

реннее ущелье горы Ерах, начало ущелья со стороны г. Веди, на скалистых осыпях, 22.06.1999, Габриэлян, ERE 149740, C-3094.

Кариотип данного вида представлен 7 парами хромосом (Рис.1). Хромосомы крупные, величина их варьирует в пределах 3,65–7,31 мкм. В диплоидном наборе все хромосомы относятся к классу метацентрических, центромерный индекс которых варьирует в пределах 36,9–43,3.

Формула кариотипа: $2n=14M$.

Суммарная длина хромосом диплоидного набора составляет $e=79,4$ мкм. Индекс симметрии $TF\%=45,7$.

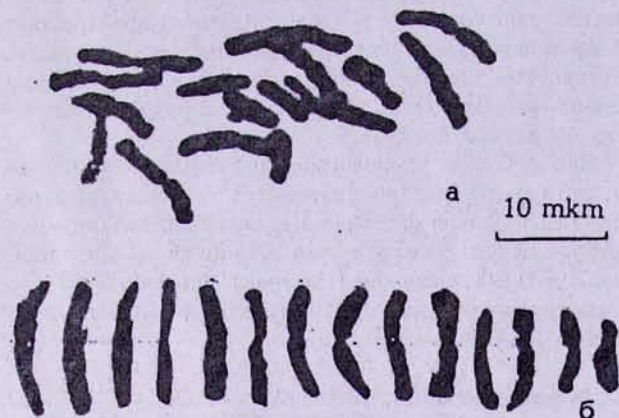


Рис. 1. *Arrhenatherum kotschyi* Boiss.
а) метафазная пластинка; б) кариотип.

ЛИТЕРАТУРА

- Габриэлян Э. Ц., Гамбарян П. П. 1970. Некоторые новые и редкие виды флоры Армении. // Биол. журн. Армении, 23, 1: 92.
- Габриэлян Э. Ц. 1990. *Poaceae* // Красная книга Армянской ССР.: 193–200.
- Пробатова Н. С. Соколовская А. П. 1978. Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа. // Бот. журн., 63, 8: 1121–1131.
- Рожевиц Р. Ю. 1934. Овсяные – *Aveneae*. // Флора СССР, 2: 252–284.
- Цвелев Н. Н. 1976. Злаки СССР. Ленинград.
- Nazarowa E. A., Goukasian A. G. 1995. Chromosome numbers in some grasses (*Poaceae*) in the Armenian flora. // *Flora Mediterranea*, 5: 340–345.
- Scholz H. 1975. Grassland evolution in Europe. // *Taxon*, 24: 81–90.

Институт Ботаники НАН РА, 375063, Ереван

Е. М. АВЕТИСЯН, А. М. АЙРАПЕТЯН

К ТЕРМИНОЛОГИИ СЛОЖНЫХ АПЕРТУР ПЫЛЬЦЫ

В статье обсуждаются некоторые вопросы терминологии сложных апертур пыльцы. В отличие от большинства зарубежных авторов, в сложных апертурах принимаются не 2, а 4 возможных составных частей (отличающихся друг от друга как в структурном, так и функциональном отношении): борозда, пора, ора и инфракольпа. Исходя из подобного подхода, вместо единого для всех бороздных сложных апертур термина *colporate* приводятся следующие основные типы сложных апертур: бороздно-поровый, бороздно-оровый, бороздно-порово-оровый и бороздно-инфракольпато-порово-оровый. Такой подход, по мнению авторов, дает возможность отразить многообразие сложноапертурных (особенно бороздных) типов, встречающихся у пыльцевых зерен двудольных растений.

Ավետիսյան Ե. Մ., Հայրապետյան Ա. Մ. Ծաղկափոշու բարդ ապերտուրային տիպերի տերմինոլոգիայի շուրջ: Ի փարբերություն արդասահմանյան հեղինակների մեծամասնության, ընդունվում է ծաղկափոշու բարդ ապերտուրաների կազմում ոչ թե երկու, այլ մինչև չորս բաղադրիչ մասեր: Վերջիններս միմյանցից փարբերվում են ինչպես կառուցվածքային, այնպես եւ ֆունկցիոնալ առումով: Դրանք են՝ ակոս, ծլանք, շրթունք եւ ինֆրակոս: Նման մոտեցման դեպքում ծաղկափոշու բոլոր բարդ ակոսավոր ապերտուրաների համար ընդունված *colporate* տերմինի փոխարեն բերվում են հետևյալ տիպերը. ակոսա-ծլանքային, ակոսա-շրթնային, ակոսա-ծլանքա-շրթնային եւ ակոսա-ծլանքա-շրթնա-ինֆրակոսային: Ըստ հեղինակների, նման մոտեցումը հնարավորություն է տալիս արդասահմանել երկշաքիլ բույսերի ծաղկափոշու բարդ ապերտուրային տիպերի բազմազանությունը, ինչպես նաեւ հանգեցնելու տերմինոլոգիական միասնության:

E. M. Avetisyan, A. M. Hayrapetyan. On the terminology of compound apertures of pollen grains. Some questions of the terminology of compound apertures are discussed. In the compound apertures 4 components are accepted: colpa, pore, ora and infracolpa, differing from each other in respect of both structure and function. Various combinations of these components cause the following main compound apertures types: colp-porate, colp-orate, pore-orate, colp-pore-orate and colp-infracolp-pore-orate. Different variations of each of indicated types are adduced. We think that the use of these terms instead of the common for all compound apertures term "colporate" can promote more perfect and diverse characteristics of compound apertures.

Вопросы палинологической терминологии всегда представляли большой интерес для палинологов, а также специалистов других отраслей ботаники, о чем свидетельствует довольно обширная литература, охватывающая более чем полувековой период в развитии палинологии (Potonie, 1934; Erdtman, 1943, 1952, 1969; Тахтаджян, Яценко-Хмелевский, 1945; Куприянова, 1948; Faegri & Iversen, 1950, 1964, 1989; Thomson & Pflug, 1953; Эрдтман, 1956; Erdtman & Vishnu-Mittre, 1958; Кремп, 1967; Куприянова, Алешина, 1967; Nilsson & Muller, 1978; Thanikaimoni, 1980, 1986; Архангельский, 1982; Punt & al., 1994 и др.).

Особое место в этом вопросе занимает проблема терминологии типов апертур, как основного диагностического признака пыльцы, используемого при типификации морфологических типов пыльцевых зерен, при построении классификационных систем и т. д.

Как известно, апертуры пыльцы цветковых делятся на две основные группы: простые, или однокомпонентные (щели, руги, борозды, поры), и сложные, или многокомпонентные, состоящие из двух и более составных частей – борозды, поры, оры, а в некоторых случаях также и инфракольпы. И именно различные сочетания данных составных частей и служат основой имеющегося широкого разнообразия сложноапертурных типов: бороздно-порового, бороздно-орового, бороздно-порово-орового и т. д.

Следует отметить, что такого подхода к терминологии сложноапертурных типов придерживаются далеко не все палинологи. Так, большинство зарубежных исследователей при описании типов сложных апертур используют терминологию Эрдмана (1956), который обычно в сложных апертурах рассматривал лишь две составные части: эктоапертуру (colpa) и эндоапертуру (oga, os), оставляя термин роге лишь для простых, а также порово-оровых апертур. Исходя из этого, Эрдман, а далее и его последователи называют все бороздные сложноапертурные типы одним термином – colporate.

Однако, даже подобное упрощение в терминологии сложноапертурных типов не привело к единству в рядах зарубежных палинологов. Так, целый ряд авторов (Van der Hammen, 1956; Thanikaimoni, 1986; Valdes, Dies, Fernandes, 1987 и др.), принимая за основу эрдмановский термин colporate, в то же время называют внутреннюю составную часть сложной апертуры не орой, а порой, другие же (Anderson & Gensel, 1976; Hideux & Ferguson, 1976), описывая апертурный тип пыльца, употребляют лишь термины ecto- или endoaпerture. Далее, если Эрдман и его сторонники выводили основное различие между частями сложных апертур, исходя из глубины их залегания (т. е. эктоапертура и эндоапертура), причем эндоапертура (oga) может быть либо округлой, либо удлиненной формы, то Faegri & Iversen (1989) сводят эти различия исключительно к их форме и размерам, называя все изодиаметрические апертуры порами, а удлиненные – бороздами (furgow), вне зависимости от уровня залегания данных апертурных частей.

По нашему мнению, употребление единого для большинства сложноапертурных типов термина colporate не только не отражает действительной сути исследуемого сложноапертурного типа, но и требует постоянных дополнительных разъяснений.

Несколько иначе подходят к вопросу терминологии сложноапертурных типов Куприянова, Алешина (1967). В сложных апертурах авторы отмечают не 2, а 3 несходные в очертании части: борозду, оро и пору (экзитус). При этом совмещение поровидного выходного отверстия с несущей гармогегатную функцию бороздой приводит к образованию бороздно-порового типа апертур, сочетание поры с участком с утонченной или отсутствующей эндэксиной образует порово-оровый тип, а пересечение борозды с той же орой – бороздно-оровый тип пыльца. Одновременно с этим авторы указывают также на возможность сочетания всех трех указанных составных апертурных частей, называя данную вариацию бороздно-проростковооровой, но не принимая ее в качестве самостоятельного сложноапертурного типа.

Термин “бороздно-порово-оровый апертурный тип” был впервые употреблен Белкиной (1975) при описании пыльцевых зерен некоторых представителей семейства *Asteraceae*. Указанный сложноапертурный тип был установлен несколько позже также и для пыльца ряда представителей семейства *Malaceae* (*Rosaceae*) (Куприянова, Алешина, 1978).*

И, наконец, у пыльцевых зерен некоторых видов из родов *Cacalia* L., *Senecio* L., *Ligularia* Cass. и др., Бел-

киной (1975), а у рода *Chrysopappus* Takht. Аветисян (1997) установлен наиболее усовершенствованный – бороздно-инфракольпато-порово-оровый (т.е. бороздно-внутрибороздково-порово-оровый – прим. авторов) тип, где помимо борозды, поры и оры имеется также и вторая борозда, расположенная в пределах основной борозды. Следует указать, что все отмеченные роды относятся к семейству *Asteraceae*.

Подобное разграничение терминологии при описании сложных апертур (с употреблением до 4, а не 2 палинологических терминов), которое мы видим у указанных выше авторов, и которого придерживаемся также и сами, имеет довольно веские причины. Мы находим, что различие между указанными апертурными частями заключается прежде всего в различных уровнях залегания каждой из этих частей.

Борозда (colpus, furrow) – более или менее удлиненная, покрытая мембраной апертура (Куприянова, Алешина, 1967), образованная главным образом в результате отсутствия верхних скульптурных слоев экзины (Белкина, 1975). Таким образом, борозды представляют собой эктоапертуры, или апертуры в эктэксине.

Пора (pore) – более или менее округлая, сквозная или покрытая мембраной апертура.

Ора (oga, os) – внутренняя часть сложной апертуры, обычно вытянутая экваториально и образованная в результате утончения или полного отсутствия внутренних слоев экзины (Куприянова, Алешина, 1967). Иначе говоря, оры представляют собой эндоапертуры, или апертуры в эндэксине.

Инфракольпа, или внутренняя борозда (infracolpa) – вторая, более короткая меридиональная борозда, расположенная в центре основной борозды и образованная в результате отсутствия более глубоких слоев эктэксин (Белкина, 1975).

Ниже приводим список основных типов сложных апертур пыльца, на примере ряда семейств двудольных цветковых, с возможными наиболее распространенными вариациями внутри типов (таблица 1).

Как видно из таблицы, кроме порово-орового апертурного типа пыльца, встречающегося у представителей сравнительно небольшого числа семейства, а также бороздно-инфракольпато-порово-орового типа, отмеченного лишь у пыльцевых зерен некоторых родов из семейства *Asteraceae*, остальные сложноапертурные типы могут иметь довольно широкий вариационный спектр.

В частности, для бороздно-порового и бороздно-орового типов подобные вариации могут относиться как к длине борозд (от коротких до очень длинных, сливающихся на полюсах), так и их форме и размерам, а также размерам пор (от очень мелких до крупных). Оровые участки также могут иметь различную форму – от округлой до узколанцетовидной, а по длине – от очень коротких, едва выходящих за пределы борозд до очень длинных, сливающихся концами и образующих сплошное кольцо по экватору.

Что же касается длиннороздно-порово-орового апертурного типа, то в данном случае наибольшая варибельность отмечается лишь для одного из трех составных компонентов данного апертурного типа, а именно оры. Помимо стандартной схемы построения, когда в апертуре ора расположена перпендикулярно бороздной оси, а концы ор выступают за пределы борозд, отмечены также случаи когда оры различной формы могут полностью находиться в пределах бороздных участков или

* Наличие трехкомпонентных сложных апертур у пыльца некоторых сложноцветных отмечают также Dimon (1971), Vasanty (1976), Torro-Molina & Uberta-Jimenez (1990), называя составные части данной сложной апертуры соответственно эктоапертурой, мезоапертурой и эндоапертурой, хотя сама апертура, по терминологии авторов также является кольпаторатной (colporate).

Таблица 1.
Основные типы сложных апертур и их возможные вариации

Основной тип апертур	Возможные апертурные вариации	Семейства
Бороздно-поровый (colp-porate)		Alangiaceae Celastraceae Gentianaceae Polygonaceae Rosaceae Solanaceae Vitaceae
Бороздно-оровый (colp-orate)		Apiaceae Campanulaceae Cucurbitaceae Boraginaceae Fabaceae Rosaceae Rubiaceae Solanaceae Tiliaceae
Порово-оровый (pore-orate)		Apiaceae Cucurbitaceae Juglandaceae Myricaceae
Бороздно-порово-оровый (colp-pore-orate)		Apiaceae Asteraceae Cornaceae Calyceaceae Loasaceae Lobeliaceae Solanaceae
Бороздно-инфракольпато-порово-оровый (colp-infracolp-pore-orate)		Asteraceae

же быть расположенными попарно по обе стороны борозды, параллельно оси борозды.

Различия между составными частями сложных апертур проявляются в определенной степени также и в выполняемых ими функциях. Ни у кого не вызывает сомнения основное функциональное предназначение пор, служащих, как известно, местом прорастания пыльцевой трубки, в то время как борозды, по мнению Heslop-Harrison (1979), помимо гармомегатной функции, обеспечивают также защиту наиболее утонченных участков пыльцевого зерна. С другой стороны, Blackmore & Bagnes (1986) предполагают, что эндоапертур в большей степени выполняют функцию гармомегата, а также обеспечивают обмен веществ между содержимым пыльцевого зерна и окружающей средой, чем являются местом выхода пыльцевой трубки.

Исходя из вышесказанного следует, что терминология сложных апертур нуждается не в упрощении, т.е. сведению названия большинства сложноапертурных типов к единому термину colp-porate, а скорее всего наоборот — к четкому разграничению составных частей сложных апертур (в каждом конкретном случае). Такой подход, по нашему мнению, дает возможность выявить то многообразие сложноапертурных типов, которое в действительности имеется у пыльцевых зерен цветковых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. 1997. К палиносистематике рода *Chrysopsis* (Asteraceae) // Бот. журн., 82, 8: 84–87.
- Архангельский Д. Б. 1982. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн., 67, 7: 890–898.
- Белкина К. В. 1975. Строение апертур пыльцевых зерен некоторых видов сем. Asteraceae Dum. флоры Якутии // Бот. журн., 60, 4: 514–516.
- Кремь Г. О. У. 1967. Палинологическая энциклопедия. Москва.
- Куприянова Л. А. 1948. Морфология пыльцы однодольных растений (Материалы к филогении класса) // Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 7: 163–262.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Москва.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР.
- Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А. 1945. Palynologia caucasica. I. Опыт стандартизации палинологической терминологии // Изв. АН Арм ССР, 5–6: 31–46.
- Эрдтман Г. 1956. Морфология пыльцы и систематика растений. I. Покрытосеменные. Москва.
- Anderson G. I. & Gensel P. G. 1976. Pollen morphology and the systematics of *Solanum* section *Basarthurum* // Pollen et spores, 18, 4: 533–552.

- Blackmore S. & Barnes S. H. 1986. Harmomegatic mechanisms in pollen grains // Blackmore S. & Ferguson I. K. (eds.). Pollen and Spores: Form and Function. Linn. Soc. Symp. Ser., 12: 137–150. London.
- Dimon M. Th. 1971. Problemes generaux soulevés par l'étude pollinique de *Composées* mediterraneennes // Natur. Monspel., 22: 129–144.
- Erdtman G. 1943. An introduction to pollen analysis. Waltham Mass.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm.
- Erdtman G. 1969. Handbook of palynology – an introduction to the study of pollen grains and spores. Copenhagen.
- Erdtman G. & Vishnu-Mittre. 1958. On terminology in pollen and spore morphology // Grana Palynol. (N.S.), 1, 3: 6–9.
- Fægri K. & Iversen I. 1950. Textbook of modern pollen analysis. Copenhagen.
- Fægri K. & Iversen I. 1964. Textbook of pollen analysis. 2 ed. Copenhagen.
- Fægri K. & Iversen I. (ed. Fægri K., Kaland P. E., Krzywinski K.). 1989. Textbook of pollen analysis. 4 ed. Chichester.
- Heslop-Harrison J. 1979. An interpretation of the hydrodynamics of pollen // Amer. J. Bot., 66: 737–743.
- Hideux L. K. & Ferguson I. K., 1976. The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in *Saxifragaceae* // Ferguson I. K. & Muller J. (eds.). The evolutionary significance of the exine, 1: 327–379.
- Nilsson S. & Muller J. 1978. Recommended palynological terms and definitions // Grana, 17: 55–58.
- Potonié R. 1934. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen // Arb. Inst. Palaobotanic. Petrographie Brennsteine, 4: 5–24.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. 1994. Glossary of pollen and spore terminology. Utrecht.
- Thanikaimoni G. 1980. Pollen morphological terms: proposed definitions. I. // Proc. IV Intern. Palynol. Conf., 1: 542–545. Lucknow.
- Thanikaimoni G. 1986. Pollen apertures: form and function // Blackmore S. & Ferguson I. K. (eds.). Pollen and spores: Form and function. Linn. Soc. Symp. Ser., 12. P. 119–136. London.
- Thomson P. W. & Pflug H. 1953. Pollen und Sporen der mitteleuropäischen Tertiars // Palaeontographica. Abt. B, 94: 1–138.
- Tormo-Molina R. & Uberta-Jimenez J. 1990. The apertural system of pollen grains in *Anthemideae* и *Carduae* (*Compositae*) with special reference to the mesoaperture. Rev. Palaeobot. and Palynol., 62, 1–2: 1–9.
- Valdes B., Diez M. J., Fernandez I. 1987. Atlas Polinico de Andalucia Occidental. Sevilla.
- Van der Hammen Th. 1956. A palynological systematic nomenclature // Boletín Geológico, IV, 2–3: 63–101.
- Vasanty G. 1976. Pollen of the South Indian Hills // Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franc. I, 15: 1–74. Pondichery.

Институт Ботаники НАН РА, 375063, Ереван

М. Э. ОГАНЕСЯН

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE*

На основе таксономической ревизии кавказских представителей семейства *Campanulaceae* проведен хорологический и экологический анализ. Приводятся конспект семейства на Кавказе и карты ареалов. Хорологический анализ выявил преобладание таксонов с кавказским s. l. типом ареала. Основным центром развития в изученном регионе выступает Западный Кавказ, на втором месте Центральный, на третьем – Восточный. Экологический анализ показал доминирование петрофитов, среди которых преобладают кавказские, затем западнопереднеазиатские элементы. Во всех группах петрофитов доминируют виды с широкой амплитудой высот. Также почти исключительно кавказскими являются виды субальпийских и альпийских лугов и субальпийского высокогорья.

Նովիանիայան Մ. Է. *Campanulaceae* ընդհանրի Կովկասյան ներկայացուցիչների էկոլոգաշարահարադրական անալիզը: *Campanulaceae* ընդհանրի Կովկասյան ներկայացուցիչների կարգաբանական ուղիղայի հիման վրա անց է կացված խորոլոգիական և էկոլոգիական անալիզը: Տրված են ընդհանրի կոնսպեկտը Կովկասում և արևելքի թարթվելը:

Oganesian M. E. Ecogeographical analysis of the Caucasian representatives of *Campanulaceae* family. On the basis of taxonomic revision of Caucasian representatives of *Campanulaceae* family the chorological and ecotopological analysis is carried out. The synopsis of the family in the Caucasus and maps of the areas are given. Chorological analysis revealed the prevalence of the taxa with Caucasian s. l. type of area. As the main center of development in the area investigated emerges the Western Caucasus, on the second place stands the Central Caucasus and on the third – the Eastern Caucasus. Ecotopological analysis revealed the predominance of the petrophytes, among which prevail the Caucasian, rather than South-West-Asian elements. In all the groups of petrophytes predominate the species with wide amplitude of altitude. Also almost exclusively Caucasian are the species of the alpine and subalpine meadows and subalpine tall herbaceous vegetation (Altherbosa).

ВВЕДЕНИЕ

Палеоботанических данных относительно семейства *Campanulaceae* почти нет, однако, по предположению А. А. Колаковского (1991), формирование семейства можно отнести к меловому периоду. Семейство почти целиком принадлежит Старому Свету, где выделяются Средиземноморский (20 родов), Восточноазиатский (14 родов) и Южноафриканский (16 родов) очаги. Каждый из них имеет свой специфический набор родов, и общих родов среди них мало (Шулькина, 1978). Кавказ является одним из довольно крупных и интересных центров разнообразия семейства *Campanulaceae*, и должен входить в Средиземноморский s. l. очаг. Большой Кавказ особенно интересен наличием как реликтовых, так и молодых форм, а также большим количеством более или менее узколокальных эндемиков секционного и выше уровней. Он лучше всего вписывается в Европейско-Кавказскую подобласть Средиземноморской или Средиземногорной области (Колаковский, 1978, 1991, 1995).

Для большей части территории семейства характерен средиземноморский или близкий тип климата и наличие горного рельефа (Шулькина, 1988).

Горные системы характеризуются специфическими экологическими, по преимуществу литофильными стациями, существующими уже с начала орогенеза и длительно сохраняющимися. Другим существенным фактором является режим солнечной радиации. Эти факторы обусловили развитие специализированных жизненных форм, в особенности среди петрофитов, к которым относится подавляющее большинство кавказских колокольчиковых.

Развернутый конспект семейства *Campanulaceae* на Кавказе с полной синонимикой всех таксонов и распространением опубликован (Oganesian, 1995; Оганесян,