноклеточными простыми волосками, однопучковым и однолакунным узлом, прицветничками с трехслойным изопалисадным мезофиллом, очень крупноклеточной (650-750 на 1 мм²) эпидермой.

4. Представители рода *Acanthophyllum* заметно различаются между собой по признакам анатомо-морфологического строения этой части цветка и, следовательно, ни один из признаков ее строения не может характеризовать род *Acanthophyllum* в целом. Однако виды и секции внутри рода различаются между собой теми или иными признаками. Например, виды сек. *Oligosperma* объединяются пластинкой прицветничка от умеренно толстой до очень толстой (236-320), с мелкоклеточной (740-890 мкм) эпидермой, редким (70-100 на 1 мм²), реже умеренно густым опушением (110-130 на 1 мм²), простыми волосками и отсутствием железистых (за исключением *A.lilacinum* и *A.pulchrum*, у которых таковые имеются). *A.albidum* отличается от *A.pungens* числом эпидермальных клеток наружной эпидермы (792 против 880 на 1 мм²), простых волосков на внутренней эпидерме (60 против 120) и их длиной (153 мкм против 108) от двух других видов – *A.brevibracteatum* и *A.aculeatum*, рассматриваемый, как *A.albidum*, его (*A.pungens*) синонимами. Он отличается толщиной пластинки (320 мкм против 260, 257 соответственно), числом эпидермальных клеток адаксиальной стороны (700 против 680, 800), как и числом устьиц (146 против 110, 110 на 1 мм²). *A.pulchrum* как и *A.lilacinum*, занимает обособленное положение наличием железистых волосков на обеих сторонах прицветничка.

5. *A.krasheninnikovii*, считающийся синонимом *A.stenostegium*, заметно отличается от последнего толщиной пластинки (236 против 290 мкм), числом

эпидермальных клеток (900 против 700 мкм), простых волосков (130 против 30-40 на 1 мм²) и отсутствием железистых волосков.

6. Другие секции рода отличаются от сек. *Oligosperma* наличием на обеих сторонах прицветничка, и, наряду с простыми, железистых волосков.

7. Сек. *Turbinaria* имеет чрезвычайно толстую (351 мкм) пластинку и самую мелкоклеточную (2100-2370 на 1 мм²) эпидерму, мелкие и многочисленные устья (280-350) не только среди представителей всех родов *Acanthophyllum*, но и других родов.

8. Сек. *Pleiosperma* обладает самыми толстыми прицветничками (365-390 мкм) среди изучаемых таксонов, очень и умеренно крупноклеточной эпидермой (700-709 на 1 мм²), наибольшим числом (150-180 на 1 мм²) простых волосков.

9. Сек. *Macrostegia* занимает обособленное положение от других секций самыми тонкими (134-149 мкм) прицветничками, крупноклеточной и умеренно крупноклеточной (800-980 на 1 мм²) эпидермой и многочисленными (205-220) устьями, самым густым (165-200) опушением простыми волосками с внутренней стороны.

Таблица 6.2.

Признаки анатомического строения прицветничков изучаемых родов

Роды, секция, виды	Общая толщина, мкм	Число волосков на 1 мм ²								Число на 1 мм ²			
		Простые				Железистые				Устьиц		Эпид. клеток	
		Число		Длина		Число		Длина					
		Верх	Ниж	Верх	Ниж	Вер	Ниж	Вер	Ниж	Вер	Ниж	Верх	Ниж
P.Acanthophyllum сек.Oligosperma													
A.pungens	320,0±0,1	80±0,1	70,0± 0,1	141,0±0,1	108,0 ±0,1	-	-	-	-	180,0± 0,1	146,0 ±0,1	880,0± 0,1	700,0 ±0,1
A.lilacinum	316,0±0,1	80±0,1	50,0± 0,1	163,0±0,1	156,0 ±0,1	65,0± 0,1	50,0± 0,1	145,0± 0,1	120,0 ±0,1	105,0± 0,1	130,0 ±0,1	890,0± 0,1	806,0 ±0,1
A.albidum	300,5±0,1	100,0± 0,1	60,0± 0,1	179,0±0,1	130,0 ±0,1	-	-	-	-	172,0± 0,1	160,0 ±0,1	792,0± 0,1	660,0 ±0,1
A.subglabrum	280,0±0,1												
A.tenuifolium	300,0±0,1	25,0±0,1	35,0± 0,1	200,0±0,1	250,0 ±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
A.stenostegium	290,0±0,1	30,0±0,1	40,0± 0,1	130,0±0,1	150,0 ±0,1	80,0± 0,1	20,0± 0,1	100,0± 0,1	120,0 ±0,1	120,0± 0,1	115,0 ±0,1	780,0± 0,1	750,0 ±0,1
A.korshinskyi	260,0±0,1	Голые											
A.adenophorum	308,8±0,1	130,0± 0,1	110,0± 0,1	152,0±0,1	156,0 ±0,1	-	-	-	-	115,0± 0,1	150,0 ±0,1	800,0± 0,1	730,0 ±0,1
A.krascheninnikowii	235,9±0,1	130,0± 0,1	125,0± 0,1	192,0±0,1	184,0 ±0,1	-	-	-	-	200,0± 0,1	190,0 ±0,1	900,0± 0,1	809,0 ±0,1
A.brevibracteatum	260,9±0,1	100,0± 0,1	80,0± 0,1	160,0±0,1	179,0 ±0,1	-	-	-	-	115,0± 0,1	110,0 ±0,1	775,0± 0,1	680,0 ±0,1
A.aculeatum	257,4±0,1	100,0± 0,1	90,0± 0,1	157,0±0,1	140,0 ±0,1	-	-	-	-	180,0± 0,1	1100± 0,1	850,0± 0,1	800,0 ±0,1
A.pulchrum	250,9±0,1	80,0±0,1	-	158,0±0,1	-	50,0± 0,1	50,0± 0,1	1200± 0,1	1440± 0,1	180,0± 0,1	80,0± 0,1	850,0± 0,1	798,0 ±0,1
A.elatius	308,0±0,1	80,0±0,1	66,0± 0,1	120,0±0,1	150,0 ±0,1	-	-	-	-	80,0± 0,1	140,0 ±0,1	860,0± 0,1	740,0 ±0,1
A.borsczowii	265,0±0,1	80,0±0,1	80,0± 0,1	112,0±0,1	100,0 ±0,1	-	-	-	-	80,0± 0,1	180,0 ±0,1	740,0± 0,1	650,0 ±0,1
A.leiostegium	262,8±0,1	70,0±0,1	80,0± 0,1	122,0±0,1	144,0 ±0,1	-	-	-	-	70,0± 0,1	165,0 ±0,1	865,0± 0,1	820,0 ±0,1
A.cyrtostegium	290,9±0,1	80,0±0,1	80,0± 0,1	144,0±0,1	160,0 ±0,1	-	-	-	-	80,0± 0,1	150,0 ±0,1	765,0± 0,1	700,0 ±0,1
Сек.Turbinaria													
A.mucronatum	350,0±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	180,0± 0,1	270,0 ±0,1	2380,0± 0,2	2050,0 ±0,2
A.microceph alum	350,9±0,1	50,0±0,1	50,0± 0,1	101,0±0,1	82,0± 0,1	140,0 ±0,1	60,0± 0,1	72,0± 0,1	69,0± 0,1	350,0± 0,1	280,0 ±0,1	2370,0± 0,2	2100,0 ±0,2
Сек.Pleiosperma													
A.sordidum	365,4±0,1	152,0± 0,1	100,0± 0,1	97,0±0,1	200,0 ±0,1	65,0± 0,1	100,0 ±0,1	116,0± 0,1	233,0 ±0,1	130,0± 0,1	150,0 ±0,1	700,0± 0,2	615,0 ±0,1

ГЛАВА 7. СТРОЕНИЕ ЧАШЕЛИСТИКОВ

Форма чашелистиков всех изученных видов родов *Acanthophyllum*, *Kughitangia*, *Allochrusa* и *Drypis* - трубчатая и цилиндрическая, цилиндрически-колокольчатая, с треугольными колючими (за исключением р. *Allochrusa*), слегка кнаружи отогнутыми 5 зубцами.

В роде *Acanthophyllum* наибольшей длиной (8-10мм) чашелистиков характеризуются 5 видов – *A.adenophorum*, *A.krascheninnikovii*, *A.brevibracteatum*, *A.aculeatum*, *A.pulchrum* из сек.*Oligosperma*, очень короткой (длина 4-6мм) – виды сек.*Macrostegia*, чрезвычайно короткие (3-4мм) *A.microcephalum* из сек.*Turbinaria*. Длина чашелистиков других видов р. *Acanthophyllum*, а также представителей р. *Kughitangia* находится в пределах 6-7 мм.

Роды *Allochrusa* и *Drypis* имеют чрезвычайно короткие (длина 3-4мм) чашелистики.

У видов р.*Gypsophila* чашечка колокольчатая или цилиндрическая, обратно-конически – трубчатая, или широко колокольчатая, пятизубчатая или глубоко пятираздельная.

У представителей р.*Drypis* эпидерма мелкоклеточная с извилистыми стенками клеток, у *Turbinaria* - мелкоклеточная (табл.7.1) со слабоизвилистыми стенками клеток, у всех других таксонов наружная эпидерма с извилистыми, сильноизвилистыми, извиристо-волнистыми стенками клеток, внутренняя эпидерма - с волнистыми и сильноволнистыми.

Самые длинные (длина 6-7мм) чашечки, характерные *G.herniarioides*, *G.fedtschenkoana* и *G.floribunda*, по другим видам самые короткие (длина 2-3,5мм).

В роде *Acanthophyllum* наиболее тонкими (152-178 мкм) чашелистиками обладают 4 вида - *A.adenophorum*, *A.borsczowii* из сек. *Oligosperma*, *A.glandulosum* из сек.*Pleiosperma* и *A.korolkovii* из сек.

Macrostegia, самыми тонкими (104 мкм) - *A. elatius*. У других видов рода и р. *Kughitangia* их толщина находится в пределах (120-148 мкм).

Виды рода *Allochrusa* характеризуются очень тонкими (130-170 мкм) чашелистиками, род *Drypis* - самыми тонкими: у гербарных образцов из Италии, Венгрии чрезвычайно тонкие (80-90 мкм), из Греции и Албании – очень тонкие (106-113 мкм). Некоторую утолщённость чашелистиков этого рода из Греции и Албании, по-видимому, можно объяснить сравнительно большей сухостью воздуха, чем в Италии и Венгрии. Как видно из данных табл. 7.1, различие в толщине чашелистиков меньше между подвидами, чем между растениями из разных стран.

Толщина чашечки *G. herniariodes*, *G. floribunda* и *G. fedchenkoana* - 110-120 мкм, у других – самые тонкие (80-90 мкм). Следовательно, у этих двух родов мелкие размеры чашелистиков коррелируют с их небольшой толщиной (табл. 7.1).

Чашечки исследуемых таксонов гипостоматные – устьица формируются только на абаксиальной стороне, аномоцитные, редко – диацитные и анизоцитные.

Мезофилл недифференцирован, реже очень слабо дифференцирован, клетки расположены плотно, жилка с более или менее развитой склеренхимой.

7.1. Род *Acanthophyllum* С.А.Мей

7.1.1. Сек. *Oligosperma*

1. *A. pungens*. Типы и морфология волосков чашечки изучены у растений, произрастающих в четырех географических точках его ареала – начиная от склонов ущелья Байсунских гор до Джунгарского Алатау Восточного Казахстана (см. табл. 7.1).

Таблица 7.1

Признаки анатомического строения чашечки

Таксоны	Место произрастания	Общая толщина, мкм	Число волосков на 1 мм ²				Число			Удельный вес механической ткани, %
			простых		железистых		Устьиц	клеток эпидермы		
			число	длина, мкм	число	длина, мкм		верхн.	верхн	
							верхн.			
р. <i>Acanthophyllum</i> сек. <i>Oligosperma</i>										
<i>A.pungens</i>	Балхаш-Алакульск.	134.2± 2.9	135.4± 3.1	427.9± 42.7	-	-	125.0± 0.1	900.0± 0.1	825.0± 0.1	19.7± 1.1
	Калджарск. долина	134.9± 3.0	111.1± 2.3	454.3 ±30.0	-	-	-	-	-	-
	Юж.ск.Джунгарск. Алатау	134.3± 2.8	150.5± 9.9	245.7± 20.5	-	-	-	-	-	-
<i>A.lilacinum</i>	Капетдаг Сулюкли	126.3± 1.1	163.2± 3.2	371.1± 28.7	134.2± 3.2	311.1± 40.9	150.0± 0.1	1100.0 ± 0.1	805.0± 0.1	16.6± 0.7
	Ц.Копетдаг (Сулюкли)	115.0± 1.0	149.0± 2.1	327.3± 25.7	124.9± 3.1	143.9± 10.5	-	-	-	-
<i>A.albidum</i>	Ферг.долина (Миндон, Чимион)	127.0 ± 1.6	70.8 ± 4.1	89.9 ± 2.6	-	-	150.0± 0.1	850.0± 0.1	725.0± 0.1	17.1± 0.9
<i>A.subglabrum</i>	Бишкент	123.4 ± 1.3	165.6 ± 3.1	404.2 ± 21.1	-	-	-	-	-	14.3± 1.1
<i>A.tenuifolium</i>	Зап.Тянь-Шань (р.Майлисай)	115.1 ± 1.0	225.8 ± 5.2	224.1 ± 16.6	-	-	-	-	-	20.0± 1.0
<i>A.stenostegium</i>	Каракумы (Иолатан)	129.2 ± 2.8	85.7 ± 3.1	506.2 ± 42.9	-	-	-	-	-	17.1± 1.1
<i>A.korshinskyi</i>	Копетдаг, Бадхыз	133.9 ± 2.7	-	-	-	-	-	-	-	19.3± 1.2
<i>A.adenophorum</i>	Бабатаг (г.Бешарча)	164.8 ± 2.8	-	-	165.7 ± 3.1	142.8 ± 12.6	100.0± 0.1	1110.0 ± 0.1	850.0± 0.1	10-25

Продолжение табл. 7.1

A.kraschenin- kowii	Кашкадарья (Талимарджан)	129.4 ± 1.9	127.6 ± 1.5	381.3 ± 21.6	120.5 ± 2.0	226.3 ± 5.2	-	-	-	-
	Каракумы (Сундукли)	129.3 ± 1.9	215.7 ± 3.1	397.4 ± 34.9	-	-	-	-	-	-
A.brevibrac- teatum	Бухара (р.Сартыш)	118.7 ± 0.6	90.3 ± 2.1	217.7 ± 15.5	-	-	120.0± 0.1	1080.0 ± 0.1	865.0± 0.1	17.1± 0.9
	Турк.хр. (Шахристан)	118.9 ± 0.6	130.2 ± 4.2	280.1 ± 16.6	-	-	-	-	-	-
A.aculeatum	Г.Ак-тау (долины)	115.7 ± 1.2	275.9 ± 5.4	279.1 ± 15.5	-	-	1150.0 ± 0.1	920.0± 0.1	780.0± 0.1	17.6± 0.8
A.pulchrum	Хр.Зарафшан (к.Куштол)	120.3 ± 1.6	157.4 ± 5.4	341.7 ± 31.8	134.4 ± 3.1	277.3 ± 16.8	100.0± 0.1	1115.0 ± 0.1	965.0± 0.1	20.0± 1.0
A.elatus	Вахш-Пяндж	104± 0.1	78.5 ± 1.6	50.7 ± 4.3	-	-	150.0± 0.1	1000.0 ± 0.1	925.0± 0.1	17.9 ± 1.5
A.borsczowii	Кызылкум (ст. Чили)	165.6 ± 2.9	40.4 ± 2.1	136.7 ± 7.2	-	-	113.0± 0.1	775.0± 0.1	750.0± 0.1	17.6 ± 0.5
	Юж.Казахстан (Кара-тау)	164.9 ± 2.9	105.4 ± 1.1	135.8 ± 7.1	-	-	-	-	-	-
A.leiostegium	Дельта р.Амударьи	132.8 ± 3.1	180.6 ± 4.2	176.0 ± 5.2	-	-	150.0± 0.1	1120.0 ± 0.1	800.0 ± 0.1	20.8 ± 0.6
A.cyrtostegium	Руд.Хол-ата Кызылкум	129.5 ± 1.9	Голые		-	-	135.0± 0.1	930.0± 0.1	700.0± 0.1	17.9 ± 1.0
Сек.Turbinaria										
A.mucronatum	Копетдаг	131.5 ± 1.6	220.9 ± 4.1	66.8 ± 7.3	155.6 ± 3.0	51.0 ± 6.3	180.0 ± 0.1	600.0 ± 0.1	900.0 ± 0.1	20.3 ± 1.2
A.microcephalum	Копетдаг п.Арваз	138.5 ± 2.0	259.5 ± 4.3	65.3 ± 7.4	154.3 ± 3.0	46.3 ± 5.1	200.0 ± 0.1	650.0 ± 0.1	965.0 ± 0.1	17.7 ± 1.6
Сек.Pleiosperma										
A.sordidum	Копетдаг	139.0 ± 1.9	90.4 ± 2.0	545.9 ± 10.3	130.4 ± 2.0	552.1 ± 10.1	150.0 ± 0.1	680.0 ± 0.1	730.0 ± 0.1	16.5 ± 1.2
A.glandulosum	Копетдаг	169.4 ± 1.8	115.5 ± 1.1	451.6 ± 10.2	136.1 ± 3.2	476.1 ± 1.0	100.0 ± 0.1	550.0 ± 0.1	525.0 ± 0.1	19.8 ± 1.4
	Бяз-тепе	169.4 ± 1.8	80.3 ± 2.0	465.7 ± 3.1	75.1 ± 1.0	369.4 ± 10.3	-	-	-	-
	Копетдаг	169.1 ± 1.7	90.3 ± 2.1	416.1 ± 7.1	107.5 ± 0.5	452.8 ± 10.0	-	-	-	-
	Копетдаг	169.1 ± 1.7	90.3 ± 2.1	416.1 ± 7.1	107.5 ± 0.5	452.8 ± 10.0	-	-	-	-

Продолжение табл. 7.1

<i>K.popovii</i>		130.3 ±2.0	45.0 ±0.1	-	50.0 ±0.1	-	40.0 ±0.1	1850.0 ±0.1	1700.0 ±0.1	-
<i>K.knorringtoniana</i>		139.5 ±1.9	-	-	-	-	20.0 ±0.1	2050.0 ±0.1	1950.0 ±0.1	-
<i>p.Gypsophila</i>										
<i>G.floribunda</i>	Кызылкум и Каракумы	115.1 ±1.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G.herniarioides</i>	Памиро- Алай	110.4 ±2.2	185.4 ±3.2	-	-	-	-	-	-	-
<i>G..trichotoma</i>	Копетдаг	105.1 ±1.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G.fedtschenkiana</i>	Памиро- Алай	110.8 ±2.1	-	-	-	-	-	-	-	-

Всем изученным растениям характерна чашечка с густым опушением простыми волосками. У растений с Байсунских гор чашечка опушена длинными и чрезвычайно длинными (230-850 мкм), слегка курчавыми, толстостенными и широкими (20-40 мкм) волосками (Прил.4, рис.1,а), у растений же из Калджарской долины Балхаш-Алакульской впадины – волосками средней длины и очень длинными (150-600 мкм), также слегка курчавыми и толстостенными (Прил. 4, рис.1,б). У растений с юго-западных отрогов Джунгарского Алатау чашечка опушена такими же длинными, как у растений с Байсунских гор волосками, но отличными от последних тонкими стенками и перетянутой формой (Прил. 4, рис.1,в). Таким образом, с продвижением с юга на северо-восток и особенно в горы Восточного Казахстана стенки волосков становятся тоньше, а сами волоски перетянутыми. С другой стороны, условия гор (сильная радиация и другие факторы) обуславливают формирование густого опушения длинными простыми волосками.

2. *A.lilacinum*. Чашечка растений из Центрального Копетдага (Сулюкли) опушена различными типами и морфологии волосков: средней

длины и длинными (200-400 мкм) простыми сравнительно толстостенными волосками, короткими (100-130 мкм) толстостенными булавовидными, железистыми, длинными (100-340 мкм) воронковидными, железистыми, а также стебельчато-головчатыми железистыми волосками (Прил. 4, рис.2,а). У растений же из заповедника на Туркестанском хребте чашечки опушены очень тонкостенными, густыми простыми волосками различной длины и морфологии: более или менее перетянутыми, короткими цилиндрической и конусовидной формы, а также шиловидными или игловидными терминальными клетками. У большинства волосков базальная клетка пузыревидно-расширенная (Прил. 4, рис.2, б). Все это говорит в пользу большей пластичности признаков опушения этого вида.

3. A.subglabrum. Опушение чашечки изучено лишь у растений из Бабатага (Западный Памиро-Алай), у которых она опушена очень густыми (150-200 на 1 мм²), длинными (300-500 мкм), чрезвычайно толстостенными (3-3,5 мкм) перетянутыми простыми волосками, прижатыми к чашечке по направлению к верхушке.

4. A.tenuifolium. Опушение чашечки изучено у растений из окрестностей города Майлисай, а также местечка Кой-кулак по левому берегу р.Майлисай (центр. Тянь-Шань). Волоски простые, многочисленные (200-230 на 1 мм²), толстостенные средней длины (150-300 мкм), 2-5-клеточные с широким диаметром, цилиндрической и конусовидной формы. Встречаются отдельные 2-клеточные волоски копьевидной формы, а также с боковым ответвлением (Прил. 4, рис.2, г,д).

5. A.stenostegium. Чашечки растений из окрестностей Иолатана (Каракумы) и Шафрикана (Кызылкум) опушены длинными и очень длинными (300-700 мкм), тонкостенными, многоклеточными, дважды - трижды перетянутыми простыми волосками от сравнительно редкой до средней густоты (70-120 на 1мм²) (Прил. 4, рис.3, а).

6. *A.adenophorum*. Опушение чашечки изучено у растений из 2 точек его ареала (см. табл. 7.1)– гор Беш-арча (Бабатаг – Узбекистан) и окрестностей Шаартуз (Бабатаг – Южный Таджикистан). Чашечка растений из обоих мест произрастания сравнительно густо опушена: только стебельчато-головчатым и железистыми - у растений с гор Беш-арча (Прил. 4, рис.3,б) и сравнительно длинными (200-250 мкм) узкими, курчавыми булавовидными железистыми в смеси с редкими простыми - из Южного Таджикистана (Прил. 4, рис.3, в).

Как видно из приведенного описания, диапазон изменчивости по данному признаку такой же, как у *A.pungens* и *A.lilacinum*.

7. *A.krascheninnikovii*. У растений из полынной пустыни Талимарджана чашечки опушены длинными (250-500 мкм), сравнительно густыми (100-125 на 1 мм²) тонкостенными цилиндрическими, а также перетянутыми простыми волосками, ширина которых достигает 20-40 мкм (Прил. 4, рис.4, а). Растения с правого берега Амударьи опушены такими же густыми, как у предыдущих растений, волосками, но менее широкими (15-30 мкм), не перетянутыми (Прил. 4, рис.4, б).

8. *A.brevibracteatum*. У растений из Бухарской области (у реки Сартыш) и Туркестанского хребта чашечки опушены густыми 2-4-клеточными простыми волосками длиной 150-350 мкм (Прил. 4, рис.4, в,г). Таким образом, признак опушения чашечки этого вида менее пластичен, чем у *A.pungens*, *A.lilacinum* и *A.adenophorum*.

9. *A.aculeatum*. Чашечки у растений из сухих Зирабулакских адыров опушены редкими (40-50 на 1 мм²) волосками в группах по 4-5 короткими (30-70 мкм), одноклеточными, простыми щетинистыми волосками (Прил. 4, рис.5, а). У растений с гор Актау (высота 2000 м) чашечки опушены очень густыми (250-300 на 1 мм²) средней длины (200-350 мкм) и широкими (20-40 мкм) толстостенными (3-3,5 мкм), прижатыми к чашечке по

направлению к ее верхушке простыми волосками (подобно чашечке *A.subglabrum*) (Прил. 4, рис.5, б).

10. *A.pulchrum*. У растений с восточной окраины Зарафшанского хребта (кишлак Куштол) чашечки опушены густыми (150-180 на 1 мм²) 1-2-клеточными конусовидными толстостенными простыми волосками длиной 200-500 мкм в сочетании со сравнительно редкими стебельчато-головчатыми железистыми волосками (Прил. 4, рис.5, в). Встречаются вильчато-раздвоенные, слегка курчавые 1-2-клеточные толстостенные (3 мкм) конусовидные простые волоски (Прил. 4, рис.5, г), резко отличаясь этим от предыдущих видов.

11. *A.elatius*. Чашечка у растений из бугристых песков Каракумов (Кара-Кала) опушены короткими (30-70 мкм), щетинистыми, толстостенными с лопатовидной верхушкой простыми волосками, количество которых не превышает 70-85 на 1 мм² (Прил. 4, рис.6, а). У растений же из междуречья Вахш-Пяндж (останцевые песчаные возвышенности) чашечки опушены короткими (30-70 мкм) и сравнительно редкими (40-50 на 1 мм²) 1-клеточными конусовидными простыми волосками (Прил. 4, рис.6, б). Чашечки растений из окрестности озера Ясхак (Каракумы) имеют редкие толстенные щетинистые, реже 2-клеточные выросты (папиллы). Однако края зубцов чашечки опушены сравнительно густыми 1-2-клеточными простыми волосками (длиной 40-80 мкм) цилиндрической и клиновидной формы.

Следовательно, тип и морфология волосков чашечки этого вида являются признаками устойчивыми, не подверженными влиянию внешних условий.

12. *A.borsczowii*. У растений из полынно-боялычной степи в окрестностях реки Сарысу (Восточный Казахстан) чашечки опушены 1-2-клеточными толстостенными, щетинистыми простыми волосками средней густоты (100-110 на 1мм²), ширины (20-26 мкм) и длины (100-170 мкм)

(Прил. 4, рис.6, в); У растений из Кызылкума опушены редкими (30-50 на 1 мм²) 1-клеточными, щетинистыми простыми волосками (Прил. 4, рис.6, г). У растений же из Муюнкумов – 1-клеточными выростами – папиллами (Прил. 4, рис.6, д), количество которых на 1 мм² находится в пределах 50-60.

Таким образом, растения Кызылкума и Муюнкума имеют почти голые чашечки. Отсюда: тип волосков у этого вида является устойчивым, его длина и частота встречаемости – изменчивыми и зависят от условий места произрастания.

13. A.leiostegium. Чашечки растений из окрестностей Ходжанта очень густо (160-200 на 1 мм²) опушены средней длины (150- 200 мкм) 2-3-клеточными простыми волосками (Прил. 4, рис.7, а). У растений же из дельты Амударьи чашечки опушены только по краям зубцов (Прил. 4, рис.7, б) такими же волосками, как у предыдущего растения. У растения с хребта Каратау чашечки густо опушены различной длины (100-250 мкм) и ширины (20-40 мкм) толстостенными простыми волосками конусовидной формы (Прил. 4, рис.7,в). Следует заметить, что встречаются отдельные волоски с боковым ответвлением базальной клетки, чем резко выделяется среди изученных видов рода *Ascantophyllum* (Прил. 4, рис.7, в).

В опушении чашечки данного вида, как и у предыдущего, наблюдается увеличение густоты волосков по направлению с юга на северо-восток, особенно в горы этого направления.

7.1.2. Секция *Turbinaria*

Чашечки растения видов сек. *Turbinaria* опушены одинаково густыми средней длины стебельчато-головчатыми железистыми в сочетании не столь густыми простыми 1-клеточными волосками конусовидной формы (см. табл. 7.1), которые по направлению к зубцам становятся более многочисленными, чем железистые; встречаются редкие железистые волоски с вильчато-раздвоенной верхушкой (Прил. 4, рис.8).

7.1.3. Секция *Pleiosperma*

14. *A.sordidum*. У растений из Центрального (Сулюкли) и Западного (Фирюза) Копетдага чашечки очень густо опушены длинными (до 600 мкм) 3-5-клеточными стебельчато-головчатыми железистыми волосками: у растений из Сулюкли длинные железистые волоски имеют короткие боковые ответвления (по 1), которые могут быть как простыми выростами, так и железистыми. Волоски с простыми ответвлениями часто резко изгибаются на 90° (Прил. 4, рис.9, а). Волоски же у чашечки растений из Фирюзы в большинстве случаев вильчато раздвоены на верхушке или в середине (Прил. 4, рис.9, б). По краям зубцов волоски простые конусовидные, чаще имеют ответвление.

15. *A.glandulosum*. Чашечки растений из Копетдага, Чапандага имеют такое же опушение, как *A.sordidum*, но характеризуются наличием несколько большего количества простых волосков и отсутствием ответвлений, чем резко отличаются от последних трех видов (Прил. 4, рис.2, в).

16. *A.schugnanicum*. У растений с юго-западного склона Шугнанского хребта (высотой 2500 м) чашечки очень густо опушены 1-клеточными, клиновидными простыми волосками длиной до 70 мкм (Прил. 4, рис.10, а). У растений же с левого берега р.Шахдарья (Шугнанский хребет) – более длинными (длина 80-130 мкм), чем у первых, 1-2-клеточными густыми простыми волосками, отдельные из которых имеют мелкие боковые выросты (Прил. 4, рис.10, б), чем обнаруживается изменчивость размера простых волосков этого вида даже в пределах Шугнанского хребта.

7.1.4. Секция *Macrostegia*

17. *A.korolkovii*. У растений с правого берега р.Амударья чашечка густо опушена длинными (200-250 мкм), 2-4-клеточными стебельчато-головчатыми железистыми волосками с толстыми стенками (3-3,5 мкм) (Прил. 4, рис.11, а). У растений же из окрестности Репетек (Каракумы) чашечки опушены 2-клеточными стебельчато-головчатыми и

воронковидными железистыми длиной 55-100 мкм с толстыми стенками (2,5-3 мкм) в сочетании с более редкими щетинистыми 1-клеточными короткими простыми волосками (Прил. 4, рис.11, б). Чашечки растений из Муюнкумов опушены только сравнительно мелкими (50-70 мкм) стебельчато-головчатыми железистыми волосками (Прил. 4, рис.11, в).

Таким образом, по направлению с юга на северо-восток у чашечки растений количество и размеры железистых волосков уменьшаются (см. табл. 7.1).

18. *A.serawschanicum*. Чашечки растений из Гиссарского хребта более или менее густо опушены длинными (100-250 мкм), 2-4-клеточными стебельчато-головчатыми железистыми волосками в сочетании со сравнительно редкими 2-3-клеточными конусовидными простыми такой же длины (Прил. 4, рис.12, а). У растений из бассейна р.Зарафшан (Зарафшанский хребет) чашечки густо опушены очень длинными (250-480 мкм) 2-5-клеточными простыми с толстыми стенками волосками. Многие из них перетянутые, часть петлевидно-изогнутые. Среди простых волосков встречаются отдельные булавовидные железистые волоски (Прил. 4, рис.12, б). Чашечки растений из Зарафшанского хребта густо опушены простыми, толстостенными (2 мкм) волосками различной длины (80-300 мкм) в сочетании с более редкими стебельчато-головчатыми железистыми волосками. Из песчаных мест бассейна р.Зарафшан (Самарканд) чашечки растений опушены только простыми длинными (300-700 мкм) тонкостенными перетянутыми, переплетающимися волосками, у большинства которых терминальные клетки узкие, игловидные (Прил. 4, рис.12, в,г).

Следовательно, у растений и этого вида по направлению с юга на северо-восток по Памиро-Алаю постепенно железистые волоски заменяются простыми.

Опушение чашечки растения этого вида разными типами волосков, по-видимому, свидетельствует, как и у *A.pungens*, о полиморфности этого вида, вызванной большим разнообразием климатических и эдафических условий в названных горах.

19. *A.jarmolenkii*. У растений из Байсунских гор (Кетмен-Чапты, 3450 м высоты над ур.м) чашечка густо опушена короткими (60-100 мкм), но более широкими (16-30 мкм) очень толстостенными (3 мкм) стебельчато-головчатыми железистыми волосками в сочетании с очень редкими одноклеточными клиновидными простыми (Прил. 4, рис.13, а); у растений же с гор Ходжа-гур-гур-ата – более длинными (180 - 200 мкм) 3-5-клеточными крупными стебельчато-головчатыми железистыми волосками, отдельные из которых имеют боковые головчатые выросты (Прил. 4, рис.13, б). Среди последних встречаются редкие папиллы.

7.2. Род *Kughitangia* Ovcz

1. *K.porovii*. У растений с гор г.Кухитанг (горный Туркменистан) чашечка опушена сравнительно короткими (100-110 мкм) простыми и очень короткими (16 – 20 мкм) стебельчато-головчатыми железистыми волосками (см. табл. 7.1) [115].

2. *K.knorringiana*. Чашечки растений из Ак-тау совершенно голые [115], хотя во «Флоре СССР» [197] отмечается наличие железистых волосков.

7.3. Род *Allochrusa* Bunge

Чашечка у видов р. *Allochrusa* опушена только у *Al.paniculata* простыми, короткими (до 90 мкм) волосками, у *Al.gypsophiloides* она совершенно голая (см. табл.7.1).

7.4. Род *Drypis* Mich.ex. L.

У большинства гербарных образцов рода *Drypis* из различных географических точек его ареала чашечки голые. Лишь у *ssp.spinosa* из среднегорья Греции (высота 2000 м) и у *ssp.jaguiniana* из предгорья Албании

(высота 800 м) края зубцов чашечки опушены редкими трихомами (Прил. 4, рис.14, а,б): у *ssp.jaquiniana* - только простыми тонкостенными 1-2-клеточными, у *ssp.spinosa* - булавовидными железистыми 3-4-клеточными волосками (Прил. 4, рис.14, в), чем заметно различаются между собой.

7.5. Под *Gypsophila* L.

У подавляющего большинства видов рода *Gypsophila* чашечка совершенно голая, за исключением 4 видов – *G.herniariodes*, *G.capituliflora*, *G.dschungarica* и *G.aulietatensis*. У первого из Туркестанского хребта чашечка густо (170-200 на 1 мм²) опушена стебельчато-головчатыми железистыми волосками в сочетании с двухклеточными простыми (Прил. 4, рис.15, а). В нижней части чашечки больше простых волосков, в средней и верхней – больше железистых. Чашечка растений с северных склонов Заалайского хребта равномерна, опушена 2-4(1)-клеточными простыми волосками средней густоты (130-160 на 1 мм²) в сочетании со сравнительно редкими 3-4-клеточными булавовидными железистыми волосками (Прил. 4, рис.15, б; табл.7.1).

У *G.capituliflora*, *G.dschungarica* и *G.aulietatensis* чашечка голая, однако гребни зубцов у первого опушены 1-2-клеточными стебельчато-головчатыми железистыми, у *G.dshungarica* - 1-3-клеточными мелкоголовчатыми железистыми (Прил. 4, рис.16, а), у других – 1-3-клеточными булавовидными железистыми волосками (Прил. 4, рис.16, б).

Таким образом, как свидетельствуют полученные данные, род *Acanthophyllum* обладает тонкими чашелистиками с более или менее крупноклеточной эпидермой (см. табл. 7.1).

По типам трихом чашечки виды растений подразделяются на 3 группы: опушенные только простыми 1-лучевыми 1- и многоклеточными различной морфологии, густоты и длины; простыми в сочетании с стебельчато-головчатыми железистыми волосками в различных соотношениях, разной

длины и морфологии; в основном железистыми (за некоторым исключением) различной морфологии и длины.

К первой группе относятся виды секции *Oligosperma*, кроме растений *A.lilacinum* из Копетдага и *A.pulchrum* – Дашти-Джумского района Южного Таджикистана. У первого вида чашелистики опушены простыми в смеси с головчатыми железистыми средней густоты, у второго – только редкими железистыми. Чашечки *A.rungens* с южных каменистых склонов юго-запада Джунгарского Алатау (высота 3400 м), *A.stenostegium* (сек. *Oligosperma*) из окрестностей Иолатана, *A.krascheninnikovii* (сек. *Oligosperma*) – из Тамды Бухарской области и правого берега Амударьи, а также *A.serawschanicum* (сек. *Macrostegia*) - из бассейна р.Зарафшан (высота 500 м) опушены длинными 200-800 мкм, 3-9-клеточными тонкостенными простыми, более или менее переплетающимися волосками средней густоты.

Вторая группа включает *A.serawschanicum* (сек. *Macrostegia*) из Зарафшанского и Гиссарского хребтов (высота 2500 м), *A.lilacinum* (сек. *Oligosperma*) из Центрального Копетдага (высота 1500 м), *A.glandulosum* (сек. *Pleiosperma*) с вершины Чапандага (1000-1700 м выс.), *A.korolkovii* (сек. *Macrostegia*) из окрестностей Репетека и также *A.jarmolenkii* из этой секции (сек. *Macrostegia*) с вершины горы Кетмен-Чапты, у которых чашечки опушены простыми волосками в сочетании с железистыми. Растения этих видов различаются между собой морфологией, длиной, густотой, а также соотношением типов волосков.

Третью группу образуют растения *A.adenophorum* (сек. *Oligosperma*) с гор Бешарча (Бабатаг), *A.jarmolenkii* (сек. *Macrostegia*) из Ходжа-гур-гур-ата и Кетмен-Чапты (Гиссарский хребет), *A.sordidum* (сек. *Pleiosperma*) из Копетдага чашечки которых опушены (за редким исключением) в основном крупными стебельчато-головчатыми железистыми волосками. Эти виды и их образцы, взятые из различных мест их ареала, различаются размерами и степенью разветвленности трихом.

A.albidum, *A.aculeatum*, *A.brevibracteatum*, относимые О.Н.Бондаренко [27] к синониму *A.pungens*, *A.leiostegium* – к синониму *A.subglabrum*, хорошо различаются между собой морфологией, размерами, густотой трихом, числом простых волосков (210-215 против 150), эпидермальных клеток наружной стороны чашечки (1000-1080 против 900 на 1мм²), хотя эти признаки часто являются экологическими.

Следует отметить следующую закономерность в опушении чашечки *p.Acanthophyllum* и *Kughitangia* у видов, распространенных на юге Центральной Азии (Копетдаг, Большие Балханы, Бадхыз, Сурхандарья и др.) и южном отроге Памиро-Алая: железистые волоски составляют основную часть или половину трихом. По направлению с юга на север и северо-восток и восток наблюдается постепенная замена железистых волосков простыми, густота которых увеличивается с повышением высоты над ур.м. (см. табл. 7.1).

Роды *Allochrusa* и *Drypis* характеризуются короткими, очень тонкими и самыми тонкими чашелистиками с мелкоклеточной эпидермой (1300-1500 на 1мм²) и большим числом устьиц (150-250). Однако *p.Allochrusa* отличается от *p.Drypis* отсутствием железистых волосков на поверхности и по краям зубцов чашечки. Последний имеет сходство с родом *Acanthophyllum* и *Kughitangia* колючими зубцами чашечки и наличием по краям зубцов трихом.

Виды родов *Allochrusa* и *Drypis* характеризуются исключительно мелкоклеточностью наружной и внутренней эпидермы чашелистиков (1300-1500 на 1мм²) и большим числом устьиц наружной эпидермы (150-250 на 1мм²). Изученные 2 вида рода *Allochrusa* (*A.paniculata*, *A.gypsophiloides*) большинством признаков чашелистика чрезвычайно сходны между собой, что подтверждает их генетическое родство, однако второй вид отличается от первого отсутствием опушения.

У видов сек. *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia* чашечки опушены от умеренно густого до исключительно густого простыми и железистыми

волосками, у *Oligosperma* – только простыми за исключением *A.lilacium* и *A.pulchrum*, которые опушены также обоими типами волосков.

Сек.*Oligosperma* отличается от трёх других секций рода отсутствием на чашелистиках железистых волосков. Наличием этих волосков сближаются представители секций *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia*. Виды *A.lilacinum*, *A.adenophorum*, *A.brevibracteatum* и *A.aculeatum* отличаются от других видов секции *Oligosperma* самым густым опушением (200-230 на 1мм²), *A.elatius*, *A.borsczowii* – редким (50, 38 на 1мм²) опушением чашелистиков простыми волосками. У других видов опушение от среднего до густого (100-160), у *A.glandulosum* из сек.*Pleiosperma* – густое (150 на 1мм²; см. табл. 7.1).

Следует отметить, что *A.microcephalum* из сек.*Turbinaria* рассматриваемый О.Н.Бондаренко [27] синонимом *A.micronatum*, имеет большое сходство с *A.coloratum* из сек.*Macrostegia*, чем с первым, чрезвычайно густым опушением как простым (430 на 1мм²), так и железистыми (380, 330 соответственно) волосками. Однако *A.coloratum* от первого вида заметно отличается наличием разветвлённых железистых волосков.

Выводы.

1. По типам трихом чашечки виды р.*Acanthophyllum* подразделяются на три группы:

чашелистики видов сек.*Oligosperma* (за исключением *A.lilacinum* из Копетдага и *A.pulchrum* – юж.Таджикистана) опушены простыми 1- и многоклеточными простыми волосками, *A.lilacinum*, *A.serawschanicum*, *A.glandulosum*, *A.korolkovii*, *A.jarmolenkii* опушены простыми и стебельчато-головчатыми железистыми волосками; у *A.adenophorum*, *A.jarmolenkii* (из Гиссарского хребта), *A.sordidum* чашечки опушены только крупными стебельчато-головчатыми трихомами.

2. Спорные виды *A.albidum*, *A.aculeatum*, *A.brevibracteatum*, *A.pungens*, *A.leiostegium*, *A.subglabrum* хорошо различаются между собой морфологией, величиной и частотой трихом, числом эпидермальных клеток наружной стороны чашечки, хотя эти признаки скорее адаптивные чем диагностические.

3. У видов распространенных на юге- горном Туркменистане, Сухондарье и др. и юго-западном отроге Памиро-Алая железистые трихомы преобладают над простыми; по направлению с юга на северо-восток железистые постепенно заменяются простыми, число последних увеличивается с повышением высоты над ур.м.

ГЛАВА 8. СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

У травянистых двудольных растений, лишенных вторичного роста, можно обнаружить различные переходные формы строения стебля - между древесными и травянистыми. Например, в стеблях люцерны величина проводящих пучков на поперечных срезах варьирует не очень сильно, и пучки отчетливо ограничены друг от друга. Незначительно вторичный рост имеется у основания стебля.

Стебель лютика, представляющий собой пример стебля крайне выраженного травянистого типа, своим несколько разбросанным расположением проводящих пучков и отсутствием камбия напоминает тип стебля однодольных.

Резкая обособленность проводящих пучков, обычно для травянистого стебля, не представляет собой, однако, типичного состояния, так как многие роды травянистых растений, а нередко целого семейства имеют первичное строение проводящего цилиндра, который прерывается заметными участками паренхимы только у листовых щелей [216]. К таким семействам, как пишет Эсау [216], относится и семейство Гвоздичных, к которому принадлежат изучаемые нами таксоны.

8.1. Род *Acanthophyllum* С.А.Мей

Литературные сведения об анатомическом строении стебля исследуемых родов немногочисленны и фрагментарны. Строение годичного побега некоторых видов изучены О.Н.Радкевич [155], Б.Н.Ниязовым [142], Н.Б.Быковой, Д.Ю.Турсуновым [187], К.З.Закировыми, М.Мусаевой [136].

Годичные стебли большинства видов опушены простыми и железистыми стебельчато-головчатой формы или обоими типами трихом различной длины и густоты. Очертание поперечного сечения слегка продолговато-овальное. Эпидерма стебля у всех изученных видов однослойная, ее клетки слегка тангентально продолговатые, овальные или округло-овальные. Под эпидермой находится 1-3(4) слоя клеток коровой

паренхимы, которые, как правило, содержат мелкие хлорофилловые зерна, что говорит в пользу участия этой ткани в фотосинтезе.

Под коровой паренхимой, относительно происхождения которой среди исследователей рода *Acanthophyllum* нет единого мнения, расположены многослойные периваскулярные волокна.

Как известно, термином склеренхима обозначают комплексы толстостенных, часто одревесневших клеток, основной функцией которых является механическая.

Наиболее часто склеренхимные клетки делят на волокна и склереиды. При этом волокна описывают как длинные клетки со слабо заметными порами различной конфигурации – щелевидные, крестовидные, треугольные и другие, а склереиды – как относительно короткие.

Волокна подразделяют на две большие группы – ксилемные (либриформ) и экстраксиллярные (различных систем тканей вне ксилемы).

Онтогенез и топографическое положение ксилемных волокон обычно вполне ясны, т. е. они развиваются из тех же меристематических тканей, что и другие клетки ксилемы, и составляют неотъемлемую часть этой ткани. Отнесение же экстраксиллярных волокон к соответствующим системам тканей представляется значительно менее простым и ясным. Некоторые волокна этого типа с такой же определенностью можно связать с флоэмой, как и ксилемные волокна с ксилемой, а у многих других их онтогенетические связи менее ясны.

Волокна, расположенные в самой наружной части проводящего цилиндра, часто называют волокнами перицикла. Перицикл интерпретируют как ткань, отличную от проводящей как по своему топографическому положению, так и онтогенетически. Однако в стебле большинства двудольных, онтогенез которых был достаточно изучен, флоэма примыкает к коре и между ними нельзя наблюдать никакой разделяющей их тканей, которую можно отождествить с перициклом в обычном смысле этого слова

[216].

Между тем в работах, посвященных анатомическому строению стебля отдельных видов исследуемых нами таксонов, периваскулярные волокна, расположенные между коровой паренхимой и флоэмой, одни авторы [36] называют многорядным перициклом, волокнами с утолщенными лигнифицированными стенками, другие – перицикли-ческими, лубяными волокнами [136], волокнистыми элементами [258], периваскулярными волокнами [231].

Как видно из приведенных литературных сведений среди исследователей сем.Гвоздичных нет единого мнения по вопросу происхождения этой ткани.

Иногда экстраксиллярные волокна объединяют в одну группу – лубяные волокна. Слово «луб» первоначально применялось для описания тяжелой волокон, полученных из находящейся снаружи от камбия, т.е. экстракамбиальной, области стеблей двудольных [237], которая в большинстве случаев состоит из волокон флоэмы. В своей работе мы используем термин «периваскулярные волокна», расположенные по периферии проводящего цилиндра от самого внутреннего слоя коры, и «лубяные (флоэмные) волокна», возникающие в первичной или вторичной флоэме.

Внутри от коровой паренхимы располагаются 5-13 [17] слоев периваскулярных волокон прокамбиального происхождения, 2-5 наружных слоев которых состоят из более мелких, но очень толстостенных клеток. Внутренние слои образованы более крупными клетками, толщина стенок клеток которых снаружи ко внутри уменьшается.

Как известно, феллоген – это меристема, образующая перидерму, которая состоит из феллемы, обычно называемой пробкой и откладываемой феллогеном по направлению кнаружи, и феллодермы, откладываемой также феллогеном вовнутрь и напоминающей корневую паренхиму.

В стебле феллоген, дающий начало исходному слою перидермы, может закладываться у двудольных на различной глубине кнаружи от камбия [258]. В большинстве случаев феллоген появляется в стеблях в субэпидермальном слое, в эпидерме, иногда и из ее клеток и субэпидермальных. В стеблях у некоторых растений, как пишет К.Эсау [216], развитие перидермы происходит во втором или третьем слое коры. У других растений феллоген возникает вблизи проводящей зоны или непосредственно во флоэме. При глубоком заложении исходной перидермы она образуется по всей окружности оси. Как и при поверхностном заложении, в стебле у изучаемых нами таксонов феллоген закладывается сразу по всей окружности органа снаружи от флоэмы.

Известно, что клетки пробки или феллемы, как правило, располагаются в радиальных рядах в результате периклиналиного деления клеток феллогена. Но тем не менее время от времени в феллогене наблюдаются и антиклинальные деления. Они увеличивают число радиальных рядов пробки и обеспечивают возможность роста перидермы согласованно с увеличением окружности оси. Таким образом, в обоих случаях клетки феллемы располагаются упорядоченно в радиальных рядах. Однако подобное упорядоченное расположение в радиальных рядах клеток пробки в стеблях у изучаемых таксонов не всегда наблюдается, т. е. эта закономерность часто нарушается. Причина такого строения пробки в осевых органах у исследованных таксонов заключается в следующем.

В одних случаях клетки феллогена закладываются непрерывным кольцом и выделяют радиальные ряды клеток пробки, в других - с нарушением: одни дочерние клетки более широкие, другие узкие, иногда клетки отделяются от соседних клеток феллогена и вклиниваются между соседними клетками феллемы. В третьих случаях одни клетки феллемы длинные, другие короткие, что хорошо видно на продольных срезах стебля.

Следует отметить особенность, характерную для р.*Acanthophyllum* у всех изученных видов с заложением феллогена или появлением первых клеток феллемы начинается разрушение клеточных стенок периваскулярных волокон, непосредственно расположенных над клетками феллогена или феллемы, которое продолжается по направлению к коровой паренхиме. У некоторых видов подобное явление происходит локально – в различных местах кольца этой ткани по радиусу снаружи вовнутрь или наоборот.

Флоэма кольцевого строения, ксилема состоит из двух дугообразных половинок, соединенных в полюсах узкой полоской 1-2-рядных протоксилемных элементов. Таким образом, ксилема первого года вегетации выглядит как сплошное кольцо. Подобное строение проводящей системы наблюдается по всей длине стебля – с первого до последнего междоузлия. Сердцевина у большинства видов состоит из тонкостенных паренхимных клеток, центральные из которых к концу вегетации первого года начинают разрушаться. Между тем часто сохраняются крупные клетки перимедуллярных зон, а также клетки с друзами оксалата кальция. Виды различаются по числу слоёв коровой паренхимы, периваскулярных волокон, развитием или отсутствием феллемы, степенью и местом разрушения периваскулярных волокон.

Строение феллогена колючелистников резко отличается от такового у других двудольных: клетки различных размеров и форм, в расположении их производных (клеток феллемы) радиальность не наблюдается. Изучение продольных, радиальных срезов стебля показало, что клетки феллогена длинные, по длине неодинаковые, как и их производные. После заложения феллогена или формирования 1-3 слоев феллемы начинается разрушение клеток периваскулярных волокон – лизис вторичных стенок и поперечные деления. Вследствие лизиса вторичной стенки клетки становятся тонкостенными, постепенно пропитываются суберином и превращаются, подобно клеткам феллемы, в пробку. Причем, что поперечные стенки

волокон не всегда совпадают не только с таковыми клеток феллогена и его производных (конечно, если имеются), но и самих волокон, что приводит к нарушению четкого радиального расположения их.

Прокамбий - кольцевого строения. Однако камбий формируется только по противоположным бокам и отсутствует в полюсах, где прокамбий (за исключением трех видов- *A. mucronatum*, *A. microcephalum* и *A. sordidum*) в дальнейшем не формирует вторичные элементы ксилемы. В связи с чем ксилема второго года вегетации не имеет кольцевого строения и состоит из двух боковых групп дугообразной формы.

8.1.1. Секция *Oligosperma*

1. *A. pungens*. Наружные стенки эпидермальных клеток годичного стебля из Каракумов слегка утолщены, покрыты тонким (0,2-0,3 мкм) слоем бороздчатой кутикулы, стебель опушен простыми мелкими и стебельчато-головчатыми железистыми волосками. Последние в систематических сводках в диагнозе вида не указаны. Волоски в основном 1-, редко 2-3-клеточные. Под эпидермой находятся 3 (4) слоя тонкостенной коровой паренхимы, граничащей с 10-13 слоями периваскулярных волокон, 4-6 наружных слоев которой мелкоклеточные и толстостенные. Клетки внутренних слоев по направлению к флоэме увеличиваются в размерах, а толщина стенок, наоборот, уменьшается. Феллоген закладывается непосредственно над флоэмой в виде сплошного однослойного кольца (Прил. 5, рис.1, а,б). С появлением первых клеток феллемы начинается разрушение стенок периваскулярных волокон, расположенных непосредственно над ее клетками. Дальнейшее разрушение идет по направлению к периферии. Наблюдается также разрушение отдельных или групп клеток снаружи, расположенных под коровой паренхимой. При разрушении клеток их стенки превращаются в очень тонкие зигзагообразные нити фибрилл, местами прерывистые (Прил. 5, рис.1, а).

Следует заметить, что у некоторых экземпляров растений этого вида разрушение клеток этой ткани под корой сильнее, чем у описанного выше растения.

Степень развития феллемы и разрушения периваскулярных волокон зависят от условий местообитания. Например, у растений из Каракумов (из окрестностей Репетека) эти процессы начинаются рано – до цветения. У растений же с южных склонов Джунгарского Алатау первые клетки феллемы формируются в июле, а разрушения клеток периваскулярных волокон не наблюдается (Прил. 5, рис.1 в), что обусловлено, по-видимому, поздним началом вегетации в здешних климатических условиях.

В первый год вегетации внутренний камбий не возникает. Он не возникает и у многолетних растений из Бухарской области и Памиро-Алая (Прил. 5, рис.1,г). Однако в условиях Ташкента в начале вегетации второго года он формируется в перимедуллярной зоне сердцевины, которая образует внутреннюю ксилему и флоэму [136]. Внутренний камбий работает в течение 3 лет и каждый год вегетации формирует по бокам по одной группе ксилемы дуговидной формы.

На поперечном срезе четырехлетнего побега у растений в естественных условиях ксилема состоит из сплошного кольца ксилемы первого года вегетации, второго года – из двух боковых пучков (по одному с каждой стороны) дуговидной формы, а с 3-го и дальнейших годов она имеет пучковое строение и состоит из 8 длинных радиальных обратноконусовидной формы пучков, которые разъединены паренхимными лучами различной ширины и содержат много друз (Прил. 5, рис.1, г).

Молодая флоэма и ее старая часть (наружная) у многолетнего стебля превращается в колленхиматозные волокна. Над феллемой (3-4-слойной) располагаются отдельные полосы из 2-4 слоев клеток периваскулярных волокон дуговидной формы. Кнаружи от них находится разрушенный слой этой ткани в виде пробки, за которой снова следуют полосы (дуговидной

формы) периваскулярных волокон. Далее их чередование повторяется.

2. *A.lilacinum*. Годичный стебель опушен сравнительно редкими 1-2-клеточными простыми и стебельчато-головчатыми железистыми волосками, очертание поперечного среза продолговато-четырёхгранное (Прил. 5, рис.2,а). Коровая паренхима 2-слойная, с зеленым оттенком; механическая ткань состоит из 5-8 слоев периваскулярных волокон, 2-4 наружных слоя которых состоят из мелких толстостенных клеток. В фазе бутонизации уже заложен внутренний камбий, который даёт внутренние флоэму и ксилему дуговидной формы. Сердцевина сохраняется в виде щели. Феллоген закладывается в первый год вегетации и формирует 1-2 слоя феллемы, однако, в отличие от *A.pungens* разрушения клеток склеренхимы не наблюдается. У 2-летнего стебля эпидерма вместе с корой вышелушиваются. Кольцо флоэмы очень широкое, по его середине формируются 1-2 ряда крупных клеток с друзами. Кнаружи от феллемы сохраняется 2-3-слойная механическая ткань, за ней – снова 2-3-слойная феллема из разрушенных клеток периваскулярных волокон и т.д. В отличие от *A.pungens* механическая ткань имеет непрерывное кольцо. На 2-й год вегетации закладываются внутренние ксилема и флоэма. Ксилема второго года сохраняет сплошную дуговидную форму (Прил. 5, рис.2, б). В строении ксилемы первого и второго года изменений не наблюдается. К сожалению, из-за отсутствия материала многолетний (3-4-летний) стебель нами не был изучен.

Таким образом, по строению периваскулярных волокон и ксилемы данный вид резко отличается от *A.pungens*.

3. *A.subglabrum*. Годичный стебель голый или почти голый. Очертание поперечного среза округлое, коровая паренхима 2-3-слойная, периваскулярные волокна 4-6-слойные, 2-3 наружных ее слоя мелкоклеточные и толстостенные (Прил. 5, рис.3, а). Феллоген имеется, но феллема еще не образована и разрушения стенок клеток склеренхимы, расположенных над феллогеном, не наблюдается (Прил. 5, рис.3, а).

У многолетнего (6-летнего) стебля ксилема первого года, как и у других видов, кольцевая. Начиная со второго года строение ксилемы каждого года состоит из 2 дуговидных пучков, разъединенных широкими паренхимными полосами на полюсах (на концах).

С 5-года вегетации ксилема каждого года образована уже 4-мя тангентальными рядами, разъединенными радиальными полосками паренхимы.

Таким образом, у 6-летнего стебля ксилема состоит из одного внутреннего кольца и 20 узких дуговидных пучков. Годичные пучки ксилемы более или менее заметно очерчены, просветы сосудов расположены по радиусу. Флоэма развитая, кольцевого строения. Эпидерма, коровая паренхима и пробка вышелушились. Кнаружи от флоэмы расположены 3-4 годичных кольца мелкоклеточных толстостенных периваскулярных волокон, совершенно не похожих на таковые первого года. Сердцевина узкая, щелевидная (Прил. 5, рис.3, б).

Пучки по мере удаления от центра к периферии, естественно, расширяются и, продольно разъединяясь, увеличивают их количество.

4. *A.tenuifolium*. Годичный стебель опушен 1-3-клеточными простыми волосками клиновидной формы. Коровая паренхима 1-4-слойная, крупноклеточная, толстостенная, без хлорофилловых зерен. Под коровой паренхимой расположена 5-8 рядов механической ткани, стенки клеток 3-5 наружных слоев которых сильно утолщены. Феллоген формируется в первый год вегетации, откладывая 2-3 слоя феллемы. Клетки внутренних слоев периваскулярных волокон, расположенные кнаружи от феллемы, разрушены и превращены в пробку (Прил. 5, рис.4, а,б).

Строение стебля этого вида резко отличается от таковых предыдущих видов: после формирования у годичного стебля 1-2 слоев феллемы происходит разрушение внутренних слоев периваскулярных волокон. Подобные разрушения этой ткани начинаются местами и снаружи в танген-

тальном и радиальном направлениях.

У 2-летнего стебля при сохранении кольцевого строения ксилемы первого года закладывается внутренний прокамбий, который дает пучки первичной флоэмы, однако внутренняя ксилема не образуется. Ксилема 2-года уже пучкового строения без внутренней ксилемы (Прил. 5, рис.4, в).

Внутренняя ксилема формируется на 3-й год вегетации, состоит из 2(3) отдельных пучков (Прил. 5, рис.4, г).

A.tenuifolium резко отличается от предыдущих видов поздним образованием внутренней ксилемы и ее пучковым строением.

5.A.albidum. Анатомическое строение одно- и многолетнего стебля такое же, как у *A.tenuifolium*, что, по-видимому, обусловлено их близким систематическим родством и сходными условиями местообитания.

6. A.stenostegium. Годичный стебель опушен 1-3-клеточными простыми волосками с узкими базальными и терминальными и широкими средними (у 3-клеточных) клетками; эпидермальные клетки сравнительно тонкостенные, овальные. Коровая паренхима 2-рядная, клетки ее с хлорофилловыми зернами. Периваскулярные волокна 6-10-слойные, наружные 3-4 ряда которых мелкоклеточные, клетки очень толстостенные. Другие внутренние слои крупные и сравнительно тонкостенные, особенно на полюсах. Под этой тканью заложен феллоген без производных (без клеток феллемы), хотя в некоторых клетках наблюдается тангентальное деление, флоэма и ксилема кольцевого строения (Прил. 5, рис.5, а).

У 2-летнего стебля изменение в структуре тканей незначительное: эпидерма с 2-слойной корой почти сохраняется, также сохраняется и механическая ткань (периваскулярные волокна). К концу вегетации второго года феллоген откладывает снаружи 1, реже 2 ряда клеток феллемы, под действием которых расположенные снаружи от нее клетки периваскулярных волокон слегка деформированы, однако разрушения стенок клеток, как у предыдущих видов, не наблюдается (Прил. 5, рис.5, б), т.е. задерживается.

Ксилема первого года, подобно флоэме, кольцевого строения; ксилема второго года состоит из 2 дуговидных пучков. Ксилема первого года под давлением таковой второго года смещается к сердцевине, вследствие чего сердцевина имеет щелевидную форму.

У двухлетних стеблей внутренний камбий не закладывается и вряд ли возникает в будущем, так как сердцевина уже превратилась в узкую щель, где сохранились лишь 2 ряда ее клеток с утолщенными стенками.

7. A.korshinskyi. Годичный стебель покрыт редкими, мелкими головчатыми железистыми волосками. Эпидерма толстостенная (3 мкм), под ней находится 1-2-слойная коровая паренхима с большим количеством хлорофилловых зерен. Механическая ткань малослойная (5-7), 2-3 наружных слоя ее мелкоклеточные, толстостенные, внутренние крупноклеточные – сравнительно тонкостенные. Флоэма и ксилема слабо развиты, последняя состоит из 2(2-3)-рядных просвета сосудов. Деления клеток феллогена не наблюдается (Прил. 5, рис.6, а,б). На втором году наблюдается разрушение отдельных клеток периваскулярных волокон над феллогеном, эпидерма и коровая паренхима вышелушиваются (Прил. 5, рис.6, в). В остальном анатомическое строение годичного и двухлетнего стебля одинаково с таковым у *A.stenostegium*.

8. A.adenophorum. Годичный стебель опушен 1-2-клеточными цилиндрическими, толстостенными простыми волосками, форма поперечного сечения сходна с таковой у *A.lilacinum*. Стенки клеток, особенно наружные, сильно утолщены (до 3 мкм).

Коровая паренхима тонкая, однослойная, с многочисленными хлорофилловыми зернами. В остальном анатомическое строение годичного стебля сходно с таковым у *A.stenostegium*.

У 2-летнего стебля строение периваскулярных волокон полностью сохраняется, число слоев и строение такие же, как у годичного стебля, лишь местами, особенно на полюсах, наблюдается разрушение стенок клеток.

Эпидерма становится слегка уплощенной, сердцевина сохраняется, клетки ее тонкостенные, наблюдается разрушение их стенок. Ксилема состоит из 6-10 групп сосудов, расположенных дугообразно по бокам. Внутренний камбий закладывается на 3-й год вегетации побега.

9. *A.brevibracteatum*. Годичный стебель растения из побережья р.Сармыш (Бухарская область) густо опушен 1-2-клеточными толстостенными простыми волосками клиновидной формы в сочетании с очень редкими головчатыми железистыми. Коровая паренхима 1-2-слойная (Прил. 5, рис.7, а).

Периваскулярные волокна 7-10-слойные, 3-4 наружных слоя мелкоклеточные, со стенками средней толщины, внутренние 3-6 слоев тонкостенные подобно паренхимным клеткам коры. Феллема 3-4-слойная, разрушение периваскулярных волокон одностороннее - с внутренней стороны, наружные слои сохраняются без разрушения (Прил. 5, рис.7, б), иногда чередуются слои разрушенных клеток со слоями неразрушенных, что особенно хорошо заметно в стебле растений второго года (Прил. 5, рис.7, в,г).

10. *A.krascheninnikovii*. Годичный стебель густо опушен 1-3-клеточными тонкостенными, длинными простыми волосками, у большинства из них базальные клетки узкие, следующие широкие, терминальные менее широкие. Коровая паренхима 1-2-слойная; периваскулярные волокна - многослойные (8-13), 3-5 наружных слоев которых мелкоклеточные, очень толстостенные, внутренние также толстостенные. Однако стенки клеток самых внутренних слоев менее толстостенные, чем они отличаются от предыдущих видов. Феллоген заложен, им сформирован один слой феллемы. Уже наблюдается разрушение стенок клеток периваскулярных волокон, расположенных над феллемой (Прил. 5, рис.8, а). В сердцевине стебля отдельных экземпляров среди разрушенных клеток встречаются скреленхимные клетки (Прил. 5, рис.8, а,в). Перимедулярная зона

сердцевины сохраняется, содержит много клеток с друзами. В стебле растений из полынной пустыни на северной окраине Тамды (Бухарской области) коровая паренхима состоит из одного ряда палисадных клеток (Прил. 5, рис.8, б), что говорит об интенсивном участии этой ткани в процессе фотосинтеза.

Строение проводящей системы многолетнего (2-летнего) стебля сходно с таковым у *A.brevibracteatum*.

11. *A.aculeatum*. Годичный стебель густо опушен 1-2-клеточными, толстостенными короткими щетинистыми простыми волосками (Прил. 5, рис.9, а). Строение эпидермы и коровой паренхимы сходно со строением этих тканей у *A.brevibracteatum*. Периваскулярные волокна 6-9-слойные, 2-3 наружных слоя которых толстостенные. Феллема состоит из 3-4 слоев, клетки периваскулярных волокон, расположенные над феллемой, начали деформироваться и разрушаться (Прил. 5, рис.9, а,б,в). В остальном строение стебля сходно с таковым у *A.brevibracteatum*.

12. *A.pulchrum*. Годичный стебель растений из Зарафшанского хребта густо опушен 1-3-клеточными простыми волосками, среди которых встречаются редкие головчатые железистые волоски, чем напоминают стебель *A.brevibracteatum*. Очертание поперечного среза продолговато-трех-четырёхгранное, коровая паренхима 2-3-слойная, с многочисленными хлорофилловыми зёрнами. Периваскулярные волокна 6-8-слойные, самый внутренний слой образован тонкостенными клетками, наружные 3-4 слоя мелкие и толстостенные. Феллема 1-3-слойная, наблюдается разрушение клеток внутреннего слоя периваскулярных волокон. Разрушение клеток периваскулярных волокон и превращение их в пробку особенно заметны на стебле растения с каменистого склона Южного Таджикистана (спуск к р.Пяндж) (Прил. 5, рис.10, а,б). Строение проводящей системы такое же, как и у других видов.

У 2-летнего стебля эпидерма коры сохраняется. Клетки коровой паренхимы сминаются и образуют узкую полоску. Стенки клеток эпидермы сильно утолщены (3 мкм), полость клетки узкая, щелевидная. Ковнутри от коровой паренхимы располагается один, реже 2 ряда крупных клеток периваскулярных волокон с несколько утолщенными стенками. Ковнутри от них располагается 1-3 слоя более мелких с сильно утолщенными стенками клеток, а под ними снова крупные клетки этой же ткани со слегка утолщенными клетками. Клетки феллогена кое-где тангентально разделились и под влиянием клетки феллемы здесь наблюдается начало деформации и разрушение 2-3 слоев клеток периваскулярных волокон. Ксилема второго года пучкового строения образована из двух дуговидных половинок, каждая из которых состоит из двух близкорасположенных пучков (Прил. 5, рис.10, в). Ксилема не смещается в сторону сердцевины.

13. *A.elatius*. Годичный стебель растения из междуречья Вахш-Пяндж совершенно голый. Эпидермальные клетки тонкостенные (1-1.5 мкм), коровая паренхима 1-3-слойная, периваскулярные волокна 12-15-слойные; 4-6 наружных ее слоев мелкоклеточные, клетки толстостенные. Клетки внутренних слоев от периферии ковнутри становятся все крупнее, а стенки – тоньше. Феллоген заложен, имеется один ряд феллемы. Наблюдаются деформация и разрушение клеток самого внутреннего слоя периваскулярных волокон (Прил. 5, рис.11, а,б). У растений же с окрестностей озера Ясхак в Каракумах феллоген закладывается во внутреннем слое коровой паренхимы и начинает откладывать кнаружу (в сторону эпидермы) клетки феллемы. Клетки же периваскулярных волокон, находящиеся кнаружи от внутреннего феллогена, не подвергаются разрушению (Прил. 5, рис.11,в). Необходимо отметить, что формирование феллогена первоначально происходит под самым нижним узлом (во внутреннем слое паренхимы коры) и распространяется вверх – в междоузлие, что является характерным для многих древесных. Только после этого закладывается внутренний (кнаружи

от флоэмы) феллоген, типичный для стеблей исследуемых родов. Строение проводящей системы такое же, как у предыдущих видов.

Анатомическое строение поперечного среза двухлетнего стебля растения с бугристых песков Каракалпакстана характеризуется следующими признаками: несколько уплощенной эпидермой, элиминацией паренхимы коры, образованием под эпидермой 3-4-рядной типичной пробки (феллемы), полным сохранением периваскулярных волокон и 2-3-рядной пробки (отложенной внутренним феллогеном) первого года вегетации, формированием 2-5-слойных периваскулярных волокон и феллогена второго года вегетации. Ксилема второго года состоит из двух пучков дуговидной формы, под давлением которых ксилема первого года смещена в сторону сердцевины (Прил. 5, рис.11, г, д).

14. A.borsczowii. Годичный стебель почти голый, у растения с окрестностей ст. Чили (Южный Казахстан) коровая паренхима 1-2-слойная, механическая ткань 7-10-слойная, 3-4 наружных слоев которой мелкоклеточные. Феллоген заложен и кое-где над клетками феллемы наблюдается разрушение клеток механической ткани (Прил. 5, рис.12, а, б).

Строение 6-летнего стебля характеризуется следующими признаками: кольцевое строение флоэмы и ксилемы первого года становится пучковым вследствие развития на полюсах сердцевинной паренхимы, заложения внутреннего камбия на 4 - (у растений из Восточного Казахстана) – 5 - (из Кызылкума Бухарской области) год вегетации. Последний прекращает свою деятельность через два года, образовав мощную флоэмную дугу в сторону щелевидной сердцевины (по одной по бокам) и по 2 дуги ксилемы (с каждой стороны), разделенные радиально по середине узкой полосой паренхимы, как и ксилемные дуги первых четырех лет. В дальнейшем радиальные полосы паренхимы резко расширяются. На концах (полюсах) образованы 4 небольших дуговидных ксилемных пучка, которые отделены от боковых также широкими паренхимными полосами с многочисленными друзами.

Флоэма также имеет пучковое строение и состоит из двух дуговидных половинок, разъединенных широкими паренхимными полосами на полюсах. Старая (наружная) часть флоэмы является, как и у других видов, колленхиматозной. Между старой и молодой флоэмой расположены 1-2 ряда паренхимных клеток с друзами (Прил. 5, рис.12, б,в,г).

15. *A.leiostegium*. Годичный стебель растений из Каратау густо опушен мелкими 1-2-клеточными, щетинистыми простыми волосками. Наружные стенки эпидермальных клетки толстые (3 мкм). Механическая ткань 5-7-слойная, 2-4 наружных слоя которой с сильно утолщенными стенками; внутренний слой крупноклеточный. Толщина стенок средняя и постепенно уменьшается по направлению к феллеме. Феллема 1-, реже 2-слойная, клетки периваскулярных волокон над феллогеном начали разрушаться (Прил. 5, рис.13, а). Строение проводящей системы как у предыдущего вида.

Строение стебля растения из Западного Тянь-Шаня – окрестностей Кансайского рудника (Таджикистан) отличается разрушением большего количества клеток периваскулярных волокон над феллогеном. Стебель растения из песков дельты Амударьи отличается только более толстыми стенками периваскулярных волокон, чем у растений из Каратау и Западного Тянь-Шаня. Сердцевина стебля всех экземпляров сохраняется без разрушения, с друзами.

16. *A.cyrtostegium*. Годичный стебель опушен редкими курчавыми простыми волосками: коровая паренхима 3-4-слойная, с редкими хлорофилловыми зернами или без них. Механическая ткань 7-10-слойная, 4-5 ее наружных слоев мелкоклеточные, с сильно утолщенными стенками, внутренние крупноклеточные с толстыми стенками подобно механической ткани растений *A.borszowii* из дельты Амударьи. Сердцевина сохранена, хотя ее центральные клетки начали разрушаться (Прил. 5, рис.14,а). Феллоген заложен, но заметной феллемы нет, и, соответственно, нет разрушения

механической ткани, хотя наблюдается деформация отдельных ее клеток. Строение эпидермальных клеток такое же, как и у других видов.

Во 2-м году вегетации закладывается внутренний камбий, деятельность которого ограничена одной вегетацией, формирует внутреннюю флоэму и ксилему, вследствие чего полость стебля становится заполненной 2-3-летней ксилема состоит из сплошного кольца. Однако в дальнейшем (начиная с 4-го года) она становится более или менее пучковой благодаря развитию межпучковой паренхимы (Прил. 5, рис.12, б). Типичное пучковое строение наблюдается уже на 5-6-м году вегетации. Флоэма кольцевого строения, очень широкая, в ее паренхиме содержится много крупных клеток с друзами. Феллоген вместе с отдельными клетками пробки сохраняются, т.е. строение этих тканей остаётся малоизменным по сравнению с первым годом вегетации. Кнаружи от феллемы располагаются слои механической ткани, чередующиеся со слоями разрушенной и превратившейся в пробку механической ткани (См. Прил. 5.Рис.14, г).

8.1.2. Секция *Turbinaria*

17. *A.mucronatum*. Годичный стебель голый, иногда встречаются папиллы. Очертание поперечного среза округлое или овальное независимо от места произрастания (в пределах Копетдага). Эпидермальные клетки с сильно утолщенными наружными стенками. Коровая паренхима 2-3-слойная; механическая ткань - 5-9-слойная, 3-4 наружных слоя которой образованы мелкоклеточными толстостенными клетками. Как первичные, так и вторичные ксилема и флоэма сильно развиты, сплошного кольцевого строения, типичного для древесных, чем резко отличаются от предыдущих видов. Феллоген и один-два слоя феллемы ясно выражены, феллема крупноклеточная. Клетки механической ткани над феллемой начали разрушаться, разрушение происходит и снаружи (под коровой паренхимой) в различных направлениях – радиальном и тангентальном (Прил. 5, рис.14, а,б). Расположение просветов сосудов диффузно-радиальное, между

просветами сильно развита древесинная механическая ткань - либриформ. У растений, собранных из окрестностей Фирюзы (Центральный Копетдаг), большая часть экстраксиллярных, периваскулярных волокон разрушена (Прил. 5, рис.14, а), старая часть флоэмы колленхиматозная.

У многолетнего стебля (5-летнего) эпидерма и кора вышелушены, механическая ткань полностью превращена в пробку. Ксилема, как и ксилема первого года, сплошного кольцевого строения, кольце-сосудистая, просветы сосудов располагаются более или менее по радиусу, их удельный вес всегда меньше древесинных волокон. Ширина годичных колец неодинаковая: одни из них широкие, другие - очень широкие, третьи - узкие или очень узкие, что, по-видимому, связано с неодинаковыми климатическими условиями в разные годы (Прил. 5, рис.14, в).

Таким образом, *A.micronatum* отличается от других видов сплошным кольцевым строением проводящей системы как у годичного, так и многолетнего стебля, кольцесосудистостью, расположением просветов сосудов более или менее по радиусу, большим удельным весом (50-75%) либриформа у многолетних стеблей, а также быстрым темпом разрушения механической ткани уже в стебле годичного растения.

18. *A.microcephalum*. Годичный стебель почти голый - много мелких выростов, очертание поперечного среза округлое, коровая паренхима однорядная, крупноклеточная. Механическая ткань малослойная - 5-6-рядная, в отличие от других видов рода недифференцирована - клетки одинаково мелкие подобно лубяным волокнам, с сильно утолщенными стенками. Феллоген заложен, но клетки феллемы отсутствуют; разрушение клеток механической ткани происходит чаще снаружи - под коровой паренхимой по радиусу, обратно-клиновидной формы, соединяющейся с феллогеном, так что сплошное кольцо периваскулярных волокон разбито на 8-10 отдельных пучков; реже наблюдается разрушение в тангентальном направлении (Прил. 5, рис.15, а,б,в).

Следовательно, этот вид отличается от других наличием на стебле многочисленных папилл. Во всем остальном строение стебля сходно с таковым у *A. mucronatum*.

Анатомическое строение одно- и многолетних стеблей растений этих двух видов из Южного Закавказья ничем не отличается от растений из Копетдага. Можно допустить, что эти виды освоили Копетдаг давно, сохранив при этом предковые черты, о чем свидетельствует и отсутствие опушения во всех органах у тех и у других растений, в то время как растения других видов рода, распространенных в Копетдаге, густо опушены различными типами трихом. Следовательно, виды сек. *Turbinaria* для Копетдага являются аллохтонами, а другие – автохтонами Центральной Азии.

8.1.3. Секция *Pleiosperma*

19. *A. sordidum*. Годичный стебель растений из полынной полупустыни на северном отроге Душак (Центральный Копетдаг) густо опушен стебельчато-железистыми в смеси с 1-2-клеточными простыми волосками (Прил. 5, рис.16, а). Коровая паренхима 2-4-слойная, крупноклеточная, тонкостенная, с многочисленными хлорофилловыми зернами. Строение ксилемы одного года кольцевое из двух боковых дуговидной формы пучков, соединенных на концах (полюсах) мелкими сосудами первичной ксилемы (Прил. 5, рис.16, б), чем этот вид резко отличается от видов *Turbinaria* и имеет одинаковое строение с другими видами колючелистников. Во всем остальном анатомическое строение одно- и многолетних стеблей одинаково со строением таковых у *A. mucronatum* (Прил. 5, рис.16, в). В толще флоэмы многочисленны крупные клетки с друзами (Прил. 5, рис.16, г).

Таким образом, можно предположить происхождение данного вида от *A. microcephalum*.

20. *A. glandulosum*. Годичный стебель, независимо от места произрастания в пределах ареала одинаково густо опушен. Стебель растений

из Чаттан-Тюбе (Копетдаг) с стебельчато-головчатыми в сочетании с немногочисленными 1-2-клеточными простыми волосками (Прил. 5, рис.17, а), стебель растений с горы Чапан-даг (Копетдаг, Ашгабатский район) и окрестностей вершины Душак (Копетдаг) – только клиновидными 1-2-клеточными простыми волосками у растений с горы Бяз-тепе (Копетдаг, Бахорденский район) – стебельчато-железистыми и простыми в равных частях. Коровая паренхима 2-3-рядная; механическая ткань 5-10-рядная, 3-4 наружных ряда мелкоклеточные, более толстые по сравнению с внутренними крупноклеточными слоями.

Феллема 1-3-слойная, много клеток над феллемой с деформированными и разрушенными стенками. Особенно их много у растений с гор Бяз-тепе, Чапандаг и Душак. В стеблях многих растений, независимо от местообитания, разрушение периваскулярных волокон наблюдается и снаружи – внутрь от паренхимы коры в тангентальном направлении (Прил. 5, рис.17,б). Во всем остальном строение годичного стебля сходно с таковым у *A.pulchrum* и *A.leiostegium*.

На 2-м году вегетации в стебле закладывается внутренний камбий, который дает в сторону сердцевины флоэму, в сторону годичной ксилемы ксилему с более крупными просветами сосудов, чем у ксилемы первого года. Внутренний камбий работает 2 года, после чего его деятельность прекращается. На поперечном срезе 4-летнего стебля видно, что внутренняя проводящая система образована из 4 групп ксилемных пучков (по 2 по бокам от узкой щелевидной сердцевины), окруженных флоэмой (пучки концентрические), каждая из которых состоит из двух рядом расположенных – небольшого верхнего (первого года) и более крупного (второго года) нижнего обратодуговидной формы. Паренхима внутренней флоэмы и клетки сердцевины с многочисленными крупными друзами (Прил. 5, рис.17, в).

Ксилема первых двух лет состоит из 2 дуговидных пучков, затем каждая боковая дуга радиально делится на два тангентальных пучка, и, таким образом, с 3-го года каждый годичный прирост ксилемы включает по 4 пучка (Прил. 5, рис.17,г).

Эпидерма, коровая паренхима вышелушены, периваскулярные волокна целиком разрушены и превращены в пробку. Старая флоэма мощно развита, колленхиматозная.

21.A.schugnanicum. Годичный стебель, независимо от местообитания, очень густо опушен 1-2-клеточными клиновидными простыми волосками, у которых иногда базальная клетка узкая. Терминальная - широкая, длинная, постепенно суживающаяся к верхушке. У растений с щебнистого склона северной экспозиции Западного Памира Бадахшан, Хорог, на высоте 2900 м над ур.м. эпидерма сравнительно крупноклеточная с толстой (3 мкм) наружной стенкой и 3-4-рядной коровой паренхимой из крупных водоносных клеток, с 6-9-слойными, слабо недифференцированными периваскулярными волокнами, клетки самых внутренних слоев (над феллогеном) которых начали разрушаться (Прил. 5, рис.18, а,б). Эпидерма стебля растений с юго-западного склона Шунганского хребта (высота 2500 м, бассейн р.Шахдарья, Западный Памир) мелкоклеточнее, с менее толстой наружной стенкой, чем у растений из окрестности Хорога. Коровая паренхима 1-2-рядная, клетки узкие, с хлорофилловыми зернами. Периваскулярные волокна 7-10-рядные, заметно дифференцированные на 2-4 слоя мелкоклеточных и 5-7-крупноклеточных. Пробка 3-4-рядная, кое-где наблюдается деформация клеток самого внутреннего слоя механической ткани (Прил. 5, рис.18,в).

Как отмечалось, климат Западного Памира по характеру увлажнения относится к очень сухому и континентальному. По-видимому, это и обусловило образование водозапасающей паренхимы в коре стебля растения из окрестностей Хорога, а отсутствие этой ткани у растений из бассейна р.Шахдарья объясняется, на наш взгляд, несколько меньшей

напряженностью сухости. Во всем остальном строение однолетнего стебля сходно с таковым у *A.glandulosum*.

У 2-3-летнего стебля растений из окрестностей Хорога эпидерма, коровая паренхима целиком сохраняются: эпидерма становится в два раза уже, чем у годовичного стебля, под давлением расширяющейся проводящей системы, коровая паренхима – без изменения. Периваскулярные волокна и 2-3-слойная пробка также сохраняются, однако под давлением ежегодно образуемых пучков ксилемы и элементов флоэмы разрушающиеся и разрушенные клетки самых внутренних слоев периваскулярных волокон уплощаются и образуют темнокоричневое кольцо между феллемой (из феллогена) и периваскулярными волокнами, которые образованы из одних нитевидных плотно расположенных оболочек клеток (Прил. 5, рис.18,г). Старая часть флоэмы превращается в колленхиматозную (Прил. 5, рис.18, в).

Ксилема первого года слегка смещена в сторону сердцевины, ксилема 2- и 3-го года состоит из четырех (по 2 по бокам) крупных дуговидных пучков, разделенных на полюсах широкими полосами паренхимы с многочисленными друзами (Прил. 5, рис.18, д).

8.1.4. Секция *Macrostegia*

22. *A.korolkovii*. Годичный стебель густо опушен стебельчато-головчатыми железистыми в сочетании с короткими, 1-, реже 2-клеточными простыми волосками. У растений из Каракумов периваскулярные волокна наиболее мелкоклеточные и многослойные –10-16-рядные, сравнительно тонкостенная, чем у растений Кызылкума и предыдущих видов, самые внутренние 3-6 слоев сравнительно тонкостенные, остальные слои несколько утолщены. Сердцевина полностью разрушена; феллоген заложен, однако, ни одного ряда клеток феллемы не образует, пробка формируется из разрушающихся клеток внутренних слоев периваскулярных волокон (Прил. 5, рис.19,а,б). В остальном строение годовичного стебля сходно с таковым у предыдущих видов.

У растений из Репетека и Каракалпакстана (Кызылкум) коровая паренхима 2-5-слойная, клетки периваскулярных волокон, в отличие от предыдущего растения, почти одинакового размера и одинаковой толщины стенок. В отдельных местах наблюдается разрушение клеток периваскулярных волокон самых наружных слоёв – под коровой паренхимой в тангентальном и радиальном направлениях.

На втором году вегетации образуются внутренние флоэма и ксилема пучкового строения. Ксилема характеризуется очень мелкими просветами – в 2-3 раза мельче, чем у ксилемы первого года. Годичные кольца ксилемы не различимы, расположение сосудов диффузное, просветы сосудов многочисленны занимают 60-70% от общей площади ксилемы (Прил. 5, рис.19,в). Наружные ксилема и флоэма кольцевого строения, ширина кольца в 4-5-раз больше, чем у внутренней ксилемы. Флоэма образует широкое кольцо, ее старая (наружная) часть колленхиматозная, между последней и молодой флоэмой находится кольцо клеток флоэмной паренхимы с друзами.

Кнаружи от феллогена началось образование пробки из разрушенных и разрушающихся клеток переваскулярного волокна. Разрушение клеток происходит и снаружи – под коровой паренхимой в тангентальном и радиальном направлениях. Эпидерма и коровая паренхима сохранены без изменения.

23. *A.serawschanicum*. Годичный стебель растений из бассейна р.Зарафшан (1400-1600 м над ур.м.) опушены 1-2-клеточными конусовидными простыми волосками средней густоты, стенки эпидермальных клеток очень толстые (3 мкм). Коровая паренхима 1-2-рядная, клетки с большим количеством хлорофилловых зерен. Механическая ткань 8-10-рядная, 2-3 наружных слоя мелкоклеточные, клетки толстостенные, внутренние слои крупноклеточные. Феллоген заложен, но пробка формируется, из разрушенных клеток внутренних слоев переваскулярных волокон (Прил. 5, рис.20,а). Стебель растений из

р.Кашкадарья (Гиссарский хребет) опушен редкими короткими 1-2-клеточными волосками, коровая паренхима 2(3)-рядная, клетки с крахмальными зернами отличаются от таковых у предыдущего растения формированием 1-2 рядов феллемы (Прил. 5, рис.20, б). В остальном строение стебля сходно с таковым у предыдущего растения, за исключением наличия толстостенных клеток перемедикулярной зоны.

Анатомическая структура стебля 1-года вегетации сохраняется почти без изменения и на 2-й год, лишь снаружи от кольца ксилемы первого года формируются два (по одному по бокам) пучка дуговидной формы (Прил. 5, рис.20, в).

24. A.coloratum. Эпидермальные клетки тонкостенные (2,5-3 мкм), стебель растений из каменистого склона Туркестанского хребта густо покрыт 1-2-клеточными, простыми волосками, механическая ткань 6-8-слойная, ее 2-3(4) наружных слоя сравнительно мелкоклеточные, толстостенные, внутренние слои несколько крупноклеточные, но менее толстостенные. Коровая паренхима 2-3-слойная с хлорофилловыми зернами. Феллоген - с двумя слоями пробки из разрушенных клеток периваскулярных волокон (Прил. 5, рис.21). Сердцевина не разрушена. В остальном строение годичного стебля подобно строению таковых у других изученных видов.

Строение многолетнего стебля этого вида идентично со строением многолетнего стебля *A.brevibracteatum* и *A.korshinskyi*.

25. A.jarmolenkii. Вид распространен на верхнем поясе Гиссарского хребта (3450 м над ур.м.), в горах Ходжа-гур-гур-ата и Кетмен-Чапты. Стебель первого года, независимо от места распространения, очень густо опушен 1-2-клеточными простыми волосками клиновидной и цилиндрической формы (Прил. 5, рис.22,а,б). Нередки волоски с коротким боковым ответвлением (Прил. 5, рис.22,в,г), чем резко отличается от однолетних стеблей всех ранее изученных видов.

Форма поперечного сечения продолговато-слабо-четырёхгранная. Эпидермальные клетки тангентально продолговатые, удлиненные, сравнительно тонкостенные (2 мкм). Коровая паренхима 1-, реже 2-слойная*.

У растений с гор Ходжа-гур-гур-ата механическая ткань 7-17-слойная, 1-2(3) наружных слоя сравнительно мелкоклеточные, толстостенные, другие - внутренние крупноклеточные. В остальном строение годичного стебля сходно с таковым у *A.serawschanicum*, но отличается от последнего сохранением сердцевины, стенки клеток которой несколько утолщены (Прил. 5, рис.22, а).

Стебель растений с гор Кетмен-Чапты отличается от стебля растений из Хожа-гур-гур-ата меньшей шириной (8-14-слоев) механической ткани и более развитой пробкой из разрушенных клеток последней.

Анатомическое строение проводящей системы многолетнего стебля одинаково со строением многолетнего стебля *A.korshinskyi*.

8.2.Род *Drypis Mich.ex. L.*

Стебель, в основном, совершенно голый, лишь у растений подвида *ssp.spinosa* из Италии в углублениях (желобах) встречаются простые одноклеточные и стебельчато-головчатые 2-3-клеточные железистые волоски, стебель которых состоит из 2-3 клеток.

Форма поперечного среза междуузлия годичного стебля округло-четырёхгранная, углы образованы выступами с паренхимой коры, эпидерма снаружи покрыта слоем бороздчатой кутикулы, наружные 2-3 слоя коровой паренхимы в углах превращаются в механическую ткань. По бокам между выступами образуются глубокие желобы (Прил. 5, рис.23,а). Паренхима коры растений из различных географических точек различной толщины: у растений *sp.spinosa* с горы Парнас (Греция) число слоев паренхимы коры

* Данный вид был описан Р.В.Камелиным в 1976 г., поэтому его описания нет в справочных изданиях о флорах, вышедших в свет до 70-х годов XX в. Ознакомиться же со статьей Р.В.Камелина, где приводятся ботаническое описание этого вида, нам не удалось.

находится в пределах 4-6, между паренхимой коры и флоэмой имеются один-два слоя клеток лубяных волокон (Прил. 5, рис.23, б).

Под эпидермой механическая ткань образует узкое кольцо, состоящее из 3-4 слоёв в выступах, 1-2 слоев - в остальных местах. У растений же из другого ареала распространения эта ткань формируется только в выступах; в стеблях подвида *ssp.spinosa* из Италии в выступах закладывается 1-3 слоя механической ткани, в других местах под эпидермой имеется 3-4 слоя коровой паренхимы, внутри которой располагается 3-6 слоев периваскулярных волокон, которые не всегда ясно дифференцированы. Подобное строение периваскулярных волокон наблюдается также у растений из *Carnuolia* (Италия), однако от предыдущего растения отличается тем, что паренхима коры очень крупноклеточная и тонкостенная, без содержимого, лишь 1-2 наружных слоя мелкоклеточные, с хлорофилловыми зёрнами (Прил. 5, рис.23, б). У большинства растений этого подвида сердцевина почти полностью разрушена, что характерно стеблям травянистых растений.

У подвида *ssp.jacquiniana* из Венгрии форма поперечного среза годичного стебля округло-четырёхгранная – по два небольших выступа по бокам. Эпидерма более или менее гладкая, толщина стенок клеток не превышает 1 мкм. Под эпидермой в выступах клетки 1-3 слоя превращены в механическую ткань; внутри от эпидермы расположена 2-3-слойная тонкостенная паренхима коры, отдельные клетки которой уже разрушены. Разрушение начинается, как правило, в самых наружных слоях. Под паренхимой коры формируется перидерма, образованная 3-4 слоями феллемы и однорядной феллодермой. Периваскулярные волокна отсутствуют, чем резко отличается от других таксонов, отсутствуют и лубяные волокна. Ксилема и флоэма сильно развиты, кольцевого строения. Серцевина не разрушена, ее клетки с сильно одревесневшими целлюлозными стенками (Прил. 5, рис.23, в).

Все это свидетельствует (за исключением отсутствия флоэмных волокон) о том, что растения этого подвида все же относятся к отделу жизненных форме полудревесных-мелких полукустарничков, переходников к травянистому типу.

8.3. Род *Kughitangia* Ovcz.

Анатомическое строение стебля представителей этого рода характеризуется теми же признаками, что и стебель видов рода колючелистников.

К.ropovii. Годичный стебель растения из верховья Зарафшана – гор Кухитанга опушен редкими простыми волосками; очертание поперечного среза стебля овально-округлое, реже - слегка продолговатое. Стенки эпидермальных клеток сильно утолщены (3 мкм), покрыты тонким слоем бороздчатой кутикулы. Коровая паренхима 2-слойная, клетки тонкостенные, содержат многочисленные крахмальные зерна. Между флоэмой и коровой паренхимой расположено 5-8 слоев периваскулярных волокон, 2-3 наружных слоя которых мелкоклеточные с сильно утолщенными стенками. Другие внутренние слои по направлению к флоэме становятся крупноклеточными, но менее толстостенными. Феллоген, как и у видов *Acanthophyllum*, однослойный, с 1-2 рядами феллемы. Клетки периваскулярных волокон, расположенных над клетками феллемы, начали деформироваться и разрушаться. Внутренней проводящей системы нет, ксилема и флоэма 1-го года кольцевого строения, второго года вегетации состоит из двух тонких боковых пучков дуговидной формы, что характерно для видов *Acanthophyllum*. Ксилема 4-5-го годов имеет многопучковое строение, характерное для *A.korshinskyi* и др., заложением внутреннего камбия во 2-м году вегетации.

К.knorrriana. Годичный стебель, независимо от места произрастания, голый, очертания поперечного сечения овально-продолговатые. Наружная стенка эпидермы сильно утолщенная (3 мкм),

клетки тангентально-продолговатые. Коровая паренхима 1-2 (3)-слойная, тонкостенная, с хлорофилловыми зернами, отдельные клетки без хлорофилла, но с крахмальными зернами. Периваскулярные волокна 6-9-слойные, 2-3 наружных слоя которой сравнительно мелкоклеточные с толстыми стенками. Феллоген откладывает единичные клетки феллемы. Клетки периваскулярных волокон, находящихся в контакте с феллогеном, начали деформироваться, некоторые и разрушаться, сердцевина не разрушена. Со 2-го года (реже 3-го года) вегетации закладывается внутренний камбий, подобно *A.glandulosum*. Строение ксилемы с 3-го года вегетации многопучковое, чем обнаруживает сходство с *A.sp.* Ксилема 1-го года смещается в сторону сердцевины.

Как видно из приведенных данных анатомического строения стебля, виды этого рода ничем не отличаются от строения стебля видов рода *Acanthophyllum*.

8.4. Под *Allochrusa* Bunge.

***A.paniculata*.** Стебель голый, коровая паренхима 2-3-слойная, клетки частично заполнены хлоропластами, под коровой паренхимой расположены 8-10 слоев механической ткани, почти одинаковых размеров (за исключением 2-3 наружных мелкоклеточных слоев) с сильно утолщенными стенками (Прил. 5, рис.24, а).

При изучении структуры нижней части стебля первого года вегетации на сериальных срезах у представителей рода *Allochrusa* (*A.paniculata*, *A.gypsophiloides*, *A.transhyrcanum*) отмечено следующее. Первоначально типичная для двудольных структура стебля у них нарушается благодаря образованию в перимедуллярной зоне четырех меристематических зон, которые дают начало четырем внутренним перевернутым пучкам (флоэма обращена к сердцевине; Прил. 5, рис.24, б), что было отмечено и Д.Ю.Турсуновым (187). Однако в дальнейшем эти 4 пучка, сливаясь по два,

образуют 2 длинных боковых дуговидных пучка. Эти признаки рода *Allochrusa* отличают его от рода *Acanthophyllum* и *Kughitangia*.

8.5. Под *Gypsophila* L.

1. ***G.alsinoides***. Очертание поперечного среза годичного стебля грушевидное, эпидерма голая, состоит из тангентально продолговатых толстостенных (2-3 мкм) клеток, покрытых тонким слоем гладкой кутикулы. Под эпидермой расположена 1-2-рядная коровая хлорофиллоносная паренхима, клетки которой, как и клетки эпидермы, тангентально продолговатые, но толстостенные. Внутри от паренхимы коры находится 4-5-слойные периваскулярные волокна, у которых самый наружный 1-(2)-й ряд мелкоклеточный с толстыми стенками. Клетки других слоев крупнее, толстостенные. У клеток самого наружного и внутреннего слоев наружные и внутренние стенки тонкие вследствие разрушения. Феллоген отсутствует. Проводящая система пучкового строения – состоит из 6-8 коллатеральных пучков. Флоэма пучков состоит из узких полосок (Прил. 5, рис.25 а). Клетки сердцевины, в том числе и перимедуллярной зоны, разрушены. Эти признаки точно соответствуют его жизненной форме однолетника.

2. ***G.aulieatensis***. Очертание поперечного среза годичного стебля яйцевидное. Эпидерма голая, клетки сравнительно тонкостенные (1,5 - 2 мкм), округлые или округло-овальные, покрыты снаружи тонким слоем гладкой кутикулы. Под эпидермой расположена 2-3-рядная хлорофиллоносная паренхима, многие клетки которых с друзами. Периваскулярные волокна 9-10-слойные, в основном, крупноклетные, наружные 2-3-слоя которых более или менее толстостенные. Остальные слои сравнительно тонкостенные. Феллоген отсутствует. Проводящая система сплошного кольцевого строения. Ксилема состоит из 2 длинных боковых пучков дуговидной формы, соединенных на концах двумя небольшими пучками ксилемы из первичных элементов (как и у видов р. *Acanthophyllum*). Сердцевина тонкостенная, почти без разрушения.

Анатомическое строение поперечного среза многолетнего (5-6-летнего) стебля характеризуется отсутствием эпидермы, коровой паренхимы, наличием остатков пробки (4-6-слойной). Проводящая система имеет многопучковое (12-18) строение. Пучки радиально высокие, коллатеральные. Ксилема диффузно-сосудистая.

Проводящая система состоит из двух рядов проводящих пучков: внутреннего ряда, образованного 16-18 длинными, расположенными по радиусу коллатеральными пучками, разьединенными лучевой паренхимой, и наружного ряда, состоящего из 12-14 мелких пучков, сгруппированных по 1-3 пучка (Прил. 5, рис.25 б).

В ксилеме пучков древесинная паренхима отсутствует, клетки либриформа с более или менее утолщенными, но не одревесневшими стенками, на 2-3-м году вегетации в наружном слое перимедуллярной зоны сердцевины закладывается феллоген кольцевого строения, который снаружи выделяет 2-3 слоя феллодермы с более или менее утолщенными стенками (целлюлозными) клеток, в сторону сердцевины – феллему. У многолетнего стебля сердцевина полностью состоит из пробки.

Отсутствие феллогена в коре и образование его в перимедуллярной зоне – явление прогрессивное и совершенно не характерно многолетним стеблям изучаемых таксонов. Внутренний феллоген, по всей вероятности, в процессе эволюции формируется как ткань, благодаря производным которой после разрушения сердцевины образуется полость стебля. Образование пробки в сердцевине, по всей вероятности, является началом старения растения и его гибели.

3.G.bicolor. Периваскулярные волокна однолетнего стебля 9-10-слойная, 3 (4) наружных ряда которой мелкоклеточные, с сильно утолщенными стенками. Внутренние слои крупноклеточные, также с сильно утолщенными стенками, за исключением самого внутреннего слоя, образованного мелкими клетками с менее толстыми внутренними стенками.

В сердцевине много клеток с крупными друзами. Боковые пучки ксилемы состоят из 3-4 рядов просветов сосудов, клетки либриформа одревесневшие. Во всем остальном строение сходно с таковым у предыдущего вида.

Строение поперечного среза 2-летнего стебля характеризуется следующими признаками. Эпидерма и коровая паренхима сохраняются почти без изменения, периваскулярные волокна первого года большей частью превращены в пробку, лишь в наружных слоях они сохранены в виде отдельных тангельных групп. В пробках второго года неразрушенных групп клеток этой ткани несколько больше, чем в первом году вегетации. Между пробкой и молодой флоэмой расположено кольцо паренхимы с друзами. Проводящая система второго года имеет пучковое строение и состоит из 6-8 крупных пучков, разъединенных полосами паренхимных клеток с друзами. Лишь ксилема первого года более или менее сохраняет кольцевое строение (Прил. 5, рис.2б).

Клетки сердцевины слегка одревесневшие, разрушения не наблюдается. Много клеток с крупными друзами в перимедуллярной зоне.

4.G.capituliflora. Строение годичного стебля такое же, как у *A.bicolor*, но отличается лишь тем, что паренхима хлорофиллоносная, периваскулярные волокна 6-8-рядные, а сердцевина очень крупная – она занимает 55-65% площади поперечного среза стебля (Прил. 5, рис.27а). Проводящая система последующих годов вегетации пучкового строения и состоит из 4-6 одинаково крупных боковых пучков и двух мелких первого года на полюсах.

Проводящая система 4-летнего стебля пучкового строения. Ксилема первого года состоит из двух длинных дуговидных пучков, разъединенных боковой сердцевинной паренхимой, как и флоэма, последующих годов – из четырех крупных пучков, в которых годичные слои просветов сосудов различаются слабо. Сердцевина, лучевые полосы паренхимы, а также флоэмная паренхима содержат многочисленные друзы. Эпидерма и коровая

паренхима вышелушены, периваскулярные волокна полностью разрушены и превращены в пробку (Прил. 5, рис.27 б).

5.G.diffusa. Форма поперечного среза круглая или слегка овальная. Поверхность стебля гладкая. Клетки эпидермы тангентально-продолговатые, наружная стенка клеток несколько утолщена (1-1,5 мкм), кутикулярный слой очень тонкий, гладкий, местами незаметный. Под эпидермой находится мелкоклеточная 2-3-слойная хлорофиллоносная паренхима коры, клетки которой более или менее тангельтально-удлиненные. Под этой тканью расположено плохо дифференцированные 3-5-слойные периваскулярные волокна с сильно утолщенными стенками. Самые внутренние слои состоят из более мелких и тонкостенных клеток. Проводящая система состоит из 4 пучков – двух крупных боковых и двух мелких на концах, расположенных по кольцу. Ксилема состоит из 2-4 рядов просветов сосудов. В ксилеме сильно развит либриформ (Прил. 5, рис.28,а), который занимает почти 65-70% ее площади. Центральная часть сердцевины разрушена.

На втором году вегетации эпидерма стебля сохраняется почти без изменения, лишь слегка уплощается. Коровая паренхима также присутствует, но отдельные клетки разрушаются и образуют широкие полости. Большая часть периваскулярных волокон разрушена, оставшая часть сохранена в виде одиночных и групп из 15-25 клеток с толстыми стенками. Феллоген имеется, но типичный. Феллема 5-8-слойная, вместе с разрушенными слоями периваскулярных волокон она образует толстую пробку (Прил. 5, рис.28, а). Проводящая система, как и у стебля первого года, имеет пучковое строение и состоит из двух крупных боковых и двух мелких на полюсах (Прил. 5, рис.28,б).

6. G.elegans. Стебель голый, очертание поперечного среза годичного стебля округлое; клетки эпидермы округлые, округло-овальные, стенки клеток средней толщины, снаружи эпидерма покрыта тонким слоем гладкой кутикулы. Коровая паренхима 2-, реже 3-слойная, с редкими

хлорофилловыми зернами, между флоэмой и коровой паренхимой расположена 3-5-слойная механическая ткань, образованная толстостенными клетками более или менее одинаковых размеров, чем отличается от предыдущих видов. Феллоген отсутствует. Проводящая система сплошного кольцевого строения. Флоэма состоит из узкой полосы, ксилема более широкая. Просветы вторичных сосудов редкие, состоят из цепочек из двух, реже - трех радиально-расположенных просветов. Основную площадь ксилемы составляют одревесневшие клетки либриформа. Клетки сердцевины очень тонкостенные. Центральные клетки начали разрушаться, что характерно травянистым, клетки перимедулярной зоны с более или менее одревесневшими стенками.

7. *G.floribunda*. Эпидерма стебля бугристая, опушена редкими 1-3-клеточными головчатыми железистыми волосками, крупноклеточная, клетки с наружными стенками средней толщины. Коровая паренхима однорядная с хлорофилловыми зернами, почти в 1,5-2 раза мельче, чем клетки эпидермы. Периваскулярные волокна состоят из 2-3 (4) рядов почти одинаковых размеров клеток с толстыми стенками. Проводящая система сплошного кольцевого строения: флоэма очень узкая, ксилема широкая (Прил. 5, рис.29, а,б), с одревесневшей механической тканью – либриформом (Прил. 5, рис.29, а). Ранняя древесина состоит из многочисленных более или менее крупных просветов сосудов, поздняя – из редких и мелких просветов, расположенных по радиусу (Прил. 5, рис.29,а,б). Сердцевина разрушена, за исключением тонкого кольца перимедулярной зоны.

8. *G.herniarioides*. Стебель опушен 2-3-клеточными стебельчато-головчатыми железистыми в смеси с редкими простыми волосками, очертание поперечного среза слегка продолговатое, эпидерма гладкая, клетки тангентально продолговатые, очень толстостенные (3-4 мкм). Под эпидермой находится 3-4-слойная крупноклеточная, тонкостенная коровая паренхима, клетки которой с большим количеством хлорофилловых зерен, много клеток

с крупными друзами. Между корой и флоэмой расположена 5-7-рядная механическая ткань, большинство клеток которой одинаковых размеров. По направлению вовнутрь толщина стенок уменьшается, феллоген нетипичный. Самые внутренние 1-2 (3) слоя механической ткани разрушены и превращены в пробку. Разрушение периваскулярных волокон наблюдается и под коровой паренхимой в тангентальном направлении. В отличие от клеток внутренних слоев у многих клеток наружных слоев при разрушении их стенки полностью элиминируются, в результате чего вместо них образуются крупные полости. Проводящая система кольцевого строения. Ксилема в двух полюсах образована исключительно первичными элементами: сердцевина, кроме перимедуллярной зоны, разрушена.

Определить точный возраст многолетнего стебля невозможно, так как ксилема диффузно-сосудистая (чем напоминает строение ксилемы корня) и состоит из широкого сплошного кольца, образованного просветами сосудов и либриформом. Лишь ксилема первого года ясно выделяется мелкими просветами сосудов. Верхняя широкая часть состоит, в основном, из более широкопросветных сосудов, по расположению которых можно определить приблизительный возраст стебля в 4-5 лет. Флоэма состоит из очень широкого кольца, наружная половина (старая часть) которой колленхиматозная. Кнаружи от флоэмы формируется слой клеток, напоминающий феллоген. Однако он не выделяет клетки феллемы, вернее, как феллоген не работает. Над этим слоем располагается 3-8-слойная пробка – остаток более широкой пробки, образованной разрушенными периваскулярными волокнами. Сердцевина сохраняется, ее клетки толстостенные – она превращается в механическую ткань (Прил. 5, рис.30).

9.G.krascheninnikovii. Форма поперечного среза стебля яйцевидная, с бугристой поверхностью, клетки эпидермы тангентально продолговатые, со слабо утолщенными (2 мкм) наружными стенками, покрытыми слоем гладкой кутикулы. Внутренние тангентальные и радиальные стенки тонкие.

Под эпидермой расположена 2-3-рядная тонкостенная хлорофиллоносная паренхима коры. Внутри от этой ткани расположены 5-7-рядные периваскулярные волокна, хорошо дифференцированные на 1-2-слойные мелкоклеточные толстостенные и на 4-5-крупноклеточные.

Ксилема и флоэма состоят из тонкого слоя (из 1-2 ряда) клеток кольцевого строения (Прил. 5, рис.31,а).

Сердцевина сохраняется. Она образована тонкостенными крупными клетками, иногда в центре формируются 1-2 крупных полости, окруженные эпителиальными клетками, чем отличается от других видов рода.

Поперечный срез 3-летнего стебля характеризуется следующими признаками: ксилема первого и второго годов кольцевого строения, ромбовидной формы. Кнаружи от ксилемы каждого года формируется все больше рядов (от года в год) пробки, однако ксилема и флоэма третьего года имеют пучковое строение и состоят из 4 пучков – двух крупных дуговидных на концах (полюсах) и двух мелких боковых. Однако годовичные пробки – сплошного кольцевого строения, эпидерма и коровая паренхима вышелушились (Прил. 5, рис.31а), а в двухлетнем стебле эти ткани сохраняются без изменения. Основную площадь 2-3-летнего стебля занимают пробка и остатки разрушенных и неразрушенных клеток периваскулярных волокон (Прил. 5, рис.31, б). Этим признаком, безусловно, являющимся вторичным, вид занимает обособленное положение среди изученных видов рода.

10. *G.dschungarica*. Строение годовичного стебля отличается от такового у *G.krascheninnikovii* однорядной паренхимой коры, большей мелкоклеточностью внутренних слоев периваскулярных волокон и разрушающимися клетками 3-4 наружных их слоев и разрушенной сердцевинной (Прил. 5, рис.32).

Анатомическое строение многолетнего стебля такое же, как у

G.aulieatensis, за исключением сердцевины, которая у него сохраняется, а ее клетки с несколько утолщенными стенками с многочисленными друзами.

11. *G.paniculata*. Стебель голый, эпидерма гладкая со стенками средней толщины (1,5-2 мкм), клетки тангентально продолговатые, почти 3-гранные. Коровая паренхима 1-2-слойная, под ней расположены 6-8-рядные периваскулярные волокна. Ксилема состоит из четырех близко расположенных по кольцу пучков, которые соединены узкими полосками просветов первичных сосудов (Прил. 5, рис.33, а,б). Во всем остальном строение одно- и многолетнего стебля сходно с *G.dschungarica*, только сердцевина разрушена.

Полученные данные по изучению анатомического строения годичных стеблей 26 видов из 50 рода *Acanthophyllum*, видов р.*Kughitangia*, 12 видов из 28 р.*Gypsophila*, распространенных в Центральной Азии, и р.*Drypis* из Средиземноморья позволяют утверждать следующее.

За некоторым исключением годичные стебли опушены трихомами разных типов, различной густоты, длины и морфологии. Форма поперечного среза такого стебля, в основном, овальная, реже - округлая.

Для всех изученных таксонов характерны 1-3 (4)-слойная коровая паренхима с хлорофилловыми зернами, реже без них, 3-13 (17)-рядная механическая ткань – периваскулярные волокна, дифференцированные у большинства таксонов на мелкоклеточные (наружные) и крупноклеточные (внутренние), расположенные между коровой паренхимой и флоэмой. Первичная флоэма и ксилема кольцевого строения. Образование пробки, в основном, происходит из разрушенных периваскулярных волокон (за исключением *D.spinosa* ssp.*jacquiniana*, у которого пробка типичная).

Род *Acanthophyllum*. Форма поперечного среза стебля, в основном, овальная, очень редко округлая. Внутри от эпидермы располагается 1-3 (4)-рядная (в основном 2-3 (4)-слойная) коровая паренхима, под которой формируются 4-13 (17) рядов периваскулярных волокон. Между флоэмой и

этой тканью закладывается кольцо однорядного феллогена, образованного неодинаковой длины и ширины паренхимными клетками с зигзагообразными боковыми (вертикальными) стенками. Основная часть пробки формируется из разрушенных клеток периваскулярных волокон, что не является типичным для древесных растений.

Первичная проводящая система сплошного кольцевого строения. Ксилема более или менее ромбовидной формы, образованной из двух дуговидных боковых (по отношению к сердцевине) пучков, соединенных концами с помощью первичных элементов первичной ксилемы (за исключением сек. *Turbinaria* и *A.sordidum*, у которой ксилема первого года как и последующих, является сплошным кольцом). Всем видам (кроме видов секции *Turbinaria*) рода присуще пучковое строение ксилемы многолетнего стебля и отсутствие либо почти отсутствие древесинной паренхимы.

По анатомическому строению ксилемы одно- и многолетнего стебля изученные виды разделяются на 2 группы: сплошным кольцевым строением, примерами которого служат *A.micronatum*, *A.microcephalum* и *A.sordidum*, и пучковым строением, свойственным другим видам.

По наличию или отсутствию внутренних проводящих пучков виды подразделяются на 2 группы. У *A.lilacinum*, *A.tenuifolium*, *A.borsczowii*, *A.cyrtostegium*, *A.glandulosum*, *A.korolkovii*, *K.knorringtoniana* и у видов *Allochrusa* в перимедуллярной зоне сердцевины закладывается внутренний камбий, который формирует перевернутые проводящие пучки, у других видов он не формируется.

В естественных условиях внутренний камбий (если он имеется) закладывается в главном стробле в большинстве случаев только при вступлении растения в генеративную фазу, т.е. на 3-5-й год с момента прорастания семени. Однако время его заложения в боковых побегах разных порядков. Поэтому по времени заложения камбия в боковых побегах названные виды подразделяются на 4 группы.

У *A.lilacinum* и видов р.*Allochrysa* внутренние проводящие пучки формируются уже у годовичных побегов, т.е. в первый год вегетации побега и внутренний камбий работает только один год; у *A.tenuifolium*, *A.glandulosum*, *A.korolokowii* и *K.knorringtoniana* – у 2-летних побегов (во второй год вегетации побегов). Первый отличается от других лишь образованием ксилемы на 3-й год вегетации. У *A.cyrstostegium*, *A.adenophorum* внутренний камбий закладывается лишь в 3-летних побегах (т.е. на 3-й год вегетации), а у *A.borsczowii* и *A.sp.* – на 4-й год вегетации побега.

У *A.lilacinum*, *A.tenuifolium*, *A.adenophorum*, *A.borsczowii*, *A.cyrstostegium*, *A.glandulosum*, *A.korolkovii*, *A.sp.*, *K.popovii*, *A.paniculatum*, *A.gypsophiloides* в побегах внутренний камбий работает 1-3 года, затем его деятельность прекращается.

Заложение внутреннего камбия следует рассматривать признаком вторичным и более прогрессивным (чем его отсутствие), в результате чего полости побега заполняются элементами проводящей системы. Таким образом, первоначально травянистые побеги первого-второго года (побеги I-II, реже – III порядков) приобретают деревянистую структуру. При отсутствии же внутреннего камбия выполнение полости осуществляется смещением ксилемы 1-го года вегетации под давлением ежегодно формирующихся ксилемных пучков, что свойственно *A.subglabrum*, *A.stenostegium*, *A.korshinskyi*, *A.brevibracteatum*, *A.aculeatum*, *A.elatius* и *K.knorringtoniana*. Этот способ мы считаем менее прогрессивным, чем первый. У *A.pulchrum*, *A.leiostegium*, *A.coloratum*, *A.albidum*, *A.serwaschanicum*, *A.schugnanicum* первые 2-3 года сердцевина сохраняется, однако в дальнейшем постепенно ксилема 1-го года смещается к сердцевине и последняя становится щелевидной.

У отдельных видов (*A.krascheninnikovii*, *Drypis spinosa* ssp. *Jacquiniana*, *Gypsophila herniarioides*) стенки клеток сердцевины на 2-3-й год вегетации утолщаются и превращаются в механическую ткань, благодаря чему побеги

приобретают деревянистую структуру. Это направление эволюции структуры побега является, по всей вероятности, наименее прогрессивным, чем два первых.

Сохранение сердцевины многолетнего побега в большей или меньшей степени без изменений (*A.mucronatum*, *A.microcephalum*, *A.sordidum*, *Drypis spinosa* ssp.*spinosa*, *Gypsophila capituliflora*) является характерным для древесных и многих полудревесных и поэтому мы считаем его примитивным признаком.

К наиболее прогрессивным способам следует отнести заложение феллогена в перимедулярной зоне сердцевины и выполненность полости феллемой (*G.aulieatensis*).

По строению ксилемы многолетнего стебля мы виды рода подразделяем на 7 условных типов.

I тип «*A.mucronatum*». Виды сек.*Turbinaria* и *A.sordidum* из *Pleiosperma* характеризуются сплошным кольцевым строением проводящей системы, кольцевым строением годичных приростов ксилемы, сильным развитием древесинной механической ткани – либриформа, малым удельным весом (30-45%) просветов сосудов, разрушением после заложения феллогена периваскулярных волокон в различных направлениях: с периферии (под коровой паренхимой) в тангентальном и радиальном направлениях, как и над отдельными клетками феллемы (если имеются таковые), и превращением их в пробку, а также образованием многослойной феллемы у многолетнего стебля и заложением 2-3-слойной феллодермы.

Подобное строение стебля относит все эти три вида к наиболее примитивным не только в роде *Acanthophyllum*, но и среди всех исследованных таксонов. Сплошное кольцевое строение ксилемы первого года позволяет нам рассматривать *A.mucronatum* и *A.microcephalum* более примитивными, чем *A.sordidum*. Строение ксилемы этих трех видов можно назвать нормальным, присущим большинству древесных растений.

II тип «A.cyrstostegium» - характеризуется кольцевым строением годичных приростов ксилемы до 4-5-го года вегетации. Далее строение ксилемы многопучковое (14-18), пучки разделены узкими обратно - клиновидными полосками лучевой паренхимы. Строение ксилемы этого типа по степени эволюционной продвинутости занимает промежуточное положение между типами «A.mucronatum» и «A.stenostegium».

III тип «A.stenostegium» - ежегодный прирост ксилемы до 5-6-летнего возраста состоит из 2 длинных дуговидных пучков, разъединенных на обоих концах широкими полосами сердцевинной паренхимы. Далее ежегодный прирост ксилемы состоит из многих (8-12) отдельных пучков, разделенных паренхимой различной ширины. Такой тип строения характерен *A.korshinskyi*, *A.brevibracteatum*, *A.elatius*, *A.lilacinum*, *A.aculeatum*, *A.krascheninnikovii*, *A.adenophorum*, *A.stenostegium* из сек. *Oligosperma*, *A.schugnanicum*, *A.coloratum* - из сек. *Pleiosperma* и *A.serawschanicum*, *A.jarmolenkii* и *A.sp.* - из сек. *Macrostegia*.

Виды этого типа различаются между собой отдельными деталями морфологии и анатомии (типами и морфологией волосков, локальным или сплошным, темпом разрушения периваскулярных волокон и др.).

IV тип «A.borsczowii» - каждый годичный прирост состоит из 4-6 непосредственно рядом расположенных по кольцу дуговидных пучков. Боковые пучки располагаются непосредственно рядом друг с другом до 5-летнего возраста, далее разъединяются широкими радиальными полосами паренхимы. Пучки на полюсах отделены от боковых также широкими полосами паренхимы с крупными многочисленными друзами. Виды этой группы могут различаться наличием или отсутствием либо числом ксилемных пучков на полюсах и другими деталями строения. Таким типом строения обладают виды *A.pulchrum*, *A.borsczowii*, *A.leiostegium* из сек. *Oligosperma*; *A.glandulosum* - из сек. *Pleiosperma* и *A.korolokowii* – из секции *Macrostegia*.

V тип «A.tenuifolium» - структура характеризуется двухпучковостью ксилемы 1-го года и многопучковостью (8-12) второго и далее годов вегетации. Пучки многолетнего стебля коллатеральные, разделены друг от друга лучевой паренхимой различной ширины. Такое строение ксилемы многолетнего стебля отмечено у видов *A.tenuifolium*, *A.albidum* из сек. *Oligosperma* и говорит в пользу большей продвинутости признаков ксилемы, чем у всех других видов.

VI тип «A.pungens» - ксилема 1-го года сохраняет кольцевое строение, 2-года – образована двумя отдельными дуговидными пучками, далее ксилема состоит из многих (16-18) радиальных обратноклиновидных коллатеральных пучков, где годовые приросты не всегда ясно выражены. Пучки разделены паренхимными лучами различной ширины, которые к периферии, как и сами пучки, расширяются. Примером служит одноименный вид – *A.pungens*. Подобное строение ксилемы говорит о меньшей, чем *A.tenuifolium* и *A.albidum*, продвинутости.

VII тип «A.subglabrum» - характеризуется постоянным 4-пучковым дуговидной формы годовым приростом, т.е. 4-пучковость сохраняется с первого до последнего года вегетации. Такой тип строения свойствен стеблю *A.subglabrum*.

Под Gypsophila. Как свидетельствуют результаты анализа изучения анатомического строения одно- и многолетних стеблей, разница в структуре проводящей системы, особенно ксилемы, между многолетними травами и полукустарничками почти незаметна.

Среди многолетних трав наиболее примитивным строением стебля–сплошным кольцом ксилемы до 2-летнего возраста обладает *G.krascheninnikovii*. Однако заложение пробки между годовыми приростами ксилемы является признаком вторичным и, следовательно, подвинутым, чем резко отличается от других исследованных видов. Виды *G.paniculata* и *G.bicolor* имеют ксилему многопучкового коллатерального строения,

разделенную узкими полосами лучевой паренхимы. Остальные виды этой жизненной формы такого же пучкового строения, но разделены более широкими полосами лучевой паренхимы. Среди остальных видов обеих жизненных форм наиболее примитивным строением ксилемы обладают *G.diffusa* и *G.herniarioides* со сплошным кольцом годичного ее прироста.

Наиболее подвинутым типом строения ксилемы среди изученных видов обладает *G.capituliflora* с 4-пучковым строением ксилемы многолетнего стебля. Другие виды занимают промежуточное положение между наиболее примитивными и прогрессивными.

G.aulieatensis (переходная жизненная форма) отличается от других таксонов заложением в перимедуллярной зоне сердцевины феллогена кольцевого строения и образованием пробки вместо сердцевины, что рассматривается нами как наиболее прогрессивный признак, резко отличающий этот род от представителей других родов.

ВЫВОДЫ

1. В роде *Acanthophyllum* в годичном стебле закладывается нетипичный феллоген, а пробка (в флоеме типичной) формируется из периваскулярных волокон, что повторяется и у многолетнего стебля.

2. Проводящая система у видов 1 и многолетнего стебля видов сек. *Turbinaria* и *A.sordidum* из сек. *Pleiosperma* сплошного кольцевого строения с ясными границами годичных приростов, характерного для древесных. У остальных видов кольцевое строение нарушается и переходит к пучковому строению. С 2-го – 5-го года вегетации в зависимости от вида и группы видов.

3. В стебле видов р. *Gypsophila* феллоген (нетипичный) формируются лишь у 2 видов – *G.diffusa* и *G.kraschennikovii* - только на 2-году жизни, у других видов феллоген отсутствует, чем резко отличается от р. *Acanthophyllum*, но превращением периваскулярных волокон в пробку приближается с другими изученными родами.

ГЛАВА 9. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЕЙ ВИДОВ РОДА ACANTHOPHYLLUM

Многие аспекты морфологического и анатомического строения корня, закономерности формирования и роста, многообразия и видоизменения, классификация и эволюция, экология и роль корневой системы во взаимоотношениях компонентов в растительных сообществах обстоятельно изложены в книге И.О.Байтулина «Основы ризологии» [16].

В имеющихся анатомических сводках [280; 258] указывается, что стебли и корни гвоздичных могут иметь как нормальное, так и аномальное строение. А.Л.Тахтаджян [181] отмечает поликамбиальную структуру стеблей и корней у представителей сем.Саруophyllaceae, как и у видов родов других семейств порядка Centrospermae. Специально анатомии *Acanthophyllum gypsophiloides* (*Allochrysa gypsophiloides*) посвящены работы Б.Н.Ниязова [141, 142, 139].

Д.Х.Юхананов [127], изучив строение многолетнего корня 11 видов рода *Acanthophyllum* (из сек.*Oligosperma* – *A.adenophorum*, *A.subglabrum*, *A.korshinskyi*, *A.borsczowii*, *A.stenostgium*; из сек.*Turbinaria* – *A.microcephalum*, *Pleiosperma* – *A.knorringtoniana*, *A.sordidum*, *A.glandulosum*; *Macrostegia* – *A.korolkovii*, *A.serawschanicum*; из рода *Allochrysa* – *A.gypsophiloides*) выделяет 5 условных типов.

I тип - «Beta vulgaris»: структура характеризуется концентрическими слоями коллатеральных пучков, последовательно возникающими из меристематических очагов перицикла. Такой тип строения, по мнению Д.Х.Юхананова, присущ *A.glandulosum* из сек.*Pleiosperma* и *A.korolkovii* из сек.*Macrostegia*.

II тип – астероидный: – характеризуется концентрическими слоями отдельных радиальных групп пучков, возникающих из меристематических

очагов перицикла и располагающихся вокруг центральной части корня. Последний, как пишет Д.Х.Юхананов, наблюдается у *A.adenophorum*, *A.subglabrum*, *A.korshinskyi*, *A.borsczowii* из сек.*Oligosperma* и у *A.knorringtonianum* – из сек.*Pleiosperma*.

III тип – смешанный: вокруг центральной части корня возникает концентрическое кольцо коллатеральных пучков, а затем к периферии из перицикла формируется слой из групп радиально расположенных пучков. Таким строением обладает корень *A.stenostegium* (сек.*Oligosperma*).

IV тип - с «перевернутыми пучками»: в результате неполного развития обращенная к центру часть пучков радиальной группы находится как бы в перевернутом состоянии. Такое строение корня наблюдается в секциях *Macrostegia* – *A.serawschanicum* и *Paniculata* – *A.gypsophiloides*.

V тип - «нормальное» вторичное строение: характеризуется четкими годичными приростами древесины с большим количеством механических тканей, с развитой лубяной частью и широкими радиальными пучками. Такое строение корня отмечено у секций: *Turbinaria* – *A.microcephalum*, *Pleiosperma* – *A.sordidum*.

Автор считает тип «*Beta vulgaris*» исходным лишь на том основании, что все виды, характеризующиеся им, стоят в начале каждой секции по системе Б.К.Шишкина [211], с чем мы не согласны.

9.1. Анатомическое строение многолетних корней

Нами изучено анатомическое строение многолетних корней растений 17 видов р.*Acanthophyllum*, 2 видов р.*Kughitangia* и 3 видов р.*Gypsophila*.

Подавляющее большинство изученных видов первых двух родов обладает концентрическим, поликамбиальным строением корня. Отличительной особенностью корней рассмотренных видов (за исключением видов сек.*Turbinaria* и *A.sordidum* из сек.*Pleiosperma*) является отсутствие у них механических одревесневших тканей в ксилеме. Одревесневают только

стенки сосудов, все остальные ткани живые с неодревесневшими целлюлозными оболочками.

В строении корней различных видов нами установлены 6 условных типов ксилемы.

I. Тип «нормального древесного строения» - характеризуется сосудами вторичного происхождения с диффузным расположением просветов годичных приростов ксилемы. Данный тип включает два подтипа. Первый представлен большим количеством сосудов склерифицированной ксилемы (Прил. 6, рис.1, а). Как известно, подобный подтип строения характерен для большинства древесных растений. Второй подтип отличается от первого редко расположенными сосудами, но сильно развитой паренхимой (Прил. 6, рис.1, б).

II. Тип «смешанный А» – вокруг центральной части корня возникает концентрическое кольцо коллатеральных пучков. Затем к периферии формируется из перицикла слой из групп радиально расположенных пучков (Прил. 6, рис.2). Таким строением обладает корень *A.cyrtosgium* (сек.Oligosperma).

III. Тип «смешанный Б» - в первые 3-4 года вокруг центральной части корня формируются кольца из отдельных концентрических пучков ксилемы, далее из перицикла – крупные концентрические пучки, расположенные по кольцу. Каждый пучок состоит из групп радиально разделенных на отдельные близко расположенные пучки, окруженные общей флоэмой. Каждый из них в свою очередь может быть разделен радиально и тангентально вследствие все большего увеличения размера пучков (*A.elatius*, *A.stenostegium* из сек.Oligosperma; Прил. 6, рис.3).

IV. Тип «астероидный» - характеризуется расположением концентрических пучков по кольцу вокруг центральной части корня, ежегодно возникающих из меристематических очагов перицикла (Прил. 6, рис.4). Такой тип строения обнаружен в секциях Oligosperma у *A.albidum*.

V. Тип с «перевернутыми пучками» - характеризуется расположением части пучков радиальной группы, обращенной к центру как бы в перевернутом состоянии (Прил. 6, рис.5). Такое строение корня свойственно секциям *Macrostegia* – *A.serawschanicum* и *Paniculata* – *A.gypsophiloides*.

ВЫВОДЫ

1. Можно предположить, что тип «нормального вторичного строения» корня является исходным среди изучаемых таксонов, поскольку виды, характеризующиеся им, имеют сплошное кольцевое строение ксилемы с развитой механической тканью.

2. «Смешанный тип А» рассматривается нами производным от типа «нормального строения». Наше предположение подтверждается примером *A.pungens* и *A.cyrstostegium*, где тип «нормального вторичного строения» в ходе онтогенеза сменяется «смешанным типом А» (пучковым).

3. Для большинства изученных видов *Acanthophyllum* и рода *Kughitangia* характерен «астероидный» тип строения корня, который, по всей вероятности, происходит от «смешанного типа А» посредством все большего превращения ксилемы кольцевого строения в пучковое вследствие редукции кольцевого камбия и развития лучевой паренхимы.

4. Тип «с перевернутыми пучками» возник, по-видимому, от «астероидного» в результате неполного развития верхней части нормальных пучков.

5. «Нормальный» тип строения корня и стебля сплошного кольцевого строения у *A.sordidum* показывает, что он эволюционно близок к видам секции *Turbinaria*, хотя включается в сек. *Pleiosperma*.

ГЛАВА 10. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Необходимость морфологического и анатомического исследования именно побеговой системы объясняется тем, что её строение создает габитус растения, отражает важнейшие особенности жизненной формы [42].

Большое место в исследованиях И.Г.Серебрякова [165-166-168], посвятившего 50 с лишним лет изучению жизненных форм растений, отводится их анализу и разработке концепции их эволюции. Одним из путей решения поставленной задачи И.Г.Серебряков считал изучение жизненных форм у близкородственных видов [168]. При этом предполагался наиболее полный и широкий охват всех признаков растений, которые могут быть использованы для выявления морфогенетических рядов жизненных форм в пределах таксона и более аргументированного толкования их в эволюционном плане. В этой связи представляет определенный интерес изучение морфологии, а также анатомического строения годичного и многолетнего стебля и корня многолетних растений видов изучаемых родов, так как полученные при этом сведения могут быть использованы в морфо- и филогенетических построениях [278; 42; 76, 77; 179, 180; 6] и для разработки удовлетворительной системы изучаемых таксонов.

Для суждения о путях эволюционного преобразования побеговых систем весьма важно уяснить, какая предковая жизненная форма послужила для этого основой. Естественно предположить, что она должна была сочетать основные общие признаки всех направлений развития. Для этого необходимо выявить наиболее постоянные и принципиально важные для родов признаки и свойства, которые проявляются у всех изученных его видов независимо от более поздней специализации.

Как показывают наблюдения, а также литературные сведения, такими общими для всех изучаемых таксонов чертами являются приуроченность к засушливым и сухим местам предгорья, среднегорья, реже - высокогорья и к

песчаными степями, чрезвычайно высокое светолюбие, требовательность к хорошей аэрации субстрата, отсутствие защитных почечных чешуй; часть почек в большинстве случаев (верхних узлов) трогается в рост, остальные перезимовывают, большинство последних остаются покоящимися или погибают.

Все представители исследуемых таксонов характеризуются размерами в пределах 15-60 см с сильной степенью одревеснения – склерификацией стеблей и листьев и одним активным ростом - ранневесенним и весенним.

В анатомической структуре для видов *Kughitangia*, *Acanthophyllum* общими являются сильная склерификация проводящей системы листа и годичного стебля, тонкая бороздчатая кутикула на поверхности эпидермы, образование однорядного феллогена кольцевого строения, слабое развитие коровой паренхимы (1-3-слоя), сильное развитие периваскулярных волокон, разрушение и превращение в пробку этой ткани в дальнейшем, обязательное сплошное кольцо проводящей системы стебля на первом году вегетации.

Ни один представитель исследуемых 3 родов не встречается в условиях достаточного увлажнения или в лесных ценозах с сомкнутым пологом. Все обнаруживают отчетливую приуроченность к открытым, сухим предпочтительно каменистым, щебнистым, каменисто-мелкоземистым, реже – песчаными субстратами и сообществам с отсутствием напряженности конкурентных отношений. Их основное распространение связано с горными системами Копетдага, Каракумами и Кызылкумом, с горами Тянь-Шаня, Памиро-Алая, где они тяготеют к сообществам ксерофитов и склерофитов среди горных, предгорных, реже - высокогорных степных лугов (криофитов).

10.1. Род *Acanthophyllum* (вместе с р.*Kughitangia*)

Для понимания особенностей эволюции жизненных форм исследуемых таксонов весьма важное значение имеет и то обстоятельство, что наибольшее их разнообразие явственно связано не с древним их центром происхождения, (районы Средиземноморья), а вторичным – с горным Туркменистаном, так

как из 27 изученных видов *Acanthophyllum* (вместе с р. *Kughitangia*) 14 из них встречаются именно в горном Туркменистане. Лишь монотипный род *Drypis*, рассматриваемый некоторыми ботаниками [228; 224; 113] в качестве возможного исходного рода, давшего начало современному роду *Acanthophyllum*, распространен в странах Средиземноморья (Италия, Греция, Югославия). Как предполагает Д.Х.Юхананов [224], исходные формы рода *Acanthophyllum* были связаны с аридными низкогорными районами древнего Средиземноморья, в частности, на территории Турции, Ирана и др. Следовательно, горный Туркменистан можно рассматривать как вторичный центр рода *Acanthophyllum*. По мере удаления от горного Туркменистана их спектр более или менее обедняется. При этом в зависимости от преобладающих экологических условий на том или ином миграционном направлении прогрессивное развитие получают лишь немногие из них: *A.pulchrum*, *A.aculeatum*, *A.serawschanicum*, *A.jarmolehkii*, *A.adenophorum*, *A.brevibracteatum* – на Памиро-Алае, в Кызылкуме, Каракумах – *A.borsczowii*, *A.elatius*, *A.korolkovii*, *A.stenostegium*, *A.pungens* и др., хотя формообразование во вторичных центрах развития таксонов вносит в эту общую тенденцию определенные осложнения.

Все изложенное позволяет предположить, что предковые формы р. *Acanthophyllum* были низкогорными, петрофильными растениями, которые прошли длительную автохтонную (в Средней Азии) эволюцию под знаком приспособления к субстрату.

Согласно представлениям Шода (Schod), на который ссылается Е.В.Вульф [51], уже в эоцене или олигоцене в горах проявлялась вертикальная зональность в растительности и выделялся пояс нагорных ксерофитов с преобладанием *Cistus*, *Erica*, *Quercus cocciera*, *Genista* и *Thymus* [51], к которым, по-видимому, можно отнести *Acanthophyllum* и *Drypis*.

Первичный ксерофитизм, обусловленный спецификой этих мест

обитания, был закреплен и постепенным охлаждением, и возрастанием сухости климата, начавшимся в Средиземноморской области в миоцене.

В месте степи, как пишет Е.Е.Гогина [61], происходившее во второй половине третичного периода поднятие Альпийско-Гималайского горного пояса значительно увеличило возможности распространения петрофильных элементов древней флоры, которое первоначально было ограничено побережьем Тетиса.

Если начальные этапы эволюции жизненных форм колючелистников имели преимущественно характер приспособления к субстрату, то на дальнейшее преобразование их исходной наследственной основы, несомненно, наложили отпечаток и общеклиматические различия осваиваемых территорий. Так, в южной части ареала колючелистников (горный Туркменистан, Кашдарьинская, Сурхандарьинская, Бухарская области) отчетливо преобладают формы, приспособленные к перенесению очень высоких температур, сильной инсоляции и сухих условий, тогда как юго-восточные, восточные высокогорные (2500-3600 метров) виды Памиро-Алая, Тянь-Шаня представляют собой крио-ксерофильную линию развития. Мы склонны допустить, что консерватизм и сходный экологический тип сузил возможности колючелистников в освоении хорошо увлажненных мест, отличающихся более напряженным уровнем конкурентных отношений.

Среди них лишь редко встречаются вторично-слабо-склерофильные формы. Их примером могут служить *Acanthophyllum elatius*, *A.korolkovii*, *A.stenostegium*, *A.borsczowii* - Каракумские и Кызылкумский виды, обнаруживающие черты перехода к травам. Естественно полагать, что эти и другие немногие виды, распространенные в Каракумах и Кызылкуме, т.е. в песчаных степях, а также и в других дальних местах, были освоены ими вторично.

Рассмотрение основных, наиболее характерных для изучаемых родов

жизненных форм целесообразно начать с *Drypis spinosa*, который в работах Буассье [228] и других [224; 113], признается предком рода *Acanthophyllum*.

Род *Drypis* – монотипный, состоит из одного вида – *D.spinosa* L., представленного двумя подвидами:

1. *ssp.spinosa* Murb.ex Wettst;
2. *ssp.jacquiniana* Murb. ex Wettst.

Drypis распространен в низкогорьях и среднегорьях в странах Средиземноморья – Италии, Греции, Албании, Югославии, Венгрии. По сведениям Домас [281], они хорошо растут в известняках.

D.spinosa. Ботаническое описание вида приводим по R.Домас [281] с дополнением цифровых данных собственного изучения.

Род *Drypis* – многолетние травы, с колючими листьями, прицветниками, соцветия почти головчатые, цветки мелкие, лепестки расширенные; тычинок – 5, рылец – 3, коробочка с 1 семенем.

D.spinosa – стебли 6-30 см длины, жесткие, ветвистые, голые, четырехгранные; листья игольчатые, игловидные, желобчатые сверху (8-15 мм длины, 1-1,5 мм ширины), сверху слабо выпуклые; соцветия головчатые, дихазии, чашечка 5-зубчатая, 5-7 мм длины, длина зубчиков составляет $\frac{1}{4}$ длины чашечки. Лепестки 6-8 мм длины, пыльники синеватые; коробочка яйцевидно-эллиптическая.

Распространен в открытых каменистых местах Южной Европы, Центральной Италии, Греции, Югославии, Албании.

D.spinosa ssp.spinosa распространен в среднегорье на высоте 800-2000 метров над ур.м., подвида *jacquiniana* – в низкогорьях (до 800 м над ур.м.) Северо-Восточной Италии, в Югославии, Венгрии.

Подвид *jacquiniana* характеризуется более мелкими прицветниками (8мм длины, против 10 мм длины 3 мм ширины у *ssp.spinosa*), чашечками (5мм длины против 7 мм), лепестками (6 мм длины против 8 мм у *ssp.spinosa*), наличием стебельчато-головчатых железистых волосков на поверхности чашечки (у *ssp.spinosa* таковые отсутствуют), а также слабо

желобчатой формой стебля (против глубоко желобчатой у *ssp.spinosa*), заложением типичного феллогена и образованием пробки, отсутствием периваскулярных волокон и наличием лубяных волокон.

Б.К.Шишкин [211,212] большинство видов р.*Acanthophyllum* относит к полукустарникам, А.И.Введенский [46], О.Н.Бондаренко [27] – к многолетникам, что само по себе ничего конкретного не говорит о жизненных формах. Ю.Х.Юхананов [222] считает все виды *Acanthophyllum* полукустарничками с подушковидной, реже кустообразной формой роста 20-40 см высоты, редко – более. Д.Ю.Турсунов [187], М.Мусаева, К.З.Закиров [136] *A.elatius*, *A.korolkovii* считают многолетними гипоксильными травами, а *A.borsczowii* – эпиксильной многолетней травой и полукустарником. Остальные виды рода считают полукустарничками.

Как видим, среди ботаников-исследователей этого рода нет единого мнения относительно жизненной формы колючелистников. Почти отсутствуют сведения о филогенетических взаимоотношениях исследуемых таксонов. Лишь Буассье [228] указывает, как отмечалось, род *Drypis* в качестве возможного исходного для рода *Acanthophyllum*. Д.Х.Юхананов [224] на основании характера распространения более древней считает секцию *Oligosperma*, включающую почти половину среднеазиатских видов этого рода, а другие 3 секции - *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macroctegia* рассматривает как производные сек. *Oligosperma*.

На наш взгляд, такой подход относительно эволюции рода без учета морфологии ветвления, продолжительности жизни скелетных органов и анатомии стебля и корня ошибочен, ибо половина видов рода не может быть целиком первичной, так как среди видов каждой секции имеются как сравнительно примитивные, так прогрессивные.

В связи с этим нами предпринята попытка выявить признаки, характеризующие как жизненные формы, так и эволюционную продвинутость видов, основанные на данных морфологии и анатомии

надземных и подземных органов, главным образом, одно- и многолетних стеблей, а также географического распространения.

Большинство исследователей рода не приводят каких-либо веских доказательств в пользу своих взглядов относительно той или иной жизненной формы, к которой относят те или иные виды.

Деревья, кустарники и кустарнички И.Г.Серебряков [167] объединяет в один отдел – древесные растения, что подчеркивает их генетическую близость. Растения этого отдела всегда несут одревесневшие многолетние скелетные оси, значительно возвышающиеся над уровнем почвы.

И.К.Пачоский [цит.по [138]] предложил при составлении экологической характеристики учитывать не только высоту положения почек, согласно Раункуеру [267], но и длину отмирания стеблей. Мы согласны с И.Г.Зозом [81], что идея И.К.Пачоского заслуживает высокой оценки. Однако эти авторы ошибаются, полагая, что у деревьев и кустарников не происходит отмирание ветвей. Отмирание ветвей у ряда северных пород отметил еще И.Г.Серебряков [167]. Отмирание верхушек у пустынных и интродуцированных в Средней Азии деревьев и кустарников описали Л.И.Шубина [215] и С.А.Никитин [140]. Отдельные примеры об усилении отмирания ветвей с возрастом дерева привел В.О.Назарян (1969). Отмирание ветвей имеет большое биологическое значение: оно сопровождается пробуждением спящих почек и приводит к омоложению растения. У древесных растений Каракумов и Кызылкума обращает на себя внимание массовое опадание однолетних побегов в летние и особенно осенние периоды. Опадание побегов в пустыне, как и в других географических областях, в основном, связано с созреванием плодов. Плодоношение у растений пустыни весьма обильно, поэтому и опадание генеративных побегов особенно велико и заметно. Кроме того, здесь под влиянием водного дефицита происходит еще и опадание верхушек вегетативных побегов.

В литературе нет единого мнения относительно принадлежности некоторых пустынных видов к отделу древесных или полудревесных растений еще и потому, что некоторые исследователи считают весьма характерным признаком полудревесных существование неспециализированного генеративного побега [156; 24], как, например, у исследуемых нами объектов.

Изучение этого процесса у мезофитов показало, что интенсивное заложение листовых органов в почке совершается после прекращения роста побега. Это дает основание предполагать, что малое число членов в почке растений аридной зоны связано с продолжительным ростом их побегов, который в свою очередь обусловлен мощным развитием корневой системы. У некоторых видов с менее развитой корневой системой рост побегов прекращается с началом лета и происходит вследствие их водного дефицита, что наблюдается и у исследуемых нами родов.

Как пишут Н.Т.Нечаева, В.К.Василевская и К.Г.Антонова [138], рост побегов начинается рано весной, иногда даже зимой, и почти весь побег, за исключением самых нижних очень укороченных междоузлий, образуется в процессе открытого роста. Из-за этого у всех каракумских древесных и полудревесных растений (в том числе у объектов нашего исследования, произрастающих здесь) формируется неспециализированный генеративный побег. Поэтому использовать этот признак для выделения крупных единиц при экологической классификации растений невозможно. Развитие слабо специализированных соцветий, как продолжение вегетативного побега, имеет большое приспособительное значение. При афиллии растений генеративные органы не смогли бы нормально развиваться на специализированном побеге. Благодаря формированию генеративных побегов как продолжение вегетативных и наличию в «соцветии» ассимилирующих органов хорошо обеспечивается питание цветков и плодов [138].

Уместно отметить, что эта закономерность характерна не только для Каракумских и Кызылкумского видов, но и для всех исследуемых таксонов, распространенных в горах Центральной Азии.

10.2. Секция *Turbinaria*

1. *A. mucronatum*. Кустовидное растение 45-60 см высоты, опушенное редкими щетинистыми короткими простыми волосками; листья 7-12 мм длины, 1 мм ширины; главный побег – «стволик» возвышается над поверхностью почвы на 3-5 см, стебли I порядка немногочисленные (2-3), по 3-4 см длины, сильное ветвление начинается с середины куста – с 3-5 узлов сверху стеблей II порядка; треть, иногда почти половина многолетних (4-6-летних) стеблей III порядка постепенно отмирают, другая часть сохраняется и ежегодно на 3-4 узлах их формируются боковые побеги IV порядка в числе 10-12 по 4-8 см длины. В пазухах листьев верхних 3-4 узлов формируются боковые ветки в виде пучка зеленых листьев, которые на следующем году вегетации превращаются в побеги V порядка в числе 24-28; большинство годичных побегов 12-16 см длины, состоят из 8-11 узлов и заканчиваются боковыми (в 2-4 узла сверху) и верхушечными соцветиями. Самые нижние цветочные побеги состоят из 2-3 узлов с 2-3 соцветиями (по одному соцветию на каждом узле). Таким образом, верхняя часть стеблей с соцветиями имеет конусовидную форму. Следующие междоузлия от узла к узлу становятся все короче и короче и верхушка заканчивается соцветием; более короткие 3-6 мм длины - боковые однолетние побеги без соцветий. Часть побегов 2-го года вегетации остается короткой (4-6 см высота), вегетативной.

Возраст материнского стебля растений этого вида - 18-20 лет.

Описанный тип ветвления создает более и менее кустовидную форму. Следует заметить, что погибшие ветки часто сохраняются.

Учитывая морфологическое строение и ветвление, сплошное кольцевое строение проводящей системы одно- и многолетнего стебля, ксилему с

сильно развитой механической тканью-либриформом, формирование 1-2-рядной феллодермы у многолетнего стебля, а также нормальное строение проводящей системы одно- и многолетнего корня с радиальным расположением сосудов, данный вид относим к жизненной форме кустарничков.

Вид распространен в Копетдаге на каменистых склонах на высоте 1600-2000 (2500) м, в Северном Иране и Турции.

2. *A.microcephalum*. Структура куста, анатомическое строение вегетативных органов такие же, как у *A.micronatum*, но отличаются от последнего беловатыми голыми стеблями до 40 см высоты, листья крупнее – 1-1,5 см длины, 1 мм ширины, голые.

Следует заметить, что возраст основного – материнского стебля, а также корня у изученных растений достигает 15-18 лет, побегов II порядка - 10-12(15), III порядка - 8-10, IV порядка - 4-6 и V – 1-2 года. У *A.microcephalum*, как правило, отмирают и последовательно сменяются побеги третьего и выше порядков, реже второго порядка; продолжительность жизни последних почти равна продолжительности жизни материнской оси. Подобное явление у пустынных кустарников отмечает Е.П.Коровин [97]. На этом основании можно было бы отнести *A.microcephalum* к жизненной форме кустарников, однако их высота меньше высоты, указанной И.С.Серебряковым [167] для растений этой жизненной формы, – до 80 см высоты. Поэтому этот вид, как и *A.micronatum*, следует включить в жизненную форму горных кустарничков.

Как пишет И.С.Серебряков [167], кустарнички имеют ряд общих черт с кустарниками: они длительно вегетируют как большинство кустарников и отличаются от них лишь размерами – не превышают высоты 15-50 см, переходят в генеративную фазу на 3-5-м году жизни, имеют хорошо выраженный главный корень, длина ежегодно отмирающей части веток не больше, а чаще значительно меньше длины многочисленных ветвей.

Перечисленными И.С.Серебряковым признаками кустарничков обладают виды сек. *Turbinaria* – *A. mucronatum* и *A. microcephalum*.

3. *A. sordidum*. При основании сильное ветвление с многочисленными простыми, соломенно-желтоватыми ветвями 25-35 см высоты шаровидной формы, хотя, по данным Б.К.Шишкина, высота не превышает 15 см.

Форма куста и ветвление этого вида резко отличаются от таковых предыдущего вида: главный (материнский) стеблекорень описанного растения 8-10 см длины, около 1 см ширины, светло-бурого, бурого цвета. Побеги I порядка в числе 3-4, 1,5-2,5 (3) см длины, 0,4-0,5 см ширины, чрезвычайно сближенными 4-5 узлами, также бурого цвета, побеги II порядка в числе 5-6 светло-красного цвета, 2,5-3 см длины, сближенными узлами, из верхних узлов которых вырастают по 2-3 побега, III порядка в числе 20-25, каждый по 6-8 см длины, с 6-9 узлами, пепельного цвета, из пазухи верхних узлов которых вырастают побеги IV порядка около 12-15 см длины, 1,5-2 мм ширины, в числе 70-80, соломенно-желтого цвета с 10-15 узлами, каждый из которых к концу вегетации заканчивает развитие верхушечным (терминальным) или двумя боковыми и одним верхушечным соцветиями.

Строение проводящей системы одно- и многолетних стеблей сплошное кольцевое, корня – нормальное. Таким образом, анатомическое строение осевых органов этого вида сходно с таковым у *A. mucronatum*.

Многолетнее наблюдение и анатомическое строение показали, что побеги IV порядка (годовые) целиком погибают и опадают на следующем году вегетации вместе с побегами III порядка, а II порядка погибают через 8-12 лет, I порядка - вместе с растением через 12-15 лет.

Опираясь на полученные нами данные изучения морфологии и анатомии, данный вид следует отнести к жизненной форме подушковидных полукустарничков. Рассмотренные выше 3 вида объединяют кольцевое строение проводящей системы стебля, сильное развитие древесинных

волокон, отсутствие паренхимы в древесине. Последние два признака, по-видимому, обусловлены крайней сухостью и сильной инсоляцией в местах их распространения (горный Туркменистан).

Опушением железистыми в сочетании с редкими короткими простыми волосками, сплошным кольцевым строением проводящей системы одно-многолетних стеблей, образованием феллемы и феллодермы, нормальным строением ксилемы и флоэмы корня *A.sordidum* тяготеет к видам сек. *Turbinaria*.

10.3. Секция *Pleiosperma*

4. *A.glandulosum*. Тип ветвления такой же, как у *A.sordidum*, но отличается более короткими (по 4-5 см длины) и более многочисленными (75-85) годичными (IV порядка) побегами. Отсюда - сильно ветвистое, невысокое до 20-30 см высоты, подушковидное (полушаровидное) растение. Стебель, листья и органы цветка опушены, подобно трем предыдущим видам, стебельчато-головчатыми железистыми и простыми 1-3-клеточными волосками различных размеров, длины, густоты и соотношений в зависимости от места географического распространения, хотя Б.К.Шишкин [211, 212, 187, 136] отмечают опущение только железистыми волосками. Цветки в конечных многоцветковых головчатых соцветиях, т. е. каждый годичный побег, заканчивается только одним крупным верхушечным соцветием 1,5-2,5 см в диаметре, чем резко отличается от трех предыдущих видов. По данным М.Мусаевой и К.З.Закирова [136], изучивших онтогенез 10 видов рода колючелистников на Ташкентском экспериментальном участке Института ботаники АН РУз, растения этого вида вступают в генеративную фазу в культуре на 3-й год жизни. В естественных условиях – в Копетдаге, как показывает наше наблюдение, а также анатомическое строение стеблей, в генеративную фазу вступают на 3-4-й год вегетации. Такое различие во вступлении в генеративную фазу между растениями в культуре и

естественных условиях, как нам кажется, обусловлено различиями экологических условий.

Изученные нами растения с южных склонов гор Копетдага (близ г.Ашгабата) на высоте 1400-1700 м над ур.м. имеют немногочисленные (2-4) побеги I порядка 2-2,5 см длины, с 4-5 сближенными узлами, темно-коричневым оттенком, на некоторых побегах хорошо сохранились тонкие игольчатые листья около 2 см длины, побеги II порядка в числе 9-11, 5-6 см длины, состоящие из 3-4 узлов с сохранившимися листьями, побеги III порядка вырастают из пазухи листьев 2-3 узлов сверху, в числе 25-30, длина которых находится в пределах 5-7 см, с 5-6 узлами, ярко-желтого цвета, побеги же IV порядка закладываются так же, как и побеги III порядка, на последних 3-5 верхушечных узлах в числе 75-85 с 5-6 (7) узлами, желтого цвета с более или менее зелеными (особенно верхушечные) листьями 3-4 (4,5-5) см длины. Формирование более коротких, чем побеги II - III порядков, побегов IV порядка, по-видимому, говорит об ускорении темпа старения растения этого вида, что подтверждается и сильным укорочением междоузлий, а также отсутствием тронувшихся в рост пазушных почек.

У многих 8-10-летних растений можно наблюдать гибель побегов III - IV порядков и возникновение годичных побегов из почек, заложенных на побегах I или II порядка.

Изучение анатомического строения последних показало, что они являются 8-10-летними. Гибель куста наступает на 10-12-й год вегетации.

Тип ветвления, гибель верхней части годичных побегов и массовая гибель вместе с побегами III порядка на 2-й год их вегетации, а также отмеченные признаки анатомического строения стебля говорят в пользу принадлежности этого вида к подушковидным полукустарничкам.

5. *A.albidum*. Невысокое растение 25-35 см высоты подушковидной формы. Наблюдение в природных условиях адыров Ферганской области (Миндон, Чимион) показало, что растения этого вида произрастают на

западных скатах северо-западной стороны адыров на рыхлых каменисто-мелкоземистых местах. Несмотря на это корни занимают поверхностный слой не глубже 14-18 см - адаптивный признак для использования осадков, так как каменистая рыхлая почва не удерживает влагу – она уходит на дно.

Растения переходят к генеративной фазе на 3-, реже на 4-й год вегетации.

Ветвление, как и у последних двух видов, до IV порядка.

У растений 3-го года вегетации побеги I порядка короткие, в числе 3-4, 1-1,5 см длины, с 2-4 узлами, безлистные, красно-бурого оттенка, на верхних узлах закладываются такие же короткие побеги II порядка в числе 10-12, 8-10 см длины, но с листьями, на 4-м году вегетации на верхних узлах побегов III порядка возникают побеги IV порядка в числе 60-70, длина которых не превышает 6 см, чаще - около 5-5,5, с 7-9 узлами, в пазухах листьев которых находятся боковые почки; почки верхних 3-4 узлов трогались в рост и состоят из 2-4 мелких листочков, нижние почти не трогаются в рост. В этом возрасте растение имеет почти кустовидную форму. Ветвление, как и у последних 2 видов, на 4-6-м году жизни доходит до IV порядка, а затем начинается массовая гибель побегов IV порядка вместе с побегами III порядка. На следующий год вегетации годовичные побеги формируются в узлах верхней половины побегов II порядка, которые также гибнут через год вместе с годовичными. В адырах Миндона нашли чахлые 10-летние растения с пучком (в числе 3-5) коротких побегов на верхушке побегов I порядка. Эти растения в 10-12 (13-14)-летнем возрасте гибнут.

Во всем остальном морфологическое и анатомическое строение этого растения идентично с таковым у *A.glandulosum*. Исключение составляет лишь опушение органов растения, состоящее только из простых волосков.

6. *A.lilacinum*. Растения из Центрального Копетдага (Сулюкли) и Туркестанского хребта (заповедник Гуралаш) 15-20 см высоты, подушковидные. Ветвление до III порядка.

Изучение многочисленных гербарных образцов показало, что растения этого вида по сравнению с предыдущими малолетние - продолжительность жизни не превышает 7-9 лет, основной стебель – стебле-корень 3-5 см длины, под почвой слегка фиолетового оттенка, стебли опушены сравнительно редкими простыми и железистыми головчатой формы волосками. Листовые органы цветка опушены, как отмечалось, простыми и железистыми волосками различной морфологии, густоты и величины в зависимости от места произрастания, хотя во «Флоре СССР» [197] отмечается опушение короткими шероховатыми волосками. Боковые ветки II порядка плагиотропные, темно-бурого оттенка, боковые ветки I порядка в числе 3 - 4, 1,5-2 (3) см длины, 0,3 – 0,4 см ширины, красноватого оттенка, с 3-5 междуузлиями, на верхних узлах I порядка закладывается побеги II порядка в числе 4-6, 8-12 см длины, в пазухах листьев почти всех узлов закладываются побеги III порядка в числе 50-60, 6-10 см длины, с 5-10 узлами, многие из них заканчиваются одним крупным верхушечным соцветием лилового цвета. У этих побегов в пазухах листьев 3-5 верхних узлов почки трогались в рост в виде пучка зеленых мелких листочков около 0.5 см длины. Однако 1/4 -1/5 часть годичных побегов слабо развита, 3-5 см длины с 5-8 узлами, остаются в вегетативной фазе и, не вступая в генеративную, погибают на следующий год вегетации.

В остальном строение проводящей системы одно - и многолетнего стебля такое же, как у предыдущего вида.

Указанные выше признаки ветвления, морфологии и анатомии позволяют отнести данный вид к малолетним (8-9) подушковидным плагиотропным полукустарничкам с более или менее ортотропными годичными побегами.

Небольшой рост и шпалерная форма роста обусловлены низкими температурами, сильной инсоляцией и засухой, которая усиливается по направлению к юго-западу Туркестанского хребта, где и обитает данный вид

на высоте 3000-3400 м над ур.м. и в Копетдаге – самой сухой горной системе Центральной Азии.

7. *A.schugnanicum*. Высота растений из западного склона Шунанского хребта на 3400 м высоты (долина р.Пяндж) и их побегов, а также характер ветвления такие же, как у *A.lilacinum*, отличаются лишь образованием побегов IV порядка, с одиночными верхушечными, менее крупными, около 1.1 см в диаметре соцветиями бледно-розового цвета. По Б.К.Шишкину [211], растения опушены шероховатыми волосками, а по нашим данным, чашечка опушена густыми простыми щетинистыми волосками, листья - редкими головчатыми железистыми.

Пазушные почки побегов IV порядка в отличие от *A.lilacinum* совершенно не трогаются в рост, в то же время как в верхушечных узлах побегов III порядка, наоборот, почки трогались в рост, заменят побеги IV порядка после их массовой гибели на следующий год вегетации, чем несколько отличается от *A.lilacinum*.

Во всем остальном строение проводящей системы сходно с таковым у *A.glandulosum*, за исключением опушения стебля только простыми волосками и сохранения более или менее широкой сердцевины.

Таким образом, приведенные признаки морфологического и анатомического строения подтверждают принадлежность этого вида к жизненной форме подушковидных полукустарничков.

Вид распространен на западных каменистых склонах Шугнанского хребта на высоте 3000-3400 м над ур.м., в ксерических горных условиях с сильной инсоляцией и низкими температурами, что способствовало формированию низкорослого шпалерного подушковидного куста с компактным расположением годичных побегов.

8. *A.pungens*. Очень полиморфный вид, в культуре переходит к генеративной фазе на 1-й год вегетации [136], по нашим наблюдениям в естественных условиях цветет на 3-4-й год. Форма куста - от кустовидного до

шаровидного, 22-35 см высоты. У 12-летних растений из северных склонов хр.Кавак-тау Центрального Тянь-Шаня на высоте 1000 м над ур.м. почва с примесью песка, 1-1,5 см ширины, с поперечными морщинами, нижняя часть корня разветвляется на 3-4 корня с боковыми горизонтальными ответвлениями. Ветвление до IV порядка, боковые ветки I порядка в числе 3-4, 2-2,5 см длины, 0,4 –0,7 см ширины, с 3-4 укороченными междуузлиями, буро-красного оттенка; побеги II порядка немногочисленные, 6-9, 4-5 см длины, с 3-4 узлами, побеги III порядка закладывается на верхних узлах побегов II порядка, в числе 15-20, длинные –14-17 см, с 10-12 узлами, на которых по всей длине с различными расстояниями формируются побеги IV порядка, самые нижние из них длинные, побеги средней части около 10-12см длины, верхние более многочисленные, короткие, 6-9 см длины. Поэтому побеги III - IV порядков, формирующие форму куста, по высоте мало различаются, в связи с чем вид растения имеет полушаровидную (подушковидную) форму. У этого растения часть побегов III порядка погибла и опала (вместе с побегами IV порядка).

Растения из окрестностей Ак-куль, а также с южного склона Кара-тау (Западный Тянь-Шань) имеют более высокий рост (30-35 см) и более или менее кустовидную форму. Характер ветвления такой же, как и у растений из Центрального Тянь-Шаня с более высоким (до 35 см) ростом и подушковидной формой, однако отличается от них более или менее длинными побегами и последним порядком, в связи с чем и формируется кустовидная форма. Кроме того, все побеги III - IV порядков тонкие, пазушные почки не трогаются в рост, в то время как у растений из Центрального Тянь-Шаня почки 3-6 узлов сверху трогались в рост. Эти почки на 2-й год вегетации погибают. Средние листья длиннее таковых у растений из Центрального Тянь-Шаня (3,8-4 см против 2-3 см у первого).

Учитывая гибель верхушек годичных (IV порядка) побегов и массовую их гибель на 2-й год вегетации данный вид относим к жизненной форме

подушковидных полукустарничков. Однако растения из окрестностей Аккуль и южных склонов Каратау (Западный Тянь-Шань) по высоте, кустовидной форме и отсутствию внутренней проводящей системы можно рассматривать менее подвинутым и основным видом, растения же из Центрального Тянь-Шаня по более низкому росту и образованию внутренней проводящей системы – более подвинутым и подвидом основного вида – *Acanthophyllum pungens* ssp.karatavicum - ssp.nov.

9. *A.subglabrum*. Растение 20-25 см высоты, слабо подушковидной формы. Стебле-корень 4 см длины, до 1,2 см ширины, побеги I порядка в числе 3-4, 2-3 см длины, с 3-4 узлами, побеги II порядка в числе 4-5, 8-10 см длины, 2-3 мм ширины, с 9-10 узлами, нижняя часть побегов толще, чем верхние, побеги III порядка в числе 20-25, 6-11 см длины, побеги IV порядка многочисленные (70-80), каждый из них заканчивается верхушечным соцветием.

Изучение морфологии и анатомического строения стебля многочисленных гербарных образцов из Гербария Ботанического института РАН, а также наблюдение в Кашкадарье показали, что среди побегов III - IV порядков, как и у предыдущих последних 6 видов, нет стеблей старше 2 лет, и следовательно, побеги этих порядков на 3-м году их вегетации погибают и опадают, новые побеги снова закладываются и вырастают из пазушных почек побегов I - II порядков. Листья опушены короткими 1-3-клеточными щетинистыми простыми волосками, чашечки – длинными многоклеточными толстостенными простыми волосками, анатомическое строение многолетних стеблей сходно со строением таковых у растений *A.pungens* из Западного Тянь-Шаня.

Вид, несомненно, относится к жизненной форме полукустарничков.

Распространен на мелкоземисто-щебнистых, щебнистых склонах в предгорьях и в нижнем поясе гор Копетдага, Юго-Западного Памиро-Алая, Западного Тянь-Шаня, а также в Южном Кызылкуме.

10. *A.stenostegium*. Растение рыхло подушковидной формы, 28-38 см высоты, ветвление до IV порядка. Побегги последних двух порядков (III - IV) с длинными (1.5-2 см) междоузлиями, листья почти горизонтальные, средние 4,5-5,3 см длины, междоузлия и листья этого вида остаются без изменения в течение 2-3 лет, хотя, по данным М.Мусаевой и К.З.Закирова, эти органы укорачиваются у 2-3-летних побегов (т.е. побегов II - III порядка). Во всем остальном морфологические признаки растений, характер ветвления и анатомическое строение одно- и многолетних стеблей идентичны с таковыми у *A.schugnanicum*.

Вид распространен на щебнистых и каменисто-щебнистых склонах Копетдага, Бадхыза, в Кызылкуме, Устюрте и Приаральской пустыне. В условиях Копетдага растения этого вида в возрасте 6-8 лет имеют 25-38 см высоты, с ветвлением до IV порядка, образуют более или менее плотную подушку, корни углубляются до 20 см глубины. Растения вступают в генеративную фазу, как правило, на 2-м году вегетации, реже – на 3-й год. На 3-4-м году вегетации отдельные периферийные побеги расстилаются, даже прижимаются к почве, но корни на них не возникают, а побеги сохраняются (не отмирают) и на 2-3-й год вегетации приобретают деревянистую структуру вследствие образования ксилемных пучков дуговидной формы 2- и 3-го года вегетации, а также сохранения всех тканей 1-го года вегетации почти без изменения.

Растения в этих условиях являются эпиксильными и до 5-6-летнего возраста ведут себя как многолетняя трава, их ветви отмирают почти до поверхности почвы. Остаток мертвых ветвей служит защитой для нижних частей побегов, и способствует накоплению в корне (стебле-корне) запасных веществ. Все это дает возможность нижней части веток сохраняться до 3 лет, возвышаясь над поверхностью песка на 10-15 см высоты.

В Каракумах растение 15-25 см высоты с многолетней частью в 1-8 см, однолетние побеги образуют рыхлую подушку с диаметром 30-50 см. На

концах побегов после разрастания нескольких междоузлий развиваются розово-лиловые цветки, собранные в щитообразном соцветии.

Как пишут Н.Т.Нечаева и др. [138], отрастание побегов начинается в этих местах в марте, цветет растение в апреле-мае, плодоносит в июне-июле. Заканчивает вегетацию в августе-сентябре. По данным авторов и наших наблюдений, растение до 5-6-летнего возраста имеет структуру как многолетняя трава, его ветви отмирают до поверхности песка. С вступлением растения в генеративную фазу его ветки начинают расстилаться, они присыпаются песком и превращаются в корневища, дающие придаточные корни. Корневая система к концу 1-го года вегетации в песках углубляется до 20 см, 2-летних - до 40 см, 3-летних - до 60 см, на нем хорошо развиты боковые корни длиной до 25-55 см, с возрастом засыпанные песком ветки укореняются, но число боковых корней уменьшается, а главный корень с небольшим числом боковых, хорошо сохраняется в этих местах, растение цветет на 2-й год, реже 1-й год. Растения этого вида распространяются в Каракумах и Кызылкуме и относятся, таким образом, к геоксильным полукустарничкам, переходным к травянистому типу.

11. A.korshinskyi. 5-летнее растение 24-33см высоты с шиловидно-колючими листьями, в пазухах которых имеются зачаточные побеги с небольшим числом (13-16) стеблей, голые; часть побегов 1-го года 7-10 см длины, с междоузлиями 1,6-2 см длины, соломенной окраски. Побеги прошлого года пепельного цвета, с междоузлиями 5-10 мм длины, что свидетельствует о постепенном укорачивании междоузлий, за счёт чего уменьшаются размеры годичных осей, побегов и листьев; средние листья 1,4-1,7 см длины, 2-3 мм ширины; часть годичных побегов имеет боковые побеги 5-7см длины; прицветнички нитевидные 3-4 мм длины, чашечка колокольчатая 7-8 мм длины, длина зубцов равна длине трубки, 3-угольные, колючие; более или менее кнаружи отогнутые: венчик длинее на $\frac{1}{4}$ чашечки; розово-лиловые.

У многолетних растений ветвление доходит до IV порядка, побеги последнего порядка (годовые побеги), как и у других видов колючелистников, отмирают на следующий год.

Центральные побеги, особенно годовые, ортотропные, боковые - плагиотропные. Побеги III - IV порядков имеют травянистую структуру, I - II порядков - деревянистую.

На основании типа и порядков ветвления и возобновления годовых побегов данный вид следует относить к жизненной форме небольших плагиотропных полукустарничков. Годовые побеги отмирают на следующий год, у более старых (8-9 лет) растений вместе с годовыми побегами отмирают и побеги III порядка. Возобновление же годовых побегов происходит за счёт почек, расположенных в 3-4 узлах сверху побегов II - III порядков.

Интересно отметить, что у растений с глинистых сухих склонов и песчаных холмов верхняя часть боковых корней, подобно корням аристиды, имеет плотные и толстые чехлы из мелкого песка и глины.

12. *A.cyrtostegium*. До 35 см высоты голые растения. У 8-10-летнего растения главный корень - стержневой 25-30 см длины, углубляется до 20 см глубины, 3-4 см ниже семядольного узла материнская ось разветвляется, как и у большинства видов - полукустарничков, на 2-3 (4). Корни на глубине 18-22 см уже располагаются почти горизонтально. Ветвление побегов, подобно другим видам, доходит до IV порядка, количество их - в пределах 55-70, образуют полушаровидную (подушковидную) форму. Растения в генеративную фазу вступают на 2-4-м году вегетации, хотя, по данным М.Мусаевой и К.З.Закирова [136], на экспериментальном участке Института ботаники АН РУз 70-80% растений вступают в данную фазу в 1-й год вегетации.

Как и у других видов, ежегодно верхняя 1/3-1/4 часть годовых побегов погибает, а на второй год целиком гибнут (однолетние) побеги IV

порядка и заново закладываются годовичные побеги в пазухах листьев побегов III порядка.

13. A.krascheninnikovii. Растение до 35 см высоты, побеги I - II порядков сильно древеснеющие, III порядка слегка древеснеющие, но тоньше или одинаковой толщины с годовичными побегами – побегами IV порядка, которые к концу вегетации слегка древеснеют. Феллоген закладывается в 1-й год вегетации, однако у растений из полынной пустыни в окрестностях Тамды дает 1 слой феллемы, с берегов Амударьи – на 2-й год вегетации формируются 1-2 слоя феллемы, после чего деятельность феллогена прекращается и далее образование пробки происходит за счет разрушенных клеток периваскулярных волокон.

У большинства растений из Кызылкума разрушение периваскулярных волокон без образования феллемы происходит уже в первый год. Все это вместе с массовой гибелью верхней части побегов IV порядка и массовой гибелью их на следующий год свидетельствует о том, что данный вид относится к жизненной форме подушковидных полукустарничков.

14. A.tenuifolium. Растение 25 –36 см высоты, шаровидной формы, у 8-10-летнего растения стебле-корень 3-4 см длины, главный корень имеет два длинных боковых, которые углубляются в почву до 16-26 см, затем разветвляются и боковые корни II - III порядка растут почти горизонтально, побеги I порядка в числе 3 (реже 2-4), длиной 5-7 см и до 1 см толщины, побеги II порядка, вырастающие на верхних узлах побегов I порядка в числе 6-8, 8-10 см длины, буро-красного оттенка, побеги III порядка многочисленные, 10-15 см длины, побеги же IV порядка нитевидно тонкие (травянистые) которые вырастают, как правило, из средних и верхушечных узлов побегов III порядка, очень многочисленные – 150-200, иногда до 300, почти 2/3 из них погибшие, но не опали, среди них отдельные побеги IV порядка живые и на верхушке имеют по 3-4 вегетативных побега V порядка, до 17 см длины, тонкие, травянистые, на следующий год вегетации вместе с

побегами IV порядка они отмирают.

Побеги III порядка отмирают на 4-6-й год вегетации, II порядка – через 8-10 лет, само растение - в 12-15-летнем возрасте.

Анатомическое строение годичного стебля идентично со строением *A.glandulosum*, однако проводящая система второго и дальнейших годов многопучкового строения с заложением внутренней проводящей системы.

Приведенные признаки морфологической структуры, анатомическое строение стебля подтверждают принадлежность этого вида к жизненной форме с ортотропными годичными и плагиотропными многолетними побегами полукустарничков. Вид распространен в адырах Майли-сай (левый берег р.Майли-сай), на юге города Майли-сай и северо-западных склонах около местечка Кой-Кулак.

15. *A.borsczowii*. Растение 20-40 см высоты, с щитковидно-головчатыми соцветиями 1-3 см в диаметре. Стебле-корень 2.5-3.5 см длины, стержневой корень не длинный, имеет 4-5 шнуровидных боковых корней.

Как показали наблюдения за растениями в условиях Муюн-Кума, у *A.borsczowii*, подобно *A.stenostegium*, нижняя часть эпиксильных побегов древеснеет к концу вегетации и побег следующего года вегетации отрастает из заложённых на ней почек, которые перезимовывают под прикрытием опавших частей растения на поверхности песка. Поэтому данный вид можно с уверенностью относить, в согласии с Н.Т.Нечаевой и др. [138], к жизненной форме рыхлых подушковидных полукустарничков с короткими многолетними осями – с почками возобновления на высоте 3-5 (8) см, переходным к травянистому типу.

16. *A.elatius*. Растение внизу с одревесневающими, длинными 60-100 см длины, голыми, в узлах утолщенными ломкими ветвями полукустарничков – по Б.К.Шишкину [211]; до 50-60 см высоты многолетнее растение по А.И.Введенскому [46] и гипоксильная многолетняя трава – по М.Мусаевой, К.З.Закирову [136]. Соцветия конечные, щитковидные, довольно плотные.

Стебле-корень 4,5-5,5 см длины, 4-6 мм ширины, у многолетних растений иногда очень толстый.

По данным М.Мусаевой и И.К.З.Зокирова [136], изучавших биологию развития видов рода *Acanthophyllum* на Ташкентском экспериментальном участке Института ботаники АН РУз, в 1-й год 20-25% растений этого вида вступают в генеративную фазу.

Н.Т.Нечаева и др. [138], проводившие многолетние фенологические наблюдения за растениями Каракумов, приводят следующие сведения по развитию этого вида в классическом месте распространения.

«Растение высотой 35-50 см, хорошо облиственные ортотропные однолетние побеги и плагиотропные многолетние ветви формируют рыхлый раскидистый куст диаметром 40-90 см. На конце побега образуются щиткообразные соцветия из мелких розово-лиловых цветков. У 9-10-летнего экземпляра скелетные многолетние ветви длиной 20-35 см имеют иногда 7-8-летний возраст, чаще же живут 3-4-года. У них ежегодно отмирает только верхушечная часть (2-3 междоузлия). Почки закладываются по всей длине разновозрастных ветвей; иногда на прошлогодних ветвях могут образовываться только брахибласты. Таким образом, однолетние побеги могут формироваться на ветвях различного возраста. Ветвление у некоторых экземпляров доходит до VIII порядка. Нарастание ветвей происходит симподиально. Генеративные побеги составляют основную часть надземной массы. Они бывают верхушечные и пазушные; верхушечные зацветают раньше пазушных. Если куст не подвержен засыпанию, то многолетние скелетные ветви находятся на поверхности песка.

Главный корень хорошо развит, углубляется до 1,4 м. Верхняя часть его утолщена до 2 см, от этой части корня на глубине около 30 см отходят боковые корни длиной до 2,8 м. Ближе к концу главного корня опять начинается зона боковых корней, но они короче расположенных в верхней части. Боковые горизонтальные корни в основном обеспечивают снабжение

растений влагой и питательными веществами в барханных песках. Если растение засыпается песком, то на третий год на его стеблях развиваются придаточные корни.

Цветет на второй год жизни. Размножение семенное. Всходы ежегодно появляются в марте - начале апреля. Главный корень однолетнего растения имеет длину до 55 см и 1-2 боковых корня – до 22 см.

Местом обитания служат высокогрядовые обарханенные или слабозакрепленные пески. Растет отдельными особями или небольшими группами, чаще возле кустарников, где его всходы не выдуваются ветром. Отлично возобновляется семенами, хорошо переносит засыпание и выдувание, особенно со второго года жизни. Может использоваться как примесь к другим видам при пескоукрепительных и озеленительных мероприятиях».

Авторы относят данный вид к жизненной форме рыхлоподушковидных полукустарничков с длинными многолетними надземными органами.

Как видим, у разных авторов разные сведения относительно структуры куста и, соответственно, - жизненной формы.

Однако наше наблюдение во время экспедиции в 1990 г. в окрестностях Кара-кала (Каракумы) подтвердило справедливость сведений первых. М.Мусаева и К.Закиров проводили эксперименты в условиях, совершенно чуждых природе *A.elatius*, что, по-видимому, и привело к переходу полукустарничка к многолетней траве. Подобные случаи встречаются в природе. Например, еще А.П.Стешенко в 1956 г. при изучении образования полукустарничковой формы показано, как у терескена (*Eurotia ceratoides*) в условиях хорошего водоснабжения и питания полукустарничковая форма приобретает черты травянистого многолетника и внешне имеет сходство с этой жизненной формой.

В конце вегетации в стебле образуется феллоген кольцевого строения и

наблюдается быстрый темп разрушения клеток внутренних слоев периваскулярных волокон.

Вид распространен в Каракумах, Кызылкуме, Северном Иране.

17. A.korolkovii. Жизненная форма и морфология куста такая же, как и у *A.borsczowii*, отличается заложением уже в 1-й год вегетации внутренней проводящей системы, состоящей из двух пучков дуговидной формы, расположенных в двух противоположных сторонах сердцевины. Во всем остальном ветвление, морфолого-анатомическое строение растения сходны с таковыми у *A.borsczowii*.

Распространен на бугристых и грядовых песках Больших Балханов, в Прибалхашских, Прикаспийских и Приаральских пустынях, в Каракумах, Кызылкуме и Муюн-Куме.

18. A.jarmolenkii. Вид описан Р.В.Камелиным в 1976 г. по сборам С.Н.Кудряшова 1931 (гербарий №411) и 1937 гг. (гербарий №1507).

К сожалению, с полным ботаническим описанием Р.В.Камелина нам не удалось ознакомиться. Нами изучено морфологическое и анатомическое строение соцветия, части побегов с листьями с хребта Кетмен-Чапты (Байсунский хребет) на высоте 3450 м над ур.м. (гербарий №411, из подушечно-каменистого ландшафта) и из верхней полосы гор Ходжа-Гургур-Ата, (Шахрисабз) на высоте 3000 м над ур.м. (гербарий №1507), из древесно-кустарниковго пояса. Полученные нами из гербария Ботанического института РАН (Санкт-Петербург) годовичные побеги тонкие, травянистые. Длина междоузлий в пределах 0,8-1 см, густо опушены 1-2-клеточными простыми в сочетании с редкими стебельчато-головчатыми железистыми волосками. Листья шиловидно-колючие, средние 1,0-2,5 см длины и 1-1,5 мм ширины, сверху плоские, снизу выпуклые. Листья из Ходжа-гур-гур-Ата сравнительно густо опушены (на 1 мм² - 140-250) короткими (15-30 мкм длины) тонкостенными 1-2-клеточными простыми волосками, с хребта Кетмен-Чапты - густыми (на 1 мм² - 250-450) 1-3-клеточными, почти в 2 раза

длиннее, чем у предыдущего растения, простыми волосками, что обусловлено, по-видимому, большой радиацией и сухостью обитания: цветки в конечных многоцветковых головчатых соцветиях, прицветники 6-7 мм длины, 1,5 мм ширины в нижней части, подушкообразные, колючие, чашечки 5-6 мм длины с острыми колючими зубцами, лепестки слабо-розовые, 6-7 мм длины, т.е. на 1-1,5 мм длиннее чашечки, последние у растений из Шахрисабза густо опушены длинными (180-250 мкм) стебельчато-головчатыми железистыми волосками, многие из них имеют боковые ответвления, в сочетании с редкими простыми эпидермальными выростами, у растений же из Байсуна очень густо опушены такими же волосками, но более короткими (60-100 мкм) и тонкостенными.

Произрастает вид на щебнисто-темноземистой почве в указанных выше географических точках.

На основании полученных данных изучения можно предположить, что данный вид относится к жизненной форме подушковидных полукустарничков.

10.4. Род *Kughitangia* Ovcz.

19. *K.porovii* (Преобр.) Ovcz. При основании одревеснеющие, сильно ветвистое растение 20-30 см высоты; цветущие ветви (IV порядка) многочисленные, нижние узлы сближенные, верхние - вытянутые, листья слаботрехгранные или игловидно-колючие, как сверху, так и снизу выпуклые, оттопыренные, голые или почти голые, 1-1,5 см длины, до 1 мм ширины, в пазухах часто с укороченными бесплодными ветками, нижние отмершие листья, подобно таковым у видов *Acanthophyllum*, сохраняются; соцветия верхушечные и пазушные, на очень коротких цветоножках, прицветники продолговато-яйцевидные, равные половине длины чашечки. Чашечка цилиндрически-колокольчатая, опушена мелкими, редкими простыми волосками, 6-7 мм длины, с треугольными, очень острыми и колючими ресниччатыми, равными половине трубки зубцами, лепестки

белые, обратно линейно-ланцетные, немного длиннее чашечки; семена почковидные до 2 мм длины, мелкобугорчатые, чашечки и венчики густо опушены стебельчато-головчатыми железистыми в смеси с 2-3 клеточными простыми волосками.

Ветвление до IV порядка, побеги каждого порядка, подобно побегам большинства видов *Acanthophyllum*, располагаются более или менее на одинаковом уровне, т. е. как бы по ярусам, центральные – вертикальные; годовичные побеги – побеги последнего порядка отмирают на 2-й год. Многолетние побеги более или менее плагиотропные.

Анатомическое строение одно- и многолетнего стеблей такое же, как у *A.korshinskyi*.

Таким образом, по типу и порядку ветвления, а также способу возобновления годовичных побегов и анатомическому строению вегетативных органов данный вид относится к жизненной форме плагиотропных полукустарничков с ортотропными годовичными побегами.

20. *K.knorringtoniana* (Schischk.) Ovsz. Сильно ветвистое растение 10-20 см высоты, стебель при основании одревесневший, голый или почти голый, листья горизонтально отклоненные, тонкие, игловидно-колючие, 1,5 – 2,5 см длины, 0.5 мм ширины, в пазухах с очень короткими, малозаметными зачаточными бесплодными побегами, соцветия конечные, около 1 см в диаметре на верхушках, прицветники с яйцевидным основанием, игловидно-колючие, короче чашечки, голые; чашечка продолговато-цилиндрическая, 6-8 мм длины, голая (у Б.К.Шишкина железисто-опушенная), с острыми колючими, обычно отогнутыми зубцами, почти в 2 раза короче, чем трубка; лепестки беловатые, голые, обратно-линейно-ланцетные, островатые, 7-9 мм длины, 1 мм ширины.

Тип и порядок ветвления, возобновление годовичных побегов, а также анатомическое строение листа, одно- и многолетних стеблей сходно со строением таковых у *A.glandulosum*.

Вид распространен на каменистых склонах в нижнем поясе гор Нуратау, окрестностей села Чия между Актау и Балхтау.

Как видно из приведенных данных морфологического и анатомического изучения вегетативных и генеративных органов, эти два вида ничем не отличаются от представителей рода *Acanthophyllum* и несомненно относятся к последнему роду, а по жизненной форме - к подушковидным полукустарничкам.

10.5. Под *Gypsophila* L.

1. *G. herniarioides*. Стебли в числе 8-15, тонкие, простертые, ветвистые, ветвление скелетных (многолетних) органов до II порядка; годовые побеги (побеги II порядка), вырастающие из почек, заложенных в верхней части побегов I порядка, к концу вегетации отмирают. Продолжительность жизни куста не более 4-5 лет. Анатомическое строение проводящей системы корня нормальное, у стебля - кольцевое. Растения этого вида следует отнести к мелким, малолетним полукустарничкам.

2. *G. dshungarica*. Растения являются более или менее образующими дерновинки, цветоносные стебли многочисленные, 10-38 см высоты, голые, сизые, наверху с 1-3 (4) ветками *G. dshungarica*.

Стебле-корень 6-9 см длины, побеги I порядка в числе 3-4, нижняя часть которых живет 4-5 лет, II порядка - 10-15, не более 3 лет, III порядка - 30-45, не более 2 лет, побеги IV порядка к концу вегетации отмирают. Длина побегов каждого порядка не более 1-2 см.

В анатомическом строении годового стебля отмечаются, подобно колючелистикам, многослойность (7-13) периваскулярных волокон, сохранение кольцевого строения ксилемы 1-го года вегетации и пучковое строение - в дальнейшем, а также и их расположение по кольцу.

На основании характера ветвления, массового отмирания годовых побегов к концу вегетации, а также анатомического строения одно- и

многолетних стеблей вид относится к полукустарничкам, образующим дерновинки.

3. *G.bicolor*. Стебель голый, сизый или с желтоватым оттенком, 50-100см высоты, от основания сильно ветвистый, ветви со сближенными междоузлиями. Нижняя часть стебля сохраняется на уровне поверхности почвы.

Поперечный срез двухлетнего стебля округло-овальный, снаружи покрыт вышелушивающейся пробкой, образованной не феллемой, а из разрушенных клеток периваскулярных волокон. Между этой тканью и флоэмой находится кольцо друз во флоэмной паренхиме.

Ксилема состоит из двух почковидной формы половинок. Элементы ксилемы только первичные.

Расположение просветов сосудов слабо кольцевое, больше половины площади (55-65%) ксилемы занимают волокна либриформа. Сердцевина не разрушена, состоит из клеток округлой формы с одревесневшими стенками.

По типу ветвления и анатомическому строению стебля и корня данный вид относится к жизненной форме многолетних трав.

4. *G.diffusa*. Годичные стебли в числе 5-10, восходящие или прямые, сизые, часто от основания ветвистые, 10-30 см высоты, голые. Многолетняя часть стебля короткая до 0,5 (1) см длины, находится ниже поверхности почвы. Ветвление до II порядка, годичные побеги ежегодно отмирают, нижняя часть сохраняется под защитой почвы и опада; почки возобновления ежегодно закладываются на верхушке многолетней части стебля.

Форма поперечного среза стебля округло-овальная, стебель голый, клетки эпидермы узкие, тангентально-удлиненные, кора образована 2-4 слоями крупноклеточной паренхимы, многие клетки которой, как и клетки эпидермы, тангентально продолговатые, внутрь от этой паренхимы расположена 3-5-слойная перидерма с 2-3-рядной феллодермой. Флоэма кольцевого строения.

Ксилема 2-летнего стебля состоит из двух почковидных половинок, разделенных широкими радиальными полосами паренхимы.

Первичная ксилема образует непрерывную узкую полосу. Однако во

вторичной ксилеме просветы сосудов редкие, их общая площадь не превышает 10% от общей площади ксилемы. Почти 90% площади ее составляет толстостенный либриформ. Сердцевина не разрушена, содержит многочисленные друзы. В нижней части двухлетнего стебля (ближе к корню) ксилема состоит из 4 крупных трехгранной формы пучков, разделенных широкими полосами паренхимы.

Корень толстый, с желтоватым оттенком, анатомическое строение нормальное, древесина мягкая – механическая ткань не одревесневшая, много паренхимы.

На основании ветвления, анатомического строения стебля и корня вид относим к жизненной форме многолетних трав.

5. *G.aulieatensis*. При основании сильно древеснеющие; годичные стебли многочисленные (40-100), до 60 см высоты, прямые, реже при основании восходящие, сизые, голые, ветвление нижней части до III порядка. Побегі последнего порядка –годичные, к концу вегетации отмирают. Побегі II порядка возвышаются над поверхностью почвы на 0,5-2 см, которые зимой защищаются опадом однолетних побегов.

Учитывая сохранение многолетней оси (побегов II порядка на поверхности почвы) и анатомическое строение многолетнего стебля, данный вид можно рассматривать как полукустарничек с тенденцией перехода к многолетним травянистым.

6. *G.capituliflora*. Тип ветвления и морфология сходны с таковыми у *G.diffusa*. Растения с южного склона хребта Ковактау (Центральный Тянь-Шань) отличаются от предыдущих ветвлением до III (IV) порядка, а соцветия мелкие; годичные побегі тонкие, сизые. Побегі последнего порядка (годичные) к концу вегетации отмирают, побегі II порядка возвышаются над поверхностью почвы на 2(3) см, которые зимой защищаются опадом.

На основании типа ветвления и морфологии побегов и соцветия эти растения резко отличаются от предыдущих и относятся к жизненной форме мелких полукустарничков, образующих дерновинки.

7. *G.heteropoda*. Строение проводящей системы стебля соответствует такому же стебля однолетних травянистых растений.

8. *G.alsinoides* Bunge. Стебель первоначально одиночный, затем начинается ответвление снизу на уровне 2-го узла. Ветвление до II порядка.

Последние 4 признака стебля подтверждают принадлежность этого вида к однолетним травам.

9. *G.cephalotes*. Тип ветвления осевых органов и морфология корня такие же, как у *G.diffusa*, но отличаются лишь темной окраской многолетнего корня, желтым оттенком побегов и крупными соцветиями, главным образом, на верхушке стебля.

Этот вид относится к жизненной форме многолетних трав.

ВЫВОДЫ

1. По типу ветвления и форме растений, виды сек. *Turbinaria* являются кустарничками кустовидной формы; это подтверждается и нормальным древесным типом строения проводящей системы (особенно ксилемы) стебля и корня.

2. Виды *A.borsczowii* и *A.korolkovii* относятся к жизненной форме рыхлоподушковидных полукустарничков с короткими осями, переходных к травянистому типу, *A.stenostegium* – геоксильным полукустарничкам в Каракумах, Кызылкумах, и эпиксильным полукустарничкам, переходным к травянистому типу в горных условиях. Другие виды являются подушковидными полукустарничками.

3. Среди изученных видов р. *Gypsophila* *G.auliatensis* по всем признакам морфолого-анатомического строения относится к травянистому типу, *G.herniarioides* – к мелким малолетним полукустарничкам, *G.dshungarica* и *G.capituliflora* – являются полукустарничками, образующими дерновинки, остальные виды – многолетними и однолетними травянистыми растениями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для родов *Acanthophyllum*, *Kughitangia*, *Drypis* и *Allochrusa* общими являются 3-слойная спермодерма, бесхлорофильный зародыш с 2 овально-ланцетовидными семядолями и недифференцированным мезофиллом (лишь у рода *Allochrusa* дифференцированный); ортотропный рост до 3-летнего возраста (до III порядка ветвления); амфистоматность листовых органов с сильно утолщенной наружной стенкой эпидермы; анамоцитный (наиболее примитивный тип устьиц для сем. *Caryophyllaceae*) и диацитный у семядолей проростков, прицветничка и чашечки взрослых растений и мощная склеренхима в виде крупного ребра вдоль средней жилки у последних двух частей цветка исследуемых таксонов; самый прогрессивный тип устьиц – диацитный, характерный для дефинитивного листа в сочетании с анамоцитными устьицами различной частоты и с развитой склеренхимой крупных жилок различной мощности, наличие кроющих волосков различной частоты, длины и морфологии у опушенных видов в зависимости от таксона и места произрастания; наличие у годовичного стебля 1-3 (5) – рядной коровой паренхимы, многослойных (3-18) периваскулярных («периклических») волокон, нетипичного феллогена, разрушение и превращение в дальнейшем периваскулярных волокон в пробку; кольцевое строение флоэмы и ксилемы первого года, образованной 2 дуговидными пучками, соединяющимися на концах первичными элементами первичной ксилемы, что говорит в пользу систематической близости этих родов, и пучковое строение через 3-6 лет в зависимости от таксона.

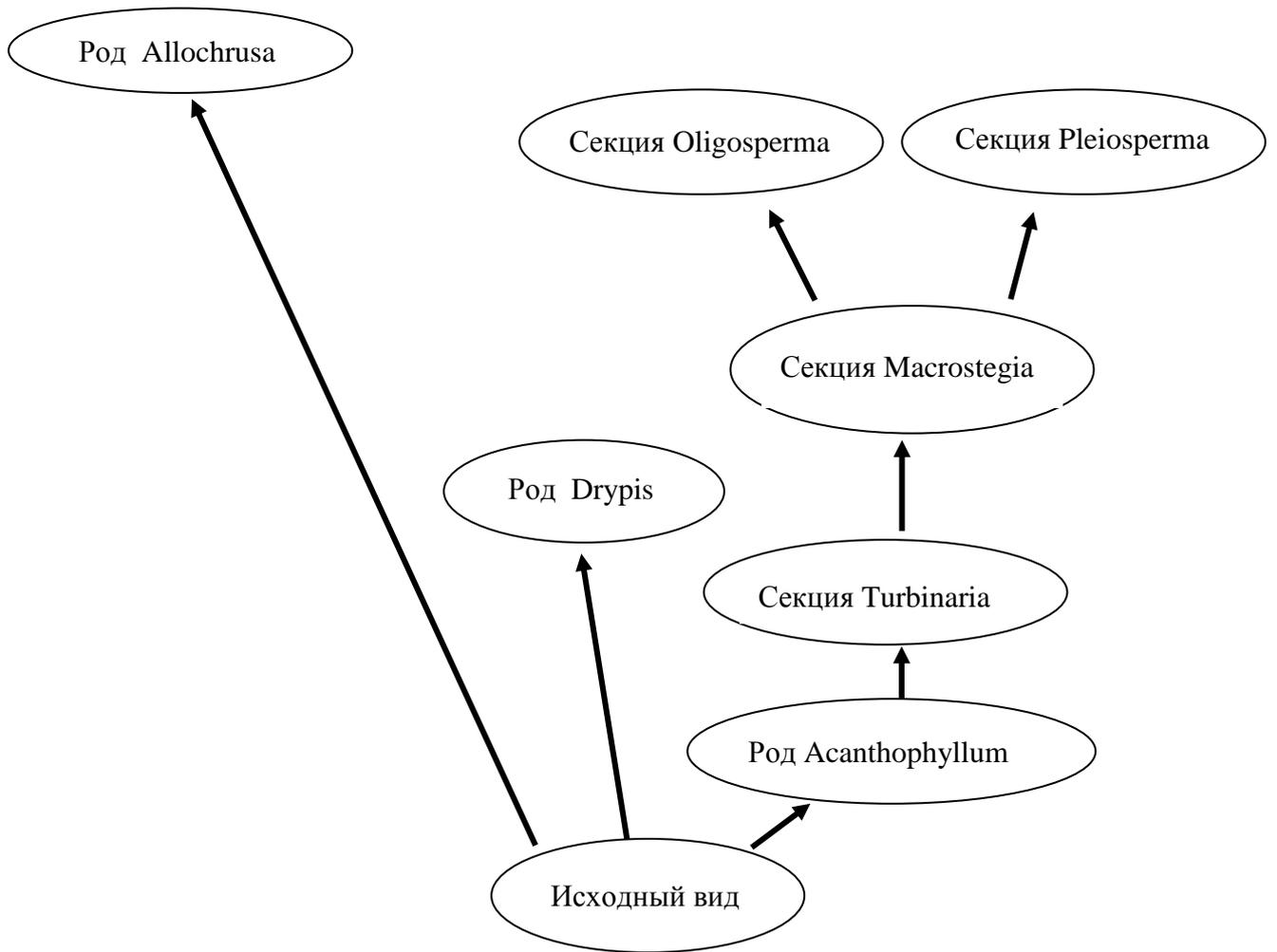
Однако исследуемые роды различаются между собой рядом диагностических признаков морфолого-анатомического строения органов.

Такие признаки, как толщина спермодермы, удельный вес наружной эпидермы последней, ее наружной стенки характеризуют роды и секции внутри рода *Acanthophyllum*, реже – виды; очертания клеток наружной

эпидермы и степень извилистости их стенок у спермодермы свойственны родам и секциям. Наряду с систематическими последние признаки имеют и эволюционное значение: видам сек. *Turbinaria* свойственна папиллозность наружной эпидермы спермодермы, возникшей на простом основании вследствие вытягивания вверх средней зоны клеток, сидящей на звездчатом основании с сильно волнистыми стенками, что рассматривается примитивным признаком в семействе *Caryophyllaceae* [91]. Видам же секций *Pleiosperma* и *Macrostegia* присущи сравнительно продолговатые, 4-гранные клетки с мелковолнистыми и извилисто-волнистыми очертаниями стенок, у *A.glandulosum* наружная эпидерма слабобугристая, чем обнаруживает некоторое сходство с видами сек. *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia*. Однако у *A.glandulosum* клетки наружной эпидермы имеют спиральные утолщения, являющиеся признаком вторичным.

Точка зрения Bunge [цит. по [228]] и Д.Х.Юхананова [222] о том, что предком *Acanthophyllum* и *Allochrusa* является *Drypis*, приемлема частично, так как многие признаки его морфологического и анатомического строения действительно примитивнее таковых большинства видов р. *Acanthophyllum*, однако явно прогрессивнее секции *Turbinaria* и отдельных видов других секций рода.

Поэтому р. *Drypis* не может быть непосредственным предком этих 2 родов. По-видимому, они произошли от общего предка, возможную эволюцию которых можно представить в следующей схеме адаптивно-эволюционных уровней таксонов pp. *Drypis*, *Allochrusa* и *Acanthophyllum*.



Адаптивно – эволюционные уровни таксонов.

Эволюция семени, возможно, шла от семени с цельным рубчиком и тонкой спермодермой (5-10 мкм) бесцветными зародышевыми семядолями с недифференцированным малослойным (5-6) мезофиллом в долинах Средиземноморья через семя с неравно раздвоенным рубчиком и умеренно тонкой (15-17 мкм) спермодермой, бесцветными семядолями зародыша с 6-8-слойным недифференцированным мезофиллом типа у р. *Drypis* к семени с равным раздвоением рубчика и умеренно толстой спермодермой, дорзивентральным строением мезофилла семядолей у р. *Allochrysa* в

Закавказье, Северном Иране, в горном Туркменистане и межгорных долинах Центральной Азии. От такого семени произошло семя с неравно раздвоенным рубчиком и различной толщины спермодермы в пределах рода с многослойным (8-10) недифференцированным мезофиллом семядоли зародыша в пределах рода *Acanthophyllum* (вместе с *Kughitangia*).

Внутри рода *Acanthophyllum* эволюция затронула лишь толщину спермодермы: от очень толстой (39 мкм) у самой примитивной сек. *Turbinaria* в Копетдаге через чрезвычайно толстую спермодерму у видов секций *Pleiosperma* и *Macrostegia* в горном Туркменистане и близлежащих регионах к очень тонкой (5-10 мкм) спермодерме сек. *Oligosperma*, распространенной в песках, адырах или в низкогорьях Центральной Азии.

Семядоли проростков всех изученных таксонов (кроме р. *Gypsophila*) имеют крупноклеточную эпидерму с извилистыми и извиристо-волнистыми боковыми стенками; устьица аномоцитные в смеси с небольшим числом (15-25%) диацитных; у дефинитивных листьев устьица, в основном, диацитные в смеси с аномоцитными, реже анизокитными в различных соотношениях в зависимости от вида и географического распространения.

Подобные признаки строения семядоли зародыша и проростка и их большое сходство являются свидетельством о систематической близости и монофилетическом происхождении этих таксонов от предкового *Protodrypis*, жившего в условиях мягкого климата с достаточным обеспечением влагой в Средиземноморье.

Таким образом, эволюция устьиц шла от аномоцитного у семядолей к диацитному типу у дорзивентильного листа в смеси с аномоцитными, реже анизокитными в разных соотношениях в зависимости от таксона и его места произрастания.

Типы, морфология, размеры и степень густоты волосков также играют большое систематическое и адаптивное значение.

В сек. *Oligosperma* 4 вида – *A.korshinskyi*, *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.cyrtostegium*, распространенные в адырах, Каракумах и Кызылкуме с более слабой солнечной радиацией, чем в горах, характеризуются голыми или почти голыми листьями, *A.pungens*, *A.pulchrum*, *A.lilacinum* – опушением листа кроющими от коротких до длинных в сочетании с железистыми волосками различной частоты в зависимости от вида; другие 9 видов опушены только кроющими волосками различной густоты, длины и морфологии. Листья растения *A.pungens* из бассейна р.Ассы (Южный Казахстан) и *A.lilacinum* с юго-западного склона Туркестанского хребта опушены только кроющими волосками, у *A.pungens* из Гиссарского хребта, а также у *A.lilacinum* из Копетдага – обоими типами трихом, чем обнаруживают, с одной стороны, систематическую близость между собой, а с другой – полиморфизм по этому признаку.

Виды *A.albidum*, *A.aculeatum*, *A.brevibracteatum*, рассматриваемые синонимами *A.pungens*, *A.krascheninnikovii* – *A.stenostegium* и *A.leiostegium*–*A.subglabrum* [27], различаются между собой признаками морфолого-анатомического строения и являются самостоятельными: листовые органы большинства растений *A.pungens* из Восточного Казахстана опушены одиночными железистыми и густыми простыми, из Байсунского хребта – густо обоими типами, из бассейна р.Ассы – только простыми; у других видов – только кроющими; ареал *A.albidum* пока известен только из Ферганской долины, листья почти голые – опушены редкими (15-20 на 1 мм²) папиллами, что обусловлено распространением вида только в адырах с высотой 350 - 600м над ур.м. и, соответственно, со слабой радиацией; *A.aculeatum*, *A.brevibracteatum* отличаются от *A.pungens* опушением густыми, более длинными и широкими простыми переплетающимися волосками, усиление которого наблюдается также с повышением высоты. У большинства волосков базальная клетка сильно пузыревидно-расширенная; *A.leiostegium*

отличается от последнего почти голыми, а *A.krasheninnikovii* - густо опушенными листьями с простыми волосками.

В сек. *Oligosperma* *A.lilacinum*, *A.pulchrum* занимают обособленное положение в роде вследствие наличия многочисленных железистых волосков на поверхности всех листовых органов, несмотря на их распространение в различных географических точках, хотя ареалы не слишком далеки друг от друга (*A.lilacinum* – в Копетдаге, *A.pulchrum* - с Зарафшанского хребта); *A.adenophorum* отличается от других видов секции густым опушением чашечки только железистыми волосками; *A.stenostegium* – опушением прицветничков простыми и железистыми волосками средней густоты, но голыми листьями, *A.korshinskyi* – абсолютно голыми листовыми органами; *A.elatius* и *A.borsczowii* – опушенными чашечками и прицветничками простыми волосками, *A.cyrtostegium* – прицветничками, опушенными только простыми волосками. Однако листья растений *A.borsczowii* из Каратау более или менее опушены короткими 1-2-клеточными простыми волосками.

Листья у *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.cyrtostegium* и *A.korshinskyi*, распространенных в Каракумах и Кызылкуме (кроме *A.korshinskyi*, распространенного в Бадхызе), совершенно голые, что является, по всей вероятности, следствием отсутствия сильной солнечной радиации.

Таким образом, густо опушенные только железистыми или в сочетании с простыми волосками листовые органы присущи видам, распространенным в низкогорьях и предгорьях со слабой солнечной радиацией – Копетдаге и близлежащих к нему регионах, где воздух очень сухой и жаркий. Последние два фактора, по-видимому, и обуславливают возникновение железистых волосков на различных органах растений, особенно на поверхности частей цветка.

У самой примитивной сек. *Turbinaria* в опушении листовых органов наблюдается определенная закономерность от листа к чашечке: листья голые (иногда встречаются редкие папиллы), прицветнички у *A.mucronatum*

совершенно голые, у *A. microcephalum* опушены простыми и железистыми средней густоты с обеих сторон, а их чашечки густо опушены обоими типами трихом, но все же основную массу волосков составляют железистые.

Pleiosperma характеризуется густым опушением всех листовых органов обоими типами трихом, за исключением *A. schugnanicum*, в опушении листа которого железистые волоски отсутствуют. Последний отличается от 2 других видов секции сравнительно редкими, *A. sordidum* – длинными, более густыми крупными стебельчато-головчатыми железистыми волосками, редкими вильчато-раздвоенными и с мелкими боковыми ответвлениями базальной клетки.

Виды сек. *Macrostegia* имеют густое опушение прицветничка и чашечки простыми и железистыми волосками, однако, листья у *A. serawschanicum* опушены только простыми, сравнительно редкими, у *A. korolkovii* – очень редкими и короткими простыми с верхней стороны листа, другие виды – *A. coloratum* и *A. jarmolenkii* густо опушены простыми волосками с обеих сторон. Подобное сходство в опушении частей цветка, по всей вероятности, свидетельствует о сходных климатических условиях их местообитания и, в определенной мере, о систематической близости.

Виды сек. *Pleiosperma* обладают листьями, опушенными обоими типами трихом; *A. schugnanicum* отличается от двух других видов сек. сравнительно редкими, *A. sordidum* – длинными, более густыми крупными железистыми волосками, редкими вильчато-раздвоенными и с мелкими боковыми ответвлениями базальной клетки.

В сек. *Macrostegia* лист *A. korolkovii* опушен обоими типами трихом в различных соотношениях в зависимости от места произрастания, у других трех видов этой секции опушены только кроющими 1-3-клеточными волосками, *A. serawschanicum* – только с верхней стороны, два других вида (*A. coloratum* и *A. jarmolenkii*) – самым густым опушением с обеих сторон листа.

A.krascheninnikovii отличается от *A.stenostegium* опушением прицветничков простыми волосками, последний вид – обоими типами трихом.

Другие секции рода резко отличаются от сек. *Oligosperma* опушением с обеих сторон прицветничков кроющими и железистыми волосками (за исключением *A.micronatum* с голыми прицветничками).

Каждый вид имеет ареал с соответствующими условиями внешней среды, которые и определяют возникновение тех или иных адаптивных признаков в данной местности. Например, *A.krascheninnikovii*, *A.leiostegium*, *A.korolkovii*, *A.albidum*, *A.korshinskyi*, *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.cyrtostegium*, *Kughitangia popovii*, *K.knorringtoniana*, распространенные в Кызылкуме, Каракумах, а также в адырах имеют листья без опушения (голые) или с редкими короткими простыми волосками в зависимости от вида и места произрастания. По мере увеличения высоты над ур.м. листья приобретают более густое опушение различной частоты и длины. В этих местах сильного дефицита влаги не наблюдается и, следовательно, увеличение густоты опушения связано не столько с засухой, сколько с усилением солнечной радиации по мере поднятия в горы.

Таким образом, признаки опушения листовых органов, как и признаки семенной кожуры и строения семядолей, являются как систематическими, так и экологическими, а также в определенной мере эволюционными, ибо, как известно, эволюционный и видообразующий процессы осуществляются под влиянием постоянно изменяющихся условий внешней среды.

Представители р. *Drypis* имеют трехгранно-шиловидные со слабо колючей верхушкой голые листья и чашечки; последние имеют железистые волоски булавовидной формы по краям зубцов с удельным весом механической ткани 60-70%.

Форма листа и его консистенция являются определяющими признаками для родов: видам *Acanthophyllum*, *Kughitangia* присущи жесткие

шиловидные или игловидные листья с остроколючей верхушкой, с удельным весом механической ткани 40-90% (лишь у *A. elatius*, *A. korolkovii* и *A. coloratum* они линейно-ланцетные), 1-8 см длины, 0,5-3 мм ширины, у *Allochrysa* и *Gypsophila* листья неколючие, линейно-ланцетные, у последнего рода - ланцетные, линейные, лопатчатовидные, с механической тканью в 4-8%. Ареалы большинства изученных видов этого рода расположены в среднем и верхнем поясах гор Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Несмотря на это из 12 видов 3 имеют опушенные листья, другие – голые. На данном этапе изучения данного рода мы затрудняемся дать какое-либо объяснение этому явлению, хотя можно предположить, что нынешние ареалы они заняли недавно.

Эволюция листа изученных таксонов шла от ланцетовидных или продолговато-ланцетных, голых с неколючей верхушкой, изолатерально-палисадным строением мезофилла со слабо развитой механической тканью у *Protodrypis* в странах Средиземноморья через линейно-ланцетные, неколючие голые и изолатерально-палисадное или изопалисадное строение мезофилла и слабо развитую механическую ткань у видов р. *Allochrysa*, распространенных в Закавказье, Северном Иране и Центральной Азии, к игловидным или шиловидным колючим голым листьям с изопалисадным строением мезофилла с сильно развитой механической тканью у р. *Drypis* в Средиземноморье, а также *Acanthophyllum* и *Kughitangia* в Центральной Азии.

У представителей *Acanthophyllum*, *Kughitangia* прицветнички линейные, линейно-треугольные, реже широко-продолговатые, *Al. gypsophiloides* – линейно-ланцетные, продолговато-ланцетные, что подтверждает болтме. отдаленность по этому признаку этого рода от предыдущих. Род *Drypis* обладает продолговато-яйцевидными прицветничками с самыми крупными зубцами, расположенными по 3 по бокам, чем резко отличается от других родов. Эти зубцы являются

редуцированными боковыми лопастями бывшей некогда широкой пластинки, что подтверждается наличием проводящего пучка в их нижней половине.

Форма чашечки изученных таксонов трубчатая и обратно-цилиндрическая. У представителей р.*Drypis* эпидерма мелкоклеточная с извилистыми стенками клеток, у *Turbinaria* - мелкоклеточная, со слабо извилистыми стенками клеток и извиристо-волнистыми наружными. У всех других таксонов наружная эпидерма с извилистыми, сильноизвилистыми, извиристо-волнистыми стенками клеток, внутренняя – с волнистыми и сильноволнистыми.

Сходная форма прицветничка и чашечки *Acanthophyllum*, *Kughitangia* и *Allochrusa* показывает их систематическое родство и большую примитивность этих частей цветка у *Drypis* по сравнению с таковыми других таксонов.

Однако, если в процессе эволюции и расселения в строении эпидермы прицветничков *Acanthophyllum*, *Kughitangia*, *Allochrusa* не произошло заметных изменений, то их размеры претерпели крупные изменения от яйцевидных с шестью рудиментарными боковыми лопастями и острой верхушкой у *Drypis* через мелкие треугольно-ланцетные колючие у *A.pungens*, *A.glandulosum* к очень мелким линейно-игловидным и шиловидным колючим - у других.

По размерам эпидермальных клеток листа изучаемые таксоны распределяются на 4 группы: 1-ю группу представляют *A.pulchrum*, *A.korolkovii*, *K.popovii*, *K.knorringtoniana*, *G.floribunda*, *G.herniariodes*, *G.alsinoides*, *G.bicolor*, *G.elegans*, *G.aulieatensis*, *G.capituliflora* с мелкоклеточной эпидермой; 2-ю – *A.brevibracteatum*, *A.elatius*, *A.glandulosum*, *A.schugnanicum* – с эпидермой от мелкоклеточной до крупноклеточной; 3-ю – виды с эпидермой от очень крупноклеточной до чрезвычайно крупноклеточной, к которым относятся *A.tenuifolium*,

A. microcephalum, *A. jarmolenkii*. В 4-ю группу входят таксоны с эпидермой от крупноклеточной до очень крупноклеточной.

Drypis характеризуется очень крупноклеточной эпидермой, чем тяготеет к сек. *Macrostegia* и в меньшей степени – к сек. *Oligosperma*.

У *Drypis*, *Acanthophyllum* и *Kughitangia* механическая ткань с проводящей системой занимает от 30 (20) до 90% площади поперечного сечения листа вследствие сильного развития механической обкладки прокаम्биального происхождения и превращения листьев в колючки.

По отношению к листовым органам р. *Drypis*, *Acanthophyllum*, *Kughitangia* относятся к склерофитам и являются систематически близкими, р. *Allochrusa* и *Gypsophila* – к ксерофитам, и являются систематически несколько отдаленными от первых трех родов.

Такое сходство структуры листьев названных родов следует рассматривать как адаптации систематически близких таксонов под контролем сходных условий внешней среды.

Следовательно, данный признак является, главным образом, адаптивным и в меньшей степени характеризует определенные таксоны или группы таксонов.

Эволюция мезофилла дефинитивного листа шла от малослойного дорзивентильного или изолатерально-палисадного у *Protodrypis* через изопалисадное строение с развитой механической тканью обкладки пучков (50-60%) у *Drypis* к дифференцированному мезофиллу изопалисадного строения с чрезвычайно развитой механической тканью с удельным весом до 80-90% у видов *Acanthophyllum* и *Kughitangia*.

Род *Acanthophyllum*, *Kughitangia*, *Gypsophila* и *Drypis* в целом характеризуется извилистыми стенками эпидермальных клеток различных размеров и очертаний в зависимости от вида и места произрастания, лишь *A. lilacinum* и два вида *Allochrusa* - мелковолнистыми или слабоволнистыми;

у *A.subglabrum*, *A.stenostegium*, *A.korshinskyi* - почти прямыми или слабо извилистыми.

Таким образом, данный признак для изучаемых таксонов не имеет заметного систематического значения, но при детальном сопоставлении этого признака с климатическими условиями можно обнаружить некоторую связь с условиями места произрастания.

В расположении клеток листовых органов наблюдается разнообразие: у *A.cyrtostegium*, *A.glandulosum*, *A.schugnanicum*, *A.serawschanicum*, *A.jarmolenkii* расположение упорядоченное, у видов сек.*Turbinaria*, *A.elatius*, *A.borszovii* из сек.*Oligosperma* и *A.korolkovii*, *A.coloratum* – сек.*Macrostegia*, а также у *G.fedtschenkoana*, *G.bicolor*, *G.elegans*, *G.aulieatensis*, *G.krascheninnikowii* и рода *Allochrusa* - беспорядочное; у *A.adenophorum* из сек.*Oligosperma* и р.*Drypis* – от беспорядочного до упорядоченного расположения. У остальных таксонов расположение клеток, как и устьиц, более или менее упорядоченное. Виды с беспорядочным расположением элементов эпидермы составляют всего 23%, виды с более или менее упорядоченным расположением эпидермальных клеток и устьиц – 77%.

В эпидерме листьев изучаемых таксонов встречаются 3 типа устьичных аппаратов-диацитный, аномоцитный и анизоцитный.

У *Drypis* аномоцитные устьица составляют 50-60%, у представителей же сек.*Turbinaria*, являющихся по большинству признаков морфолого-анатомического строения примитивными среди разбираемых таксонов - 30-40%, у *A.pungens*, *A.albidum*, *A.sordidum*, *A.coloratum*, *A.glandulosum* – 15-25%, у *G.herniarioides*, *G.aulieatensis*, *G.capituliflora* – 25-40%, у *A.stenostegium*, *A.elatius*, *A.borsczowii* и *A.leiostegium* из Амударьи, *G.krascheninnikovii* - 40-70%, а остальные диацитные. У *A.lilacinum*, *A.serawschanicum*, *A.jarmolenkii*, *K.popovii*, *K.knorringtoniana*, *A.adenophorum*, *A.kraschninnikowii*, *A.brevibracteatum*, *A.aculeatum* 70-90% составляют диацитные устьица, а остальные анизоцитные в сочетании с аномоцитными.

У *A.pulchrum* и других видов *Gypsophila* 85-90% устьиц диацитных, 5-15% - анизоцитных, что говорит в пользу эволюционно большей подвинутости их, чем у других.

Следовательно, типы и количество устьиц не связаны, на первый взгляд, ни с систематикой, ни с эволюцией изученных таксонов: самый примитивный тип устьиц – аномоцитный у видов сек. *Turbinaria* (30-40%), а механическая ткань обкладки в 1,5-2 раза меньше, чем у других. У *A.elatius* аномоцитные составляют 80-90% всех устьиц, у *A.borsczowii* (50-60%), *A.korolkovii* и *A.leiostegium* (из Амударьи), распространенных в Каракумах и Кызылкуме, аномоцитных больше (40-80%), а механической ткани меньше, чем у *Drypis*. Можно предположить, что нынешние представители р. *Drypis* не могут быть непосредственными предками р. *Acanthophyllum*, как считают Bunge и Д.Юхананов [220]. По всей вероятности, *Drypis*, *Acanthophyllum* и *Allochrusa* произошли от общего мезоксерофильного кустарничка *Protodrypis*, у которого листья имели только аномоцитные или большое число аномоцитных устьиц и небольшой удельный вес (10-15%) механической ткани и сходны с таковыми сек. *Turbiharia*. У *Drypis* аномоцитный тип устьиц сохранил доминирующее положение в силу климатических условий Средиземноморья, но при этом механической ткани стало больше, что связано, по-видимому, с усилением засухи и связанной с ней склерофилизацией.

Нельзя также вывести виды с доминированием аномоцитных устьиц, составляющих 40-70% из общего числа устьиц, от сек. *Turbinaria* с доминированием диацитных (60-70%), так как первые распространены в Кызылкуме и Каракумах, являющихся вторичными ареалами для этих видов. Доминирование в их эпидерме аномоцитных устьиц следует рассматривать вторичным, так как у видов с продолговато-ланцетными и линейно-ланцетными листьями расположение клеток и устьиц беспорядочное, а в листьях с таким строением эпидермы в большинстве случаев аномоцитных

становится больше, что связано с уменьшением удельного веса проводящей системы и некоторым увеличением за счет этого ширины листа у данных видов.

Отсюда следует, что большое количество аномоцитных устьиц не всегда означает примитивность вида, ибо увеличение числа этого типа устьиц у *Acanthophyllum* может происходить и у видов, произрастающих в степи и пустыни, у которых в этих условиях осуществляется увеличение ширины листа.

У рода *Acanthophyllum* механическая ткань с проводящими пучками листа составляет от 20-90% площади его мезофилла. Большинство видов рода распространено в адырах, низкогорьях, среднегорьях, а механическая ткань с проводящими пучками у них находится в пределах 40-50%, реже 60% площади листа. У 5 видов, произрастающих также в адырах и в горах - *A.tenuifolium*, *A.korshinskyi*, *A.adenophorum*, *A.brevibracteatum* и *A.jarmolenkii*, эта ткань составляет 70-90%. У видов *A.korolkovii*, *A.elatius*, *A.stenostegium*, *A.krascheninnikovii*, *A.borsczowii*, распространенных в Каракумах и Кызылкуме, эта ткань занимает 30-60% площади листа, лишь у *A.korolkovii* она составляет 20-25%, а у *A.borsczowii* - 70-80%.

По мнению Д.Х.Юхананова [220], названные виды заняли нынешние ареалы недавно. Однако мы допускаем, что *A.korolkovii*, *A.elatius* и *A.stenostegium* заняли их раньше, чем *A.krascheninnikovii* и *A.borsczowii* и поэтому малую площадь механической ткани рассматриваем как результат редукции в связи с расселением из гор. Последние 2 вида распространились в нынешние ареалы позже первых 3 видов и поэтому большая площадь механической ткани, как и у горных видов, сохранилась.

Для представителей сек. *Turbinaria*, распространенных в Копетдаге, характерна небольшая площадь механической ткани – 20-30% у *A.micronatum* и 30-40% у *A.microcephalum*. Механическая ткань *p.Drypis* с проводящими пучками листа занимает 50-60% .

Учитывая направление миграции и вторичный центр происхождения среднеазиатских видов р. *Acanthophyllum*, беспорядочное расположение эпидермальных клеток и устьиц мы рассматриваем виды сек. *Turbinaria* первичными и примитивными в роде; а упорядоченное расположение эпидермальных клеток и устьиц у *A. coloratum*, *A. borsczowii* и видов р. *Allochrysa* - признаком вторичным и прогрессивным, появившимся в связи с их расселением с гор в долину.

Упорядоченное расположение элементов эпидермы, по-видимому, следует рассматривать адаптивным и производным от беспорядочного расположения (у сек. *Turbinaria*) в результате усиления ксерофилизации, следствием которой и явилась склерофилизация листьев.

Для рода *Acanthophyllum* характерны годичный стебель, опушенный (за редким исключением) различными типами трихом разной длины, густоты и морфологии в зависимости от вида и места географического распространения, овальной, реже округлой; формы поперечного сечения, 1-рядная эпидерма; 1-3 (4)-рядная коровая паренхима с хлорофилловыми зернами, внутрь от которой закладываются 3-13 (17) рядов периваскулярных волокон прокаम्биального происхождения; дифференцированные на 2-5 наружных слоев мелких толстостенных клеток и внутренние ряды более крупных, менее толстостенных клеток; заложение между флоэмой и механической тканью 1-рядного (не типичного) феллогена кольцевого строения, образованного паренхимными клетками с зигзагообразными боковыми стенками; разрушение периваскулярных волокон после заложения феллогена или возникновения 1-3 рядов феллемы и превращение их в пробку; проводящая система первого года кольцевого или ложно-кольцевого строения.

По анатомическому строению многолетнего стебля виды рода разделяются на 2 группы: со сплошным кольцевым строением ксилемы

(виды сек. *Turbinaria*, относящиеся к древесным, и *A.sordidum* из сек. *Pleiosperma*) и пучковым (другие виды).

По наличию или отсутствию внутренних проводящих пучков виды рода *Acanthophyllum* также разделяются на 2 группы. У *A.pungens*, *A.lilacinum*, *A.tenuifolium*, *A.elatius*, *A.borsczowii*, *A.cyrstostegium*, *A.glandulosum*, *A.korolkovii*, *A.serawschanicum* в перимедуллярной зоне сердцевины закладывается внутренний камбий, который формирует перевернутые внутренние проводящие пучки, что мы рассматриваем как вторичный, более эволюционно подвинутый признак.

Однако по времени их возникновения названные виды подразделяются на 3 группы. У *A.lilacinum*, *A.korolkovii* внутренний камбий закладывается в первый год вегетации – признак наиболее подвинутый и работает только один год, что резко отличает от всех других видов рода. У *A.tenuifolium* внутренний камбий закладывается на 3-й год вегетации и работает 3 года, у остальных видов - на 2-й год вегетации; у *A.pungens* он функционирует 3 года, у *A.lilacinum*, *A.cyrstostegium* – 1, у *A.borsczowii*, *A.glandulosum* – 2 года. У других видов внутренний камбий не закладывается, поэтому отсутствуют и внутренние проводящие пучки. Первичная проводящая система у всех таксонов кольцевого строения (лишь у некоторых травянистых видов качима пучковое), ксилема ромбовидной формы, образованная из 2 боковых дуговидных пучков, соединенных на полюсах с помощью мелких сосудов первичной ксилемы, пучковое строение ксилемы многолетнего стебля (кроме сек. *Turbinaria* и *G.herniarioides*, *G.krascheninnikovii*), тяжевая паренхима отсутствует [118].

Полученные данные изучения строения древесины многолетнего стебля видов рода *Acanthophyllum* позволяют заключить, что тип «*A.cyrstostegium*», очевидно, произошел от типа «*A.micronatum*» вследствие образования многопучкового камбия от кольцевого на 4-5-й год вегетации. Тип «*A.pungens*» возник от типа «*korshinskyi*» в результате превращения

крупного бокового дуговидного пучка ксилемы второго года вегетации в многопучковую ксилему в дальнейшем. От типа же «*korschinskyi*», по всей вероятности, образовался тип «*A.subglabrum*» в результате разделения уже 1-2-го года вегетации 2-пучковой ксилемы на 4-пучковую вследствие образования из дуговидного камбия 2-пучкового в процессе эволюции.

У *A.stenostegium*, *A.brevibracteatum*, *A.elatius*, *A.lilacinum*, *A.aculeatum*, *A.krascheninnokovii*, *A.adenophorum*, *A.korshinskyi*, *A.schugnanicum*, *A.coloratum*, *A.serawschanicum*, *A.jarmolenkii* строение проводящей системы (главным образом, ксилемы) относится к типу «*A.stenostegium*», и, следовательно, к эволюционно более подвинутым, чем тип «*A.mucronatum*». Строение ксилемы многолетнего стебля *A.pulchrum*, *A.borsczowii*, *A.leiostegium*, *A.glandulosum*, *A.korolokovii* относится к типу «*A.borsczowii*», который происходит в процессе эволюции от типа «*A.cyrstostegium*» в результате превращения дуговидного камбия в пучковый с 1-2-го года вегетации. Строение ксилемы многолетнего стебля *A.tenuifolium* и *A.albidum* обладает «*A.tenuifolium*» типом, который происходит, по-видимому, от типа «*A.borsczowii*» вследствие образования между боковыми пучками паренхимных полосок, все расширяющихся к периферии.

Подобно строению многолетних стеблей строение многолетних корней также разнообразно.

Анализируя строение ксилемы многолетних корней 17 видов рода *Acanthophyllum* и одного – *Allochrusa*, можно полагать, что тип «нормального вторичного строения» корня является исходным среди других типов, так как виды, характеризующиеся им, имеют сплошное кольцевое строение ксилемы с развитой механической тканью стебля. Подобным строением обладают древесные растения, рассматриваемые ботаниками эволюционно более примитивными, чем полудревесные и травянистые (278; 180).

Тип «Смешанный А» считаем производным от типа «нормального древесного строения», что подтверждается примером *A.pungens* и *A.cyrstostegium*, у которых первоначальный тип «нормального вторичного строения» в ходе онтогенеза сменяется пучковым.

От типа «Смешанный А» в процессе эволюции произошел тип «Смешанный Б» в результате затухания деятельности камбия. Можно допустить, что от этого типа мог происходить тип «*Beta vulgaris*» в результате превращения ксилемы кольцевого строения в пучковое вследствие редукции сплошного камбия и его заложения пучковым.

Тип «с перевернутыми пучками» возник, по-видимому, от типа «*Beta vulgaris*» в результате сужения верхней периферийной части прокамбиального кольца концентрических пучков.

Последний тип «с мягкой древесиной» происходит, очевидно, непосредственно от типа «нормального вторичного строения», что прослеживается на примере строения корня *A.borsczowii* и *A.korolkovii*, у которых ксилема первого года состоит из диффузно расположенных просветов сосудов, в дальнейшем – рыхло расположенных сосудов в более или менее радиальных цепочках, разделенных широкими радиальными полосами паренхимы [119].

Наиболее подвинутыми типами являются «*Beta vulgaris*» и, особенно, тип «с перевернутыми пучками».

Общими для всех таксонов чертами являются их приуроченность к засушливым и сухим местам предгорья, среднегорья и песчаным степям, реже к высокогорью, чрезвычайно высокое светлюбие, требовательность к хорошей аэрации субстрата, отсутствие защитных почечных чешуй; часть почек в большинстве случаев трогаются в рост в 1-й год вегетации, остальные перезимовывают, часть из них гибнет.

Представители исследованных таксонов (за исключением *Gypsophila*) характеризуются годичным стеблем 15-60 см длины, сильным развитием

периваскулярных волокон, склерификацией листьев и одним активным ростом – ранневесенним и весенним, реже – осенним.

Из 25 видов рода *Acanthophyllum* 14 встречаются в горном Туркменистане, а также Каракумах и Кызылкуме, из них 5 видов – *A.lilacinum*, *A.sordidum*, *A.mucronatum*, *A.microcephalum*, *A.glandulosum* являются эндемиами Копетдага [197].

По многочисленности видов и частоте их встречаемости горный Туркменистан (в основном, Копетдаг, а также Бадхыз) рассматриваем вторичным центром происхождения среднеазиатских видов рода *Acanthophyllum* (вместе с *Kughitangia*).

По высоте (до 60 см) растений и высокому порядку ветвления (до VI), ортотропному росту и географическому распространению, папиллозности поверхности семян, нормальному древесному типу проводящей системы одно- и многолетнего стебля и корня *A.mucronatum* и *A.microcephalum* являются наиболее примитивными среди всех изученных таксонов и относятся к жизненной форме ортотропных кустарничков кустовидной формы, чем резко отличаются от других представителей р. *Acanthophyllum*, а также других родов.

Кроме видов сек. *Turbinaria*, все другие виды р. *Acanthophyllum*, *Kughitangia* (за редким исключением) ветвятся до IV - V порядка, затем на следующий год годовичные побеги (IV или V порядка) отмирают, у старых растений часто отмирают побеги и III порядка, а возобновление побегов осуществляется из почек на верхушке и на средней, реже нижней, частях побегов I - III порядков.

У *A.sordidum* проводящая система многолетнего стебля и корня, хотя и имеет древесный тип анатомического строения. Однако раскидистое расположение ветвей, ветвление до III - IV порядков, более или менее ярусное расположение побегов каждого порядка (как и у большинства видов рода) позволяют отнести его к жизненной форме подушковидных

полукустарничков, а эволюционно – к менее подвинутым видам (после сек. *Turbinaria*), чем остальные виды всех изученных таксонов.

A. pungens, *A. albidum*, *A. krascheninnkovi*, *A. glandulosum*, *A. jarmolenkii*, *A. subglabrum* и *A. cyrtostegium* по типу (ветки всех порядков более или менее ортотропные), порядку ветвления (до IV) и способу возобновления годовых побегов сходны между собой: побеги последнего порядка отмирают на следующий год и возобновляются из почек, расположенных на средней и верхней частях побегов II - III порядков. По названным признакам эти виды относятся к жизненной форме подушковидных полукустарничков с более или менее короткими надземными осями. По этим же признакам (типу, порядку ветвления и способу возобновления годовых побегов) *A. borsczowii* и *A. korolkovi* принадлежат к жизненной форме рыхло-подушковидных полукустарничков с короткими многолетними осями, переходных к травянистому типу. По названным признакам *A. tenuifolium*, *A. lilacinum*, *A. schugnanicum* являются подушковидными полукустарничками с ортотропными годовыми и плагиотропными многолетними побегами (побеги I - II порядков). *A. stenostegium* по названным признакам относится к жизненной форме геоксильных полукустарничков, переходных к травянистому типу, а *A. korshinskyi* – к жизненной форме плагиотропных полукустарничков с ортотропными годовыми (IV порядка), реже – побегами и III порядка, *A. elatius* – к рыхлоподушковидным ортотропным полукустарничкам с длинными многолетними надземными осями.

ВЫВОДЫ

1. Исследованным родам *Acanthophyllum*, *Kughitangia*, *Drypis*, *Allochrusa* (исключение - сек. *Turbinaria* последнего рода) свойственны сравнительно гладкие семена с 3-слойной спермодермой, образованной наружной и внутренней эпидермой и 1-3-рядной бесструктурной интегументальной паренхимой, элиминирующей в зоне пыльцевхода (лишь у *A. micronatum* последняя отсутствует). Роды и секции четко разграничиваются между собой только толщиной спермодермы.

2. Показано, что в роде *Acanthophyllum* «*A. borsczowii*», «*A. tenuifolium*», «*A. pungens*», «*A. subglabrum*» типы строения проводящей системы многолетнего стебля являются более подвинутыми, чем у «*A. micronatum*» - наиболее примитивного, «*A. cyrtostegium*» и «*A. stenostegium*» занимают промежуточное положение между первым и последними типами.

3. Установлена принадлежность видов сек. *Turbinaria* к жизненной форме ортронных кустарничков кустовидной формы, *A. stenostegium*, *A. borsczowii*, *A. korolkovii* - к жизненной форме полукустарничков, переходных к травянистому типу, другие виды - к полукустарничкам различной формы и длительности жизни.

4. Виды рода *Kughitangia* по морфологическому и анатомическому строению вегетативных и генеративных органов очень близки к сек. *Oligosperma* р. *Acanthophyllum*.

5. В южной части ареала р. *Acanthophyllum* преобладают виды (или формы), приспособленные к очень высокой температуре, сильной инсоляции и сухим условиям, тогда как юго-восточные, восточные высокогорные виды Памиро-Алая, Тянь-Шаня представляют собой криосклерофильную линию развития. Консерватизм и исходный экологический тип сузил возможности колючестников в освоении хорошо увлажненных мест, отличающихся более напряженным уровнем конкурентных отношений.

6. Среди видов *Acanthophyllum* редко встречаются вторично-слабо-склерофильные формы – *A. elatius*, *A. stenostegium*, *A. korolkovii*, *A. borsczowii* – Каракумские и Кызылкумские виды, обнаруживающие черты перехода к травам - современные ареалы были освоены ими вторично.

7. У эндемиков Копетдага, а также у большинства встречающихся здесь видов в опушении чашечки обязательно имеются стебельчато-головчатые железистые волоски различной густоты и в разных соотношениях с кроющими волосками; по направлению к юго-востоку, востоку, северо-западу железистые постепенно заменяются кроющими.

8. Типы и морфология трихом являются систематическими признаками, их размеры, число, чаще и морфология – адаптивными.

По направлению к горам Памиро-Алая и Тянь-Шаня, за некоторым исключением, имеет место тенденция увеличения числа, размера и толщины стенок трихом вследствие увеличения солнечной радиации и низкой температуры. По направлению к Каракумам и Кызылкумам, а также к Восточно-Казахстанским степям, наоборот, число трихом уменьшаются.

9. Стебель родов *Acanthophyllum*, *Kughitangia*, *Allochrusa*, *Gypsophila* характеризуется наличием периваскулярных волокон и нетипичного феллогена, превращением периваскулярных волокон в пробку, *Drypis* – заложением типичного для древесных феллогена, формирующего типичную пробку – феллему и феллодерму, а также отсутствием периваскулярных волокон и образованием лубяных волокон – признаками, более примитивными, чем у других таксонов.

10. Секция *Turbinaria* р. *Acanthophyllum* отличается от других папиллозной поверхностью семени, жизненной формой ортотропных кустарничков (по типу и порядку ветвления), древесным типом строения проводящей системы одно- и многолетних стеблей и корней, большим числом аномоцитных устьиц листа, а также приуроченностью ареала к Копетдагу, Турции и Северному Ирану и является самой примитивной.

11. По нормальному (I тип) древесному типу строения проводящей системы многолетнего корня *A.mucronatum*, *A.microcephalum*, *A.sordidum* – примитивные. *A.pungens* и *A.cyrstostegium* отличаются от предыдущих видов сплошным кольцевым строением годичных приростов ксилемы корня до 5-6-летнего возраста, далее – многопучковым, расположенным по кольцу, что ставит их выше на одну ступень эволюции, чем первые 3 вида. *A.korolkovii*, *A.borsczowii* характеризуются мягким травянистым строением ксилемы – сплошным, но с большим количеством паренхимы. Вероятно, этот тип происходит от нормального древесного типа вследствие усиления паренхиматизации ксилемы в результате перехода от жизненной формы полукустарничков к травянистому типу.

Рекомендации к производству:

1. Разработаны научные рекомендации по внедрению ценных видов *Allochrusa* в культуру, которые переданы агрофирме «Бех» Андижанского вилоята (Акт №16 от 10.07.2003).
2. Для выращивания на заброшенных сухих и засушливых мелкоземистых и мелкоземисто-каменистых местах Андижанской городской станции по озеленению рекомендуются *A.albidum*.
3. Два вида – *A.elatius* и *A.stenostegium* рекомендованы как пескозакрепители центральному Ферганскому заповеднику.
4. Для использования в фармацевтической промышленности рекомендуем виды с высоким содержанием сапонинов *Allochrusa gypsophiloides*, *Acanthophyllum albidum*, а также отмечающиеся высокой продуктивностью надземной массы – *Al.paniculata*, *Al.gypsophiloides*, *Acanthophyllum tenuifolium*, *A.albidum*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абу Али ибн Сина. Канон врачебной науки. Кн. II. О простых лекарствах. – Ташкент, 1982. - 776 с.
2. Абу Райхан Беруни. Фармакогнозия в медицине. - Ташкент, 1976. - 1109 с.
3. Абубакиров Н.К., Аманмурадов К. Тритерпеновый гликозид вакарозид из тысячеголова посевного //Общая химия.-1969.Т.34. -С.1661.
4. Айдосова С.С., Абаева Н.З., Сагындык К.С. Анатомические особенности растений в условиях хронического ионизирующего излучения //«Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство», матер.Межд.науч.конф.-Ташкент, 2004. С.97-100.
5. Аманмурадов К. О сапонидах *Acanthophyllum gypsophiloides* //Хим. природ.соед. – 1965. №2.-С.62-63.
6. Анели Н.А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф.дис. ... докт.биол.наук. – Тбилиси, 1962. - 38 с.
7. Арифходжаев А.О. Структура олигосахаридов из глюкогалактана *Allochrysa gypsophiloides*//Хим.природ.соед. - 1996. №4. -С.384-386.
8. Арифходжаев А.О. Исследование углеводов *Acanthophyllum pungens* //Хим.природ.соед.-1997. №5.-С.693-695.
9. Артюшенко З.Т. Морфолого-анатомические признаки в роде *Grinum* (Amaryllidaceae) и их таксономическое значение//Бот.журн.-1992. Т.77. №10.- С.31-38.
10. Атлас Таджикистана. – Душанбе-Москва, 1968.- 200 с.
11. Ашурметов О.А., Каршибаев Х.К. Репродуктивная биология солодки и разносолодочника. - Ташкент, 1995. - 212 с.
12. Ашурметов О.А., Каршибаев Х.К. Семенное размножение бобовых растений в аридной зоне Узбекистана. - Ташкент, 2002. - 204 с.
13. Ашурметов О.А. Научно-производственному центру «Ботаника» - 70 лет//«Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее

- интеграция в производство» матер.Межд.науч.конф.- Ташкент, 2004.- С.8-15.
14. Аэров И.А. Оптические свойства верхней и нижней сторон листьев // Физиол. и биохим. культ. раст. - 1969. Т.1. Вып.1. -С.191-196.
 15. Байтенов М.Б., Павлов Н.В. Колючелистник *Acanthophyllum* С.А.Меу. Флора Казахстана. - Алма-Ата, 1960. Т2.-С.413.
 16. Байтуллин И.О. Основа ризологии. – Алматы, 2001. - 330 с.
 17. Баранов П.А. Анатомические исследования группы ксерофитов // Бюлл.САГУ. – 1923. № 2. -С.28-31.
 18. Баранов П.А. К методике количественно-анатомического изучения растения. Распределение устьиц//Бюлл.САГУ. – 1924. №7. -С.1-6.
 19. Баранов П.А. Материалы к анатомии горных растений. II. Опыт сравнительно-анатомической характеристики горных ксерофитов и мезофитов//Бюлл.САГУ.-1925. № 8. –С.39-44.
 20. Бардинская М.С. Действующие начала лекарственных растений. Сапонины//Новые лекарств.раст.Сибири, их лечебн.преп. и прим.- 1949.- Вып.3.-С.103-165.
 21. Белоус В.А. и др. Гипсогеновая кислота из корней *Acanthophyllum subglabrum* и *A.gypsophiloides*//Хим.природ.соед.-1967. №2. -С.95-96.
 22. Беспаяев С.Б. Полевая всхожесть семян колючелистника качимовидного. Труд. Бот.сада АН КазССР, 1963. Т.3. -С.108-120.
 23. Беспаяев С.Б. Морфологические особенности корневой системы колючелистника качимовидного. // Труд.АН КазССР. –1964,Т.4. -С.61-67.
 24. Беспаяев С.Б. Опыт введения в культуру колючелистника качимовидного в условиях Алма-Атинского Ботанического сада. Труд. АН КазССР. –1965. Т.4.-С.156-157.
 25. Беспаяев С.Б. Колючелистник качимовидный в Казахстане (морфология, систематика, фитоценология, испытание в культуре): Автореф.дис... канд.биол.наук. - Алма-Ата, 1966.- 22 с.
 26. Благовещенский А.В. О веществах, задерживающих прорастание семян //Бюлл.ГБС. -1951. Вып.9.-С.54-58.

27. Бондаренко О.Н. *Acanthophyllum* С.А.М.-колючелистник// Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971. Т.2.-С.294.
28. Бурьгин В.А. Растения Узбекистана, содержащие соду и поташ. - Ташкент. 1942. - 32 с.
29. Бутник А.А. Адаптация анатомического строения видов семейства *Chenopodiaceae* Vent. к аридным условиям: Автореф.дис. ... докт. биол. наук. – Ташкент, 1984. - 41 с.
30. Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства *Chenopodiaceae* Vent.//Бот.журн.-1987. Т.72.№8.-С.1021-1030.
31. Бутник А.А., Жапакова У.Н. Семейство *Amaranthaceae*. В 3-х т. - Л.: Наука. Т.1. 1991. С.74-77.
32. Бутник А.А., Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А., Саидов Д.К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Деревья, кустарники, кустарнички. – Ташкент, 1991. Т.1. - 131 с.
33. Бутник А.А., Ашурметов О.А., Нигманова Р.Н., Пайзиева С.А. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Полукустарники, полукустарнички. – Ташкент, 2001. Т.2. - 131 с.
34. Бутник А.А., Жапакова У.Н., Матюнина Т.Е. Стратегия адаптации псаммофитов Юго-Западного Кызылкума//«Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство» матер.Межд.науч.конф.. - Ташкент, 2004. -С.119-121.
35. Бухаров В.Г., Щербак С.П. Тритерпеновые гликозиды из *Saponaria officinalis* //Хим.прир.соед.-1969.№5. -С.389-394.
36. Быкова Н.Б., Турсунов Д.Ю. К анатомии колючелистников// Морфологическая эволюция высших растений. - Тез.докл.совещ. по фил.раст. - М.,1982. -С.20-22.
37. Вальтер О.А., Чижевская З.А. Практикум по анатомии растений. -М.-Л., 1939. - 248 с.
38. Василевская В.К. Анатомио-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии//Вест.ЛГУ. Сер. биол. - 1940. Т.62. №14. -С.48-158.

39. Василевская В.К. Ищенко Г.Е. Анатомическое строение надземных и подземных органов илака (*Carex Physodes* M.B.). //Изв.АН ТуркССР. - 1954. -Сер.биол.№6.-С.150-161.
40. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. //Изв.АН ТуркССР.-1954. - 182 с.
41. Василевская В.К., Бутник А.А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания)//Бот.журн.-1981. Т.66. №7. -С.992-1001.
42. Василевская В.К., Борисовская Г.М. Жизненные формы и их эволюционные преобразования в семействе Вухасеae Dum. - М., 1981. – 103 с.
43. Василевская В.К., Нечаева Н.Т. Материалы к биологии *Eminium lehmanni* Ktze //Изв.АН ТуркССР.- 1964. Сер.биол. №2.-С.20-22.
44. Васильев Б.Р. Анатомическая и экологическая характеристика листа некоторых древесных и кустарниковых растений западноафриканской сухой саванны: Автореф.дис....канд.биол.наук. - Л.,1970. - 24 с.
45. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений разных климатических зон. -Л.: ЛГУ, 1988. -С.208.
46. Введенский А.И. *Acanthophyllum* С.А.М. – колючелистник. Флора Узбекистана. В 6-х т. - Ташкент, 1953. Т.2. -С.409-415.
47. Векслер Н.Г. Опыт культуры «мыльного корня» //Сонат.-1939. №3. - С.2-3.
48. Ветлугина Т.Г., Лотова Л.И. Анатомия коры видов *Fraxinus* (Oleaceae) в связи с их положением в системе рода//Бот.журн.- 2000. Т.85. №4. - С.33-43.
49. Винтерголлер Б.А. Редкие растения Казахстана. - Алма-Ата, 1976.-200с.
50. Воронин Н.С. Об эволюции корней у растений//Бюлл.МОИП.-1956. Т.61. №5.-С.5-25.
51. Вульф Е.В. Историческая география растений. -М.;Л.,1944. - 546 с.
52. Гамалей Ю.В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Кызылкума//Бот.журн.-1985.Т.70. № 10.-С.1302-1314.

53. Гамалей Ю.В., Шийрэвдамба Ц. Структура растений пустыни Заалайской Гоби. - Л., 1988. - С.44-106.
54. Гвинианидзе З.И. К изучению плацентации у представителей трибы *Lychnideae* A.Br. // Бот. журн. - 1959. Т.12. №6. - С.723-728.
55. Гвинианидзе З.И. Основные вопросы классификации и филогении семейства гвоздичных // Матер. по филогении центросеменных: тез. докл. - М., 1977. - С.15-18.
56. Гвинианидзе З.И., Федотова Т.А. Семейство *Caryophyllaceae*. Сравнительная анатомия семян. В 3-х т. - Л., 1991. Т.3. - С.59-74.
57. Гвоздецкий Н.А., Николаев В.А. Природа Казахстана. - М., 1978. - С.154-165.
58. Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н. Природа мира. Горы. - М., 1987. - С.169-209.
59. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. - М., 1987. - 278 с.
60. Гладких А.С., Губанов И.А., Мещеряков А.А. О содержании сапонинов в растениях флоры Туркмении // Изв. АН Турк. ССР. Сер. биол. наук. - 1966. №4. - С.40-47.
61. Гогина Е.Е. О некоторых направлениях эволюции жизненных форм в роде *Thymus* L. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. - М., 1981. - С.46-76.
62. Голованов А.Г. Растительность Центрального Тянь-Шаня. - Фрунзе, 1959. - 210 с.
63. Горышина Т.К. Экология растений. - М.: Высшая школа, 1979. - 367 с.
64. Гранитов И.И. Растительный покров Юго-Западного Кызылкума. - Ташкент, 1964. Т.1. - С.110-112.
65. Григорьев Ю.С. Очерк растительности бассейна Среднего Заравшана. - Ашгабат, 1944. Т.1. - Вып.7. - 230 с.
66. Григорьев Ю.С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации растений. - М.-Л., 1955. - 157 с.
67. Дариев А.С. Строение зародыша и проростка некоторых видов рода *Gossypium* L // Бот. журн. - 1965. Т.50. №5. - С. 655-664.

68. Дариев А.С. Анатомическое строение листа и спермодермы *Hampea Shlecht.*, *Gossypioides Scov.*, *Kosteletskya Presl.*, *Bastardia H.B.et K.* //Генетика и селекция хлопчатника. - 1976. -С.22-34.
69. Дариев А.С. Морфология листа хлопчатника и его устойчивость к *Tetranychus urticae* и *Aphis gossypii*//Узб.биол.журн.-1979.№1.-С.45-49.
70. Дариев А.С. Морфологическое изучение рода *Gossypium* и близких ему родов в связи с их систематикой и эволюцией: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Л., ЛГУ, 1980. - 39 с.
71. Дариев А.С., Абдуллаев А.А. Хлопчатник. - Ташкент, 1985.-301 с.
72. Делекторская Т.М. Распространение сапонинов в колене *Dianthea* сем.*Caryophyllaceae*//Растительное сырье СССР. -1949. -С.219-230.
73. Доровских Е.В., Горовой П.Г. Эпидермальный анализ дальневосточных видов *Vuplerum (Umbelliferae)* //Бот.журн.-2001.Т.86. №6. -С.64-71.
74. Егубаева Р.А. Ресурсная оценка и перспективы освоения лекарственных растений Казахстанских горных экосистем//«Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство» матер.Межд.науч.конф.. - Ташкент, 2004.С.395-397.
75. Завалишина С.Ф. Теория листовых следов в примении к роду *Pisum*// ЛГПИ- 1947. Т.46. Вып.7. -С.63-102.
76. Завалишина С.Ф. О строении узлов у некоторых травянистых двудольных растений//ЛГПИ.-1966. Т.310. -С.167-194.
77. Закиров К.З., Мотхин И.Н., Чеврениди С.Х. Туркестанский мыльный корень. - Ташкент, 1965. - 108 с.
78. Закиров К.З. Флора и растительность реки Зеравшан.- Ташкент, 1955. - 207 с.
79. Зинкевич Э.П., Вечерко Л.П. Лекарственные растения. -М., 1969. - С.250-265.
80. Зоз И.Г. Биологические типы речно-долинного растительного комплекса//Бот.журн.-1956.Т.41. № 8.-С.1115-1025.
81. Иконников С.С., Ладыгина Г.М. Флора и растительность долины Кызылкума. Растительный покров высокогорий. - Л., 1986.-С.35-51.

82. Камелин Р.В. Павел Николаевич Овчинников (к 100-летию со дня рождения) //Бот.журн. -2003. Т.88. №3.-С.165-176.
83. Карташова И.И. Медоносные растения Томской области. - Томск. 1955. - 80 с.
84. Келлер Б.А. Растения и среда. Экологические типы и жизненные формы. Растительность СССР. -М.-Л., 1938. Т.1.С.560-590.
85. Келлер Б.А. Явления крайней солеустойчивости у высших растений в дикой природе и проблема приспособления. Растения и среда. -М.- Л., 1940. Т.1.С.193-215.
86. Келлер Б.А. Основы эволюции растений. -М.:Изд.АН СССР,1948.- 208с.
87. Ковтанюк Н.К. *Castrolychnis* (Fenzl.) Reichenb. Caryophyllaceae.- Гастролихнис//Флора Сибири. *Portulacoseae-Ranunculaceae*.- 1993. Т.1.- С.75-80.
88. Ковтанюк Н.К. Структура поверхности семян Сибирских (*Caryophyllaceae*) в связи с систематикой//Бот.журн.-1994.Т.79. №4.- С.74-79.
89. Ковтанюк Н.К. Структура поверхности семян видов рода *Castrolychnis* (*Caryophyllaceae*) в связи с систематикой//Бот.журн.- 1995.Т.80. №9.- С.98-101.
90. Кожанчиков В.И. Методика изучения клинальной изменчивости//Бот. журн.-1967.Т.52. № 9.-С.952-960.
91. Кожанчиков В.И. Морфолого-географическое исследование семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. Европейской части СССР: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. - Л.,1970. - 18 с.
92. Кожанчиков В.И. Изменчивость морфологических признаков семян представителей сем.*Caryophyllaceae* Juss//Вопр.сравнит.морф. семен.раст. -1975. -С.108-128.
93. Кожанчиков В.И. Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции//Бот.журн.-1976. Т.52. №9. -С.1277-1286.

94. Кожанчиков В.И. Основные направления эволюции плодов и попытка их генеративной классификации // Бот.журн. - 1979. Т.64. №12. - С.1731-1736.
95. Кондорская В.Р. О низком уровне специализации соцветий некоторых гвоздичных на примере *Agrostemma githago* L.//Материалы по филогении центросемянных. - М., 1977. -С.33-36.
96. Кондратенко П.Т., Кур С.Д., Рожкова Ф.М. Заготовка, выращивание и обработка лекарственных растений. - М., 1965. - 346 с.
97. Коровин Е.П. Биологические формы и потребность в воде растительных видов аридной зоны//Труд.САГУ. Отд. биол.наук. - 1958. Т.32. -С.79-96.
98. Котляков В.М. Горы, льды и гипотезы. - Л., 1977. -С.185-200.
99. Красная книга Республики Узбекистан. – Ташкент, 1998. -С. 380.
- 100.Красная книга СССР. - Л.-М., 1981. Т.2.-С.136-138.
- 101.Красная книга Уз ССР. – Ташкент, 1984. Т.2.-С.37-38.
102. Куваев В.Б., Юхананов Д.Х. К систематике секции *Oligosperma* Schischk. рода *Acanthophyllum* С.А.Меу. В 36-х т. Флора СССР. Т.6.- М., 1976. -С.88.
103. Кудряшев С.Н., Михайлова Е.Н. Мыльный корень//СОНАТ. -1938. №4. -С.41-45.
- 104.Культиасов И.М. Экология растений. - М.: МГУ, 1982. -379 с.
- 105.Кумакова Т.Х. Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (Rosaceae) в зависимости от высоты культивирования в горах //Бот.журн.-2003. Т.88. №6. -С.75-84.
- 106.Ладыгина Г.М. Типы высокогорной растительности Средней Азии. Растительный покров высокогорий. - Л., 1986. - 137 с.
- 107.Лазурьевский Г.В. и соавт. Строение сапонигликозида Д-тритерпенового гликозида из корней мыльнянки//Докл.АН СССР. Сер. хим. - 1969. Т.188. №5. -С.1060-1061.
- 108.Лархер В. Экология растений. - М., 1978. - 382 с.
- 109.Лейсле Ф.Ф. К экологии и анатомии галофитов и ксерофитов с редуцированными листьями//Бот.журн. -1949.Т.34. №3. -С.253-266.

110. Мадумаров Т.А., Дариев А.С. О строении спермодермы представителей родов *Acanthophyllum* С.А.Мей. и *Allochrusa* Bunge. // Узб.биол.журн. - 1987а. №3. - С.40-43.
111. Мадумаров Т.А., Дариев А.С. Анатомическое строение листьев видов *Acanthophyllum* С.А.Мей и *Allochrusa* Bunge (*Caryophyllaceae* Juss) // Узб.биол.журн.-1987б. №6. - С.35-38.
112. Мадумаров Т.А., Шмидт В.М. Анатомо-морфологические признаки листа и цветка некоторых видов родов *Acanthophyllum* С.А.Мей. и *Allochrusa* Bunge в связи с их систематикой // ж.Вест.ЛГУ. Сер. биол. - 1988.- Вып.2. № 10. - С.29-37.
113. Мадумаров Т.А. К анатомическому строению цветка некоторых представителей *Acanthophyllum* С.А.Мей и *Allochrusa* Bunge (*Caryophyllaceae* Juss.) // Докл.АН УзССР.-1987. №9.-С.45-47.
114. Мадумаров Т.А. Морфолого-анатомические особенности представителей родов *Acanthophyllum* С.А.Мей., *Allochrusa* Bunge и *Drypis* Mich.ex.L. в связи с их систематикой: Автореф. дис.... канд.биол.наук.-Ташкент, 1989.- 18 с.
115. Мадумаров Т.А., Дариев А.С. К систематическому положению двух видов рода *Kughitangia* Ovcz.-K.porovii (Preobr.) Ovcz. и *K.knorringtoniana* (Schischk) Preobr // Докл.АН Узбекистана. -1991. №10. -С.50-52.
116. Мадумаров Т.А. Особенности выращивания *Allochrusa gypsophilloides* (Rgl.) Schischk. и *A.paniculata* (Rql.) Ovcz.et Czuk. в Андижанской области // Узб РОУМ Ахбороти. - 2000 б. №4. -С.19-22.
117. Мадумаров Т. Жизненные формы в роде *Acanthophyllum* С.А.Мей. // Вест.МГУ. -2003б. №9. -С.110-119.
118. Мадумаров Т.А. Сравнительно-морфологическое изучение зародыша родов *Acanthophyllum* С.А.Мей, *Kughitangia* Ovcz., *Drypis* Mich.ex.L. и *Allochrusa* Vge. // Вест.Ферган.ГУ. -2003а.. №4. -С.99-101.
119. Мадумаров Т.А., Рузиматов Э. Анатомическое исследование некоторых видов рода *Acanthophyllum* С.А.Мейер в связи с их систематическим положением // «Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее

- интеграция в производство» матер.Межд.науч.конф.. - Ташкент, 2004. С.158-160.
120. Матюнина Т.Е., Мусаева М. Биология цветения и опыления некоторых представителей рода *Acanthophyllum* С.А.Мей //Узб.биол.журн.-1979. №5. -С.49-51.
121. Матюнина Т.Е. Биология цветения и цитоэмбриология некоторых видов рода *Acanthophyllum* С.А.Мей: Автореф.дис. ...канд. биол.наук. – Ташкент, 1982. - 19 с.
122. Меликян А.П. Значение признаков строения семенной кожуры в видовой таксономии//Вест.Ереванского университета. -1968.№2.-С.158-161.
123. Меликян А.П. Типы семенной кожуры *Hamamelidaceae* и близких семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями //Бот. журн.-1973.Т.58.- №3. -С.350-359.
124. Мельникова И.В., Снежкова С.А.. Анатомические особенности древесины *Rosa koreana* и *R.fracilipes* (*Rosaceae*) Российского Дальнего Востока//Бот.журн.-2001.Т.86.-№9.-С.72.
125. Микеладзе Р.М., Деканосидзе Г.Е. Сравнительно анатомо-гистохимическое исследование листьев видов *Hedera*, произрастающих в Грузии. //Сооб.АН ГрузССР.-1970.Т.59.-№3.-С.601-605.
126. Мирославов Е.А. Структура и функции эпидермиса листа семенных растений. - Л., 1974. - 120 с.
127. Михайловская И.С., Юхананов Д.Х. К анатомии корня некоторых видов *Acanthophyllum* С.А.М. и *Allochrysa* Bunge.//Бот.журн.-1972.Т.57.№4. - С.1208-1212.
128. Мищенко А.С., Юхананов Д.К., Куваев В.Б. Колючелистники железистый и мелкоголовчатый на Центральном Копетдаге – источники тритерпеновых гликозидов. //Изв. АН ТаджССР. Сер.биол. наук. -1973. №5. -С.48-54.
129. Мокеева Е.А. Анатомическое строение травянистых омброфитов ореховых лесов Арсланбоба и гелиофитов смежных лугостепей //Тр.Таш. гос.ун-та. - Ташкент, 1961. -С.45-56.

130. Мотхин И.Н. Биологические особенности *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. в культуре в различных экологических условиях и приемы его возделывания: Автореф. дис. ...канд.биол.наук. – Ташкент, 1964. - 20с.
131. Муравьева Д.А. Фармакогнозия. - М., 1978. - 657 с.
132. Мусаева М. Особенности роста и развития *Acanthophyllum glandulosum* Vge. в условиях богары//Узб.биол.журн. -1977. №6. -С.37-39.
133. Мусаева М. Сроки хранения и всхожесть семян видов рода *Acanthophyllum* С.А.Меу. //Узб.биол.журн.-1981.№ 3. -С.56-57.
134. Мусаева М. Экспериментальное изучение представителей родов *Acanthophyllum* С.А.Меу и *Allochrusa* Vge: Автореф.дис. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1983.- 21 с.
135. Мусаева М. Возрастные изменения представителей сек. *Oligosperma* Schischk. рода *Acanthophyllum* С.А.Меу.//Узб.биол.журн.-1986. № 6.- С.22-24.
136. Мусаева М., Закиров К.З. Материалы по систематике рода *Acanthophyllum* С.А.Меу.s.l.-Ташкент, 1987. - 82 с.
137. Мусаева М. О восстановлении статуса *Acanthophyllum albidum* Schischk. //Узб.биол.журн. -1987.№4. -С.38-41.
138. Нечаева Н.Т., Васильевская В.К., Антонова К.Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. - М., 1973.-С.71-120.
139. Никитин В.В. Жизненные формы растений флоры Туркмении//Бот. журн.-1965. №1. -С.50-65.
140. Никитин С.А. Некоторые дискуссионные вопросы экологии и биологии растений пустыни//Пробл.освоен.пуст.- 1968. №1. -С.60-90.
141. Ниязов Б.Н. Анатомическое строение семян и листьев туркестанского мыльного корня (*Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl.) //Новые технические культуры в Узбекистане. -1962а. -С.3-20.
142. Ниязов Б.Н. Анатомио-морфологические особенности *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. (Туркестанского мыльного корня) и локализация сапонинов в его тканях:Автореф.дис. ...канд.биол.наук.- Ташкент, 1965. - 18 с.

143. Овчинников П.Н. Новый род из семейства гвоздичных Памиро-Алая-Кугитангия (*Kuhitangia* Ovcz.gen.nov.)//Докл.АН ТаджССР.-1967.№7. Т.10.-С.50-52.
144. Овчинников П.Н., Чукавина А.П. Аллохруза – *Allochrusa* Bunge//Флора Таджикской ССР. -Л., 1968. Т.3. -С.608-611.
145. Овчинников П.Н., Сидоренко Г.Т., Калеткина Н.Г. Растительность Памиро-Алая-Vegetation of Pamirs-Alay. –Душанбе, 1973. - 49 с.
146. Оганезова Г.Г. К вопросу адаптивности структуры семян (на примере таксонов из родства лилейных)//Флора, раст.и раст.рес. Армении. - 1999. Вып.12. -С.33-38.
147. Оганезова Г.Г. Структура плода и семени некоторых спаржевидных (*Asparagaceae* S.L.) в связи с объемом и филогенией семейства //Бот. журн.-2000. Т.85. №8.-С.14-31.
148. Определитель растений Средней Азии. В 11-ти т.– Ташкент, 1972. Т.2.- С.225-310.
149. Павлов Н.В. Дикие и полезные технические растения СССР. - М., 1942.- 640 с.
150. Пак Т.Г. Структура репродуктивных органов и биология прорастания семян некоторых видов семейства *Zygophyllaceae* Lindl.:Автореф. дис. ... канд.биол.наук. -Ташкент, 2004. - 25 с.
151. Паутов А.А., Колодяжный С.Ф., Сапач Ю.О. Роль микрорельефа поверхности листа цветковых растений в возникновении функциональной неравноценности его устьиц //«Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство» матер. Межд. науч. конф.. - Ташкент, 2004. С.188-189.
152. Плиско М.А. Строение плодов и семян некоторых представителей семейства *Verbenaceae*//Бот.журн.-2003.Т.88. №5.-С.57-63.
153. Поляков А.В. Биология прорастания семян мыльнянки аптечной. //ж.Бюлл.Главн.ботан.сада АН СССР. – 1960. -Вып.39.-С.42-47.
154. Путиева Ж.М. Тритерпеновые гликозиды *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. и *A.paniculatum* Rgl.: Автореф.дис. ...канд. биол. наук. – Ташкент, 1980. - 27 с.

155. Радкевич О.Н. Соотношения мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии//Изв.Главн.ботан.сада.- 1928. Т.1. №3.-С.420-450.
156. Рачковская Е.И. К биологии пустынных полукустарничков. Труды Бот.ин-та АН СССР. -М.-Л., 1957. Сер.Ш. Вып.11.-С. 252-281.
157. Рахмонкулов У. Терпеносодержащие растения Западного Тянь-Шаня и их использование: Автореф.дис. ...докт.биол.наук. - Ташкент,1999. - 50 с.
158. Редкие и исчезающие виды флоры СССР. - Л., 1981. -С.261.
159. Ротов А.М. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. - М., 1969. - 101 с.
160. Рубцов Н.И. Геоботаническое районирование Северного Тянь-Шаня. – Алма-Ата, 1955.-Сер.биол. №10.- С. 42-48.
161. Савинов И.А. Сравнительная кариология рода *Sphenostemon* (*Sphenostemonaceae*) в связи с его систематикой и филогенией //Бот. журн.-2003. Т.88. №2.- С.5-16.
162. Савченко М.И., Комар Г.А. Морфология семян некоторых однодольных//Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений: тез.докл. -М.-Л., 1965. - С.74-113.
163. Салиджанов С.Б. и др. Исследования пенообразователя из мыльного корня, новой технической культуры в Узбекистане//Биология и технология новых технических растений. - 1965. -С.179-184.
164. Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. - М., Наука, 1912. - 169 с.
165. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. //Сов. наука. -1952.-С.205-230.
166. Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений//Бюлл.МОИП.Отд.биол.наук.-1953. Т.60. Вып.3. -С.71-91.
167. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. - М., 1962. - 378 с.
168. Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение. Полевая геоботаника. -М.-Л., 1964. Т.3.-С.146-208.

169. Сидоренко Г.Т. Южно-Таджикский геоботанический район. Тр.Тадж. геогр.общества. –Душанбе,1961. Вып.2. -С.104-110.
170. Сидоренко Г.Т., Стрижева Т.Г., Чукавина А.Т. Растительность бассейна р.Зеравшан//Материалы по производительным силам Таджикистана. – Душанбе, 1964. Вып.1. -С.31-40.
171. Смирнова Е. Типы структур семян цветковых растений в филогенетическом аспекте//Журн.общ.биол.-1965.-Т.26. №3. -С.310-324.
172. Сравнительная анатомия семян. - Л., 1985. Т.1.-302 с.
173. Сравнительная анатомия семян. -Л., 1988. Т.2.-248 с.
174. Сравнительная анатомия семян. - Л., 1991. Т.3.-С.5-77.
175. Станюкович К.В. Растительность гор СССР. –Душанбе, 1973. -С.220-251.
176. Стригина Л.И. Четырнина Н.С., Еляков Г.Б. Тритерпеновые гликозиды *Caryophyllaceae rabustum*//Хим.прир.соед.-1970. №5. – 552-555 с.
177. Супрунов Н.И. Гликозиды листьев *Elcutherococcus senticosus*//Хим. прир.соед. -1970. № 4.- С. 48-60.
178. Тайжанов К. Алкалоидная флора горной Средней Азии: Автореф.дис. ... докт.биол.наук. – Ташкент, 1999. - 51 с.
179. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. - М., 1948. -С.266-267.
180. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. - М.-Л., 1964. - 236 с.
181. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. -М.-Л., 1966. - 651 с.
182. Тихомиров В.Н., Федорова Т.А. Морфологическое исследование семян представителей рода *Amaranthus* (*Amaranthaceae*)//Бот.журн.-1996. Т.81.№11. -С.54-62.
183. Томилова Л.И. Цветение некоторых эндемиков Урала из семейства *Caryophyllaceae* в условиях культуры//Экол.опыл.раст. – 1982. -С.3-18.
184. Турова А.Д., Гладких А.С. Экспериментальная и клиническая фармакология сапонинов//Фармакология и токсикология. -1964. №2. -С.242.
185. Турсунов Д.Ю. Биология цветения и цитоэмбриология видов «мыльного корня»: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. – Ташкент, 1969. – 17 с.

186. Турсунов Д.Ю. Биология цветения и опыления у *Acanthophyllum elatius* Vge. // Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана: тез. докл. - Ташкент, 1976. - С. 76-80.
187. Турсунов Д.Ю. О диморфизме цветков у *Gypsophila paniculata* L. и *G. perfoliata* L. // ДАН Уз ССР. - 1980. №4. - С. 57-58.
188. Турсунов Д.Ю. Биология цветения и эмбриология сапониносных видов сем. *Caryophyllaceae* Средней Азии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Ташкент, 1986. - 45 с.
189. Турсунов Ж. Антэкология и эмбриология сапониносных гвоздичных Средней Азии. - Ташкент, 1988. - 200 с.
190. Федосеев Г.Е. О морфологических признаках семян *Melandrium sachalinense* (Fl. Schmidt) Kudo и *M. akinfievii* (Schmalh.) Schischkin (*Caryophyllaceae*) // Биол. наук. - 1988. №10. - С. 60-65.
191. Феофанова Т.Ф. О фитонцидной активности и о перспективах ее использования. Тр. Моск. ветерин. академии. - М., 1961. Т. 33. С. 73-76.
192. Физико-географическое районирование СССР. - М., 1968. - С. 185-200.
193. Фисьюн В.В. Материалы к изучению туркестанского мыльного корня. // Изв. АН КазССР. - 1957. - Сер. биол. Вып. I. - С. 26-30.
194. Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. - С. 202-206.
195. Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 3. - С. 418.
196. Флора Туркменистана. Ашхабад, 1948. Т. 1. С. 70-80.
197. Флора СССР. Л., 1936. Т. VI. С. 780-801.
198. Флора Таджикистана. Л., 1968. Т. 3. С. 615-623.
199. Флора Узбекистана. Т. 2. - Ташкент, 1953. С. 408-415.
200. Хаджиматов К.Х. Эфирномасличные растения Узбекистана и пути их рационального использования. Автореф. ... в виде науч. доклада докт. биол. наук. - Ташкент, 1999. - 76 с.
201. Хаджиматов К.Х., Априасиди Г.С. Некоторые итоги изучения сырьевых растений в Узбекистане // «Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство» матер. Межд. науч. конф. - Ташкент, 2004. - С. 446-448.
202. Царев С.Р. Лекарственные растения и ветеринария. - М., 1964. - 102 с.

203. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. -М.-Л., 1958. -285 с.
204. Чевриниди С.Х. Некоторые вопросы биологии и опыта введения в культуру мыльного корня. -Ташкент, 1956. №12.-С.55-62.
205. Чевриниди С.Х. Дубильные растения Средней Азии. - Ташкент. 1965. - 330 с.
206. Черникова З.В. Сапониносные растения Сибири и свойства их сапонинов//Новые лекарственные растения Сибири, их лечебные препараты и применение. – Новосибирск, 1949. Вып.3. С.41-67.
207. Чирва В.Я., Кинтя П.К., Лазуревский Г.В. К вопросу о строении тритерпенового гликозида из *Saponaria officinalis*.//Хим.прир.соед.- 1969. №6. -С.494-498.
208. Чупов В.С., Немирович-Данченко Е.Н. Морфолого-анатомические признаки семян представителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой //Бот.журн.-1988. Т.73. №7. -С.952-964.
209. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. - М.,1980. - 380 с.
210. Шилова Н.Б. Строение зародыша и проростка в подсемействе *Andromedoideae* E.Busch.//Бот.журн. -1964. Т.47. № 3.-С.1091-1200.
211. Шишкин Б.К. Колючелистник – *Acanthophyllum* С.А.Меу. Флора СССР. - М.-Л., 1936. Т.6. -С.780-801.
212. Шишкин Б.К. *Acanthophyllum* С.А.Меу Колючелистник. Флора Туркмении. - Ашхабад, 1948. Т.1. -С.70-80.
213. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. -М., 1968. - 451 с.
214. Шретер А.И. и др. Предварительные итоги поисков сапонино-содержащих растений во флоре СССР//Растит.ресур.-1966. Т.2. -Вып.1.- С.3-15.
215. Шубина Л.И. Взаимоотношение отмирания и возобновления органов и тканей у деревьев-полукустарничков в среднеазиатских условиях //Узб.биол.журн. -1958. №1, 2. -С.34-38.
216. Эсау К. Анатомия растений. - М., 1969. - 564 с.

217. Юлдашев А.С. Лекарственные растения Южно-Туркестанского и Северо-Зарафшанского хребта: Автореф. дис....докт.биол.наук. - Ташкент, 2001. - 49 с.
218. Юсупова К.Н. Агробиология мыльного корня и введение его в культуру: Автореф.дис.... канд.биол.наук. - Ташкент: Фан, 1954.-16 с.
219. Юсупова К.Н. Туркестанский мыльный корень и первые опыты его культивирования. Тр.САГУ. – Ташкент, 1958. № 33. -С.51-58.
220. Юхананов Д.Х. Важнейшие гипсоинозные виды *Acanthophyllum* С.А. Меу. и их распространение в СССР. //Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. - М., 1972. Вып.3.С.141-151.
221. Юхананов Д.Х. Новые таксоны//Бот.журн.-1973. Т.58. №5. -С.656-657.
222. Юхананов Д.Х. Систематические отношения родов *Acanthophyllum* С.А.Меу. и *Allochrusa* Bunge//Бот.журн.-1974. Т.59. № 3.-С.414-417.
223. Юхананов Д.Х., Куваев В.Б. Систематические взаимоотношения и распространение *Acanthophyllum paniculatum* Regel и *A.gypsophiloides* Regel //Растит.ресур.-1971. Т.7. Вып. -С.529-534.
224. Юхананов Д.Х., Сапунова Л.А. Наличие гипсозида у представителей сем.*Caryophyllaceae*//Растит.ресур.-1976. Т.12. Вып.2. -С.244-247.
225. Anisimov M.M., Girva V. Ja. Die biologische Bewechtung von Triterpenglykosider.//Die Pharmazie.-1980. V.35. N.12.-P.731-737.
226. Beckmann C.H., Mukker W.C., Mchardy W.E. The localisation of stored phenol in plant hairs.//Phisiol.plant Path.-1972. N2.-P.69-71.
227. Billings W.D. and Morris R.J. Reflection of visible and intrared radiation from leaves of different ecological groups. //Amer.J.Bot. –1951. V.38. -P.327-331.
228. Boissier E. *Allochrusa* Bunge, *Acanthophyllum* С.А.Меу.Flora orientalis. Genevae. 1867. -P.559-566.
229. Corner E.J.H. Plant seeds. Cambridje university press. 1976. -P.80-82.
230. Crow E. The systematic signifacance of seed morphology in *Sagina* (*Caryophyllaceae*) under scanning electron microscopy //Brittonia. -1979. Vol.31. №.1.-P.52-63.

231. Domac R. Anatomika grada vegetativich organa mekinjaka.//Acta botanica institut botanic Universitatis zagrebensis. 1949. Vol.12-13. -P.133-164.
232. Fann A., Sarnat C. Xylem structure and annual rhythm of development in trees and shrubs of the desert. IV. Shrubs//Bull.research concil of Israel.Sec. D.Botany.1963.V.11D. N4. -P.198-209.
- 232a. Flora Europae. //At the university press. 1964. V.1.-P.181.
233. Gibbs L.S. Notes on the development and structure of the seed in the Alsinoideae//Ann.Dot.-1907.-V.21.-P.25-55.
234. Foster A.S. Praktial plant anatomy. 2 nd ed., New York.- 1949. - 250 p.
235. Ginzburg Ch.Toration des racines laterales dormantes chez *Zygophyllum dumosum* //G.r.Acad.sci.-1966. D.263. N13. -P.909-912.
236. Golenkin M.L. Verzeichniss der Arten der Gattung *Acanthophyllum* C.A.Meyer.//Acta Horti petropolitani.-1893. V.13. -P.75-87.
237. Haberland G.P. Phisiological plant anatomy. London.1914. V.15.-560 p.
238. Hammer K. Zur blutenologie der Roten Lichtheelke, *Silene dioica* clairv. Garcke.Hercynia. 1975. -T.12. N.2. -P.213-216.
239. Hendrycy K. The effect of trihotomes on transpization and uptake in *Verbascum thapsus* L.//Bios.-1967.-V.39. -P.21-26.
240. Janczewski E.De. Recherches sur la accroissement terminal des racines dans les Phanerogames. //Ann.Sci.Nat.Bot.-1874.-Ser. 20. T.5. -P.162-201.
241. Jeffry C. Phylogenetic trees are not for chopping. //Bot.J.-2003. V.88. N2. - P.1-4.
242. Jnamdar J.A. Development of stomata in vegetative and floral opgans of some Caryopnyllaceae//Aust. J. Bot. -1968. V.16. N 3. -P.445-449.
243. Jnamdar J.A., Gangadhara M., Morge P.G., Patel R.M. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some centrospermae//Feddars Rep.-1977. V.88. N7.- P.465-475.
244. Johnson H.B. Plant pubescens: an ecological perspektive. -1975.V.7.-P.97.
245. Kai C.C., Teo L.E. Chem.and Farm.//Bull.-1972. T.20.V.7. -P.1982.
246. Kasperczyk Z., Purowska C., Grygici E., Kanabus M.//Acta biochim.polon. 1970.V.17.-P.253.

247. Keran J.A., Coscworth E., Eleming E.J. //Agric Food Chem.-1973. V.21.- P.232.
248. Kerner M.A., Oliver F.W. The natural History of Plants. N.-Y. -1896. N2. - P.159-200.
249. Kircher H.W.//Phytochemistry.-1972. V.11.-P.1078.
250. Koffler L. Die Saponine. Wien. -1927. -P.150-160.
251. Lotova L.I., Timonin A.S. Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 2. Spiraeoideae except Spiraceae and Lyonothamneae //Bot.J. (St. Peterburg).-1986.- Vol.83. N3.-P.14-17.
252. Lotova L.I., Timonin A.S. Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. I.Spiraeo-ideae-Spiraceae//Bot.J.-1998. Vol.82.N8. - P.16-27.
253. Lotova L.I., Timonin A.S. Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 5.Kerrieae and Cercocarpeae (Rosoideae)//Bot.J.-1999a. Vol.84. N8.-P.10-20.
254. Lotova L.I., Timonin A.S. Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 6.Rubeae and Adenostomaea (Rosoideae)// Bot.J. -2000. Vol.85. N4.-P.21-28.
255. McMillan C. Ecotypic differentiation within four North American prairie grasses. 1. Morphological variation within transplanted community fractions. //Amer.J.Bot.-1964. V.51.-P.1119-1128.
256. Martin A.C. The comparative internal morphology of seeds.//Amer. Midland Natur.-1946. V.36.-P.513-560.
257. Martin J.T., Juniper B.E. The cuticles of plants. 1970. V.20.N.4. -347 p.
258. Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons.-Oxford, 1950.-V.2. - P.630-640.
259. Meyer C.A. Verzeichn. Plt. Cauc. 1831. -P.210.
260. Napp-Zinn K., Eble M. Beitrage zur systematischen Anatomie der Asteraceae. Anthemideae die Trichome. //Plant syst.Evol.-1980.-P.169-207.
261. Netolitzky F. Anatomie der Angiospermensamen. Berlin, 1926. - 364 p.
262. Paliwal G.S. Structure and ontogeny of stomata in some Caryophyllaceae. //Phytomorphology.-1966. V.16. N4.-P.

263. Paliwal G.S. et al. Structure and development at stomata in centrospermae: J.Amaranthaceae and Nyctaginaceae. //Indian J.forest.-1980. V.3. N2. - P.135-139.
264. Pillai S.K., Pillai A. and Schachdeva. Rott apical organization in Monocotyledons Marantaceae.//Indian.Acad.Sci.Proc.-1961. V.53. N6.- P.302-317.
265. Preece T.F., Dickenson C.H. Ecology of leaf surface microorganisms. N.Y. Acad.Press.-1971.-P.5-17.
266. Prokopiv A.L., Volgin S.A. The age-dependent changes in root anatomical structure of *Gentiana asslepiadea* and *Gentiana Lutea* (Gentianaceae).// Bot.J.-1991.-Vol.76. N 11.-P.1472-1481.
267. Raunkiaer C. Planterigets Liwsformer og deres Betydning for Geographien. Koebenhavn or Kristiania. 1905. -P.305.
268. Regel A.Enumeratio Plantarum in regionibus Cis-et transiliensibus a. cl.-Somenovo anno 1837 collectarum//Bull.Soc.Imp.Natur.M.-1866.-XXXIX, 2. - P.442-462.
269. Regel A. Plantale regiones Turkestanicas incolentes, secundum sepcimina sicca.Regelio et Schmalhausenio.//Acta Horti petropolitani.-1877. V.5.- P.247-250.
270. Rossol S. Über den direkten Nachweis von saponin. //Sitzungsb.Kais.Acad. wissensch.in Wien. Abt. T.(Botanik) 7. Sitzung. -1884. -P.143-147.
271. Salisbury E.J. Sperguleres satins and Spergularia marginata and their heteromorphie seeds. Kew. Bull.-1958. V.I. -P.41.
272. Schields L.M. Leaf xeromophy as related to physiological and structural influences. //Bot.Rev.-1950. V.16. N 8.-P.399-447.
273. Schimper. A.F. Pflanzengeografic auf Physiologiche Gründlage. Jena 1935.
274. Shull C.A. A spectrophotometric study of reflection of light from leaf surfaces. //Bot.Gar.-1929. V.87.-P.583-607.
275. Schuster M.P. et al. Resistance to the Twospotted sider mite in cetrain *Gossipium* species a glanded-glandless counter-part cottons. //J.Economic Entomology.-1972. V.65. N.4.-P.1108-1110.

276. Seddon G. Xerophytes, xeromorphs and sclerphylls: the history of some concepts in ecology. //Biol.J.Soc.-1974. N1. V.6.-P.65-87.
277. Simeanu V., Cerneanu G. Studii morfologice asupra unor specii alegeului *Dianthus L.*, An.Univ.oraiova Biol.agron.porticult.-1978. N9.-P.19-26.
278. Sinnott E.W. The anatomy of the node as in the classification on the Angiosperms. //Amer.J.Bot.-1914.-V.1. -P.303-322.
279. Solbrig O.T., Orians G.H. The adaptive characteristics of desert plants. A cost, benefit analysis of photosynthesis leaf to predictions about the types and distribution of desert plants. //Amer.Sci.-1977. V.65. N4.-P.412-421.
280. Solereder H. Systematische anatomie der Dycotyledones. Stuttgart, 1899. - P.85-94.
281. Stephens S.C. Laboratory studies of feeding and oviposition preferences of *Anthonimus grandis*.//Bot.J.Econ.Entomology.-1959. V.52.-P.390-396.
282. Thomson B.F. The floral morphology of the Caryophyllaceae.//Amer.J.Bot. - 1942. V.29. N.4.-P.333-348.
283. Trautvetter R.E. Enumeratio plantarum anno 1871.ADRE.-//Acta Horti Petropolitani.-1873. V.2. -P.511-512.
284. Walter H.Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. //Naturwiss- und Landw. Friesing-Munchen.-1926. V.9. -P.25-40.
285. Warming E.Oecology of plants: an introduction to the study of plant communities. Oxford. -1900. -P.20-80.
286. Williams F.N. Revision of the species of *Gypsophila*.//Bot.J.- 1889. V.27. - P.316.
287. Wong C.L., Blevin W.R. Infrared reflectance of plant leaves. //Austr.j.Biol. Sci.-1966. V.20. -P.501.
288. Woolly J.T. Water relations of soybean leaf hairs.//Agron.J.-1964.-V. 56.p.
289. Wuenscher J.E. The effect of leaf hairs of *Verbascum thapsus* on leaf energy exchange.//New Phytol.-1970. V.69.-P.65-73.
290. Zandonella P. Les nectaires des Caryophyllaceae. Drainage du tissu Glandulaire dans la tribu des Diantheae. Compt.rend. ...des seances Acad. sci., Paris.ser.D.-1966. T.263. N 2. -S.109-111.

291. Zandonella P. Les nektaires des Alsinoideae: *Stellaria* et *Cerastium* sensu lato. Compt. rend.des seances Acad.Sci., Paris.ser.D.1. 264.1967. N19.-P.2466-2469.
292. Zandonella P. Stomates des nectaires floraux chez les centrospermales. //Bull. soc.bot.France.-1967.-T.114.N 1-2.-P.11-20.
293. Zandonella P. Les nectaire floral des Centrospermales: localisation, morphologie, anatomie, histologie, cytologie. These doct.sci.natur.Univ. Claude-Bernardlyon.- 1972. - 220 p.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	4
ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.	7
1.1. Изученность анатомии и морфологии исследуемых родов сем. <i>Caryophyllaceae</i>	10
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ.	17
2.1. Материал исследования.....	17
2.2. Перечень изученных видов.....	19
2.3. Методика исследования	22
2.3.1. Методика морфологических наблюдений.....	22
2.3.2. Методика микроскопического исследования	23
2.3.3. Методика проращивания семени видов <i>Allochrusa</i>	24
ГЛАВА 3. КРАТКАЯ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАК- ТЕРИСТИКА РАЙОНОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.	26
ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯН РОДОВ <i>DRYPIS</i> <i>MICH.</i><i>EX.</i><i>L.</i>, <i>ACANTHO-</i> <i>PHYLLUM</i> <i>S.A.</i> <i>MEY.</i>, <i>KUGHITANGIA</i> <i>OVCZ.</i>, <i>ALLO-</i> <i>CHRUSA</i> <i>BUNGE</i>	38
4.1. Род <i>Acanthophyllum</i> <i>S.A.Mey.</i>	42
4.2. Род <i>Allochrusa</i> <i>Bunge.</i>	47
4.3. Род <i>Drypis</i> <i>Mich.ex.L.</i>	47
4.4. Строение семядолей зародыша	49
ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА	55
5.1. Род <i>Acanthophyllum</i> <i>S.A.Mey.</i>	59
5.1.1. Секция <i>Oligosperma</i>	61
5.1.2 . Секция <i>Turbinaria</i>	77

5.1.3. Сек. <i>Pleiosperma</i>	79
5.1.4. Сек. <i>Macrostegia</i>	84
5.2. Род <i>Drypis</i> Mich.ex.L.	88
5.3. Род <i>Kughitangia</i> Ovcz.	90
5.4. Род <i>Gypsophila</i> L.	91
5.5. Род <i>Allochrusa</i> Bunge.....	94
ГЛАВА 6. СТРОЕНИЕ ПРИЦВЕТНИЧКОВ.....	99
6.1. Опушение.	102
6.2. Строение эпидермы.....	103
6.3. Толщина	106
ГЛАВА 7. СТРОЕНИЕ ЧАШЕЛИСТИКОВ.....	112
7.1. Род <i>Acanthophyllum</i> С.А.Мей.....	113
7.1.1. Секция <i>Oligosperma</i>	113
7.1.2. Секция <i>Turbinaria</i>	121
7.1.3. Секция <i>Pleiosperma</i>	122
7.1.4. Секция <i>Macrostegia</i>	122
7.2. Род <i>Kughitangia</i> Ovcz.....	124
7.3. Род <i>Allochrusa</i> Bunge.....	124
7.4. Род <i>Drypis</i> Mich.ex.L.	124
7.5. Род <i>Gypsophila</i> L.	125
ГЛАВА 8. СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ.....	130
8.1. Род <i>Acanthophyllum</i> С.А.Мей.....	130
8.1.1. Секция <i>Oligosperma</i>	135
8.1.2. Секция <i>Turbinaria</i>	146
8.1.3.Секция <i>Pleiosperma</i>	148
8.1.4. Секция <i>Macrostegia</i>	151
8.2. Род <i>Drypis</i> Mich.ex. L.....	154
8.3. Род <i>Kughitangia</i> Ovcz.	156
8.4. Род <i>Allochrusa</i> Bunge.....	157
8.5. Род <i>Gypsophila</i> L.	158

ГЛАВА 9. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЕЙ ВИДОВ РОДА ACANTHOPHYLLUM	172
9.1. Анатомическое строение многолетних корней.....	173
ГЛАВА 10. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ	176
10.1. Род Acanthophyllum.....	177
10.2. Секция Turbinaria	184
10.3. Секция Pleiosperma.....	187
10.4. Род Kughitangia Ovcz.	202
10.5. Род Gypsophila L.	204
Заключение	208
Выводы	228
Рекомендации к производству.....	231
Список использованной литературы.....	232
Приложение	259

ТАЛИБЖАН АБДУМАЛИКОВИЧ МАДУМАРОВ,

АБДУРАШИД СОДИКОВЫЧ ДАРИЕВ

**МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ САПОНИНОНОСНЫХ РОДОВ
СЕМ. CARYOPHYLLACEAE JUSS.**

МОНОГРАФИЯ

Утверждено к печати Ученым советом АндГУ (..... №.....2015 г.)

ПРИЛОЖЕНИЕ

Условные сокращения

- бк – бороздчатая кутикула
вв – ветвистые волоски
вкп – водоносная коровая паренхима
вкс – внутренняя ксилема
вкс I – внутренняя ксилема 1-го года
вкс II – внутренняя ксилема 2-го года
во – водоносная обкладка
вфл – внутренняя флоэма
вэ – верхняя эпидерма
гккс – годовичные кольца ксилемы
гп – губчатая паренхима
д – друзы
жв – железистые волоски
ид – идобласти со слизистыми веществами
кв – крахмалоносное влагалище
кд – кольцо друз
кидд – кольцо идобластов с друзами
км - камбий
колпп – коллатериальные проводящие пучки
коллт – колленхиматозная ткань
кпп – концентрические поликамбиальные проводящие пучки
кс I – ксилема 1-го года
кс II – ксилема 2-го года
кс III – ксилема 3-го года
кс IV – ксилема 4-го года
кс V – ксилема 5-го года
кс VI – ксилема 6-го года
ксп – ксилема последующих лет
лпп - латеральный проводящий пучок
лф – либриформ

мпп- медианный проводящий пучок

4

мф – молодая флоэма

нкс – наружная ксилема

нмкс – наружная молодая ксилема

нфл – наружная флоэма

оклс – одревесневшие клетки сердцевины

опвв – остатки периваскулярных волокон

опб – остатки пробки

осц – одревесневшие клетки сердцевины

пр – паренхима

пв – простые волоски

пвв – периваскулярные волокна

пвв II – периваскулярные волкна 2-го года

пб – пробка

пк – паренхима корны

пп – палисадная паренхима

пр I – пробка 1-го года

пав – папиллозные волоски

пп - проводящие пучки

прс – просветы сосудов

р – ризодерма

ркпр – разрушающиеся клетки паренхимы

рсц – разрушенная сердцевина

рпв – роговидные простые волоски

рпвв – разрушенные периваскулярные волокна

рлуч – радиальные лучи

с – сосуды

скл – склеренхима

сл – слизистые клетки (идобласты)

сфл – старая флоэма

сц – сердцевина

тр – трихомы

у – устьица

урпвв – уплощенные разрушенные периваскулярные волокна

5

ф2 – флоэма 2-го года

фг – феллоген

фг II – феллоген 2-го года

фд – феллодерма

фл – флоэма

флп – флоэмная паренхима

фм – феллема

хл – хлоренхима

цц - центральный цилиндр

ч – чехлик

э – эпидерма

эк – экзодерма

эн – эндодерма

- флоэма

- ксилема

- годичный слой

- паренхима

- друзы

СОДЕРЖАНИЕ

- Приложения 1** **МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯН.....**
- Приложения 2** **МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТОВЫХ ОРГАНОВ ИЗУЧАЕМЫХ РОДОВ.**
- Приложения 3** **СТРОЕНИЕ ПРИЦВЕТНИЧКОВ.....**
- Приложения 4** **СТРОЕНИЕ ЧАШЕЛИСТИКОВ.....**
- Приложения 5** **СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ.....**
- Приложения 6** **АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЕЙ ВИДОВ РОДА ACANTHOPHYLLUM.....**

**ТАЛИБЖАН АБДУМАЛИКОВИЧ МАДУМАРОВ,
АБДУРАШИД СОДИКОВЫЧ ДАРИЕВ**

**МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ САПОНИННОСНЫХ РОДОВ
СЕМ. CARYOPHYLLACEAE JUSS.**

МОНОГРАФИЯ

Утверждено на Ученом Совете Андижанского государственного университета 2014 года «30» декабря, протокол № 5 и рекомендовано к печати.

Редактор: А.А.БУТНИК
Тех редактор: Т. Мурадов
Дизайнер: К. Салимов

Отпечатано по согласию Ученого Совета АГУ.
Разрешено к печати 30.12.14 г. Объем 24,5 п.л
. Гарнитура Times New Roman.

Step by step print™ МЧЖ босмахонасида чоп этилди.
Андижон шаҳар Храбек кўчаси 94 б уй.
Ўзбекистон матбуот ва ахборот агентлигининг 27.06.2014 даги
12-3299. рақамли гувоҳномаси.

