

температуре воздуха приближающейся к 31° С. Средняя продолжительность пыления в отдельном цветке до 60 мин. У всех изученных видов пыльца высыпается порциями под влиянием порывов ветра и переносится ветром.

Результаты настоящего исследования подтверждают имеющиеся представления о развитии у маревых двух основных типов цветка: протероандрического, сопряженного с насекомопылением и протерогинического, опыляемого ветром, как у рассмотренных представителей секции *Caroxylon*. Таким образом, структура цветка, соцветия, а также некоторые анэкологические особенности видов секции *Caroxylon* свидетельствуют о том, что анемофилия является основным способом опыления у представителей этой в эволюционном отношении древней группы рода *Salsola*.

Полученные данные по пыльце изученных видов (в частности, общие размеры пыльцевых зерен и число пор) в целом указывают на естественность границ и однородность секции *Caroxylon* с палинологической точки зрения. А тот факт, что у всех четырех видов отмечена пыльца сравнительно мелких размеров (по классификации Эрдмана), косвенным образом говорит о доминировании анемофильного типа опыления в пределах данной секции.

Авторы выражают свою благодарность Nagaо Natural Environment Foundation (Japan) за финансовую поддержку при проведении исследований пыльцы на сканирующем электронном микроскопе.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. 1950. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльцы // Бот. журн., 35, 4: 385–387.
- Аветисян Е. М., Манукян Л. К. 1956. Палинологические данные к сем. *Chenopodiaceae* // Флора Армении, 2: 222–393.
- Акопян Ж. А. 1988. Биология *Salsola nitraria* Pall. (*Chenopodiaceae*) // Фл., растит. и раст. рес. Армении, 11: 142–149.
- Акопян Ж. А. 1999. О видах секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) в Армении // Биол. журн. Армении, 3–4 (52): 271–274.
- Бочанцев В. П. 1969. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн., 54, 7: 989–1001.
- Витович Т. Н. 1934. Материалы к изучению цветения и плодоношения солянок // Тр. Азерб. отд. Закавказ. фил. АН СССР, 5: 103–145.
- Голубев Н. В., Волокитин Ю. С. 1986. Методические рекомендации по изучению анэкологических особенностей цветковых растений. Ялта. 43 с.
- Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. Москва.
- Криштофович А. Н. (ред.). 1950. Пыльцевой анализ. Москва.
- Коньчева В. 1962. К биологии цветения и эмбриологии *Salsola rigida* Pall. // Узб. биол. журн., 6: 42–47.
- Куприянова А. Л., Алешина А. Л. 1972. Сем. *Chenopodiaceae* // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, 1: 90–98.
- Монозон М. Х. 1973. Определитель пыльцы видов семейства Маревых. Москва.
- Пономарев А. Н. 1970. О постановке и направлениях анэкологических исследований // Уч. зап. Пермск. ун-в., 20: 3–10.
- Попов В. В. 1952. Пчелиные опылители маревых // Тр. Зоол. инст. АН СССР, 11: 142–165.
- Смолянинова Л. А., Голубкова В. Ф. 1950. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР, 75, 1: 125–126.
- Сурова Т. Г. 1975. Электронно-микроскопическое исследование пыльцы и спор растений. Москва.
- Эрдтман Г. 1956. Морфология пыльцы и систематика растений. Москва.
- Kothe-Heinrich G. 1993. Revision der Gattung *Halothamnus* (*Chenopodiaceae*) // Bibliotheca Botanica, 143: 3–173.

Институт ботаники НАН РА, 375063, Ереван

А. М. АЙРАПЕТАН

## МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕМЕЙСТВА GOETZEACEAE MIERS EX AIRY SHAW

Проведено изучение морфологии пыльцевых зерен представителей трех родов семейства *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw: *Coeloneurum* Radlk., *Espadaea* A. Rich. и *Goetzea* Wydl. Полученные палиноморфологические данные указывают на несомненную близость семейства *Solanaceae* и *Goetzeaceae*. В связи с этим, они не могут служить основанием для выделения последнего в качестве самостоятельного семейства, поскольку шиловатая скульптура экзины, характерная для пыльцы представителей семейства *Goetzeaceae* и являющаяся одним из основных отличительных признаков, отмечена также и у ряда родов сем. *Solanaceae*.

Հայրապետյան Ա. Մ. *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw ընդանիքի ծաղկափոշու մորֆոլոգիան: Ուսումնասիրված է *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw ընդանիքի երեք ցեղերի՝ *Coeloneurum* Radlk., *Espadaea* A. Rich., *Goetzea* Wydl. ներկայացուցիչների ծաղկափոշու մորֆոլոգիան: Մտադրված պալինոմորֆոլոգիական տվյալները վկայում են ի օգուտ *Solanaceae* և *Goetzeaceae* ընդանիքների անկասկած մերձավորության: Այդ պարագայում այս տվյալները չեն կարող ծառայել որպես հիմք վերջինիս առանձնացմանը ինքնուրույն ընդանիքի կարգավիճակով, քանի որ ծաղկափոշու երկնայի փշավոր բանդակը, որը բնորոշ է *Goetzeaceae* ընդանիքի ներկայացուցիչներին և ընդգրկված է հիմնական փարբերակիչ հարկանիշների շարքում, հանդիպում է նաև *Solanaceae* ընդանիքի մի շարք ցեղերի մոտ:

Hayrapetyan A. M. Pollen morphology of the family *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw. Research of pollen morphology of three genera of family *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw has been carried out: *Coeloneurum* Radlk., *Espadaea* A. Rich. and *Goetzea* Wydl. The received palynomorphological data specify doubtless affinity of families *Solanaceae* and *Goetzeaceae*. As a result, these data cannot serve as a proof of the correctness of allocation of *Goetzeaceae* as an independent family, since the echinate exine sculpture, characteristic for the pollen of the representatives of family *Goetzeaceae* and being one of the basic distinctive attributes, is observed as well in a number of genera of the fam. *Solanaceae*.

Семейство *Goetzeaceae* принадлежит к ряду близкородственных *Solanaceae* семейств, входящих в порядок *Solanales* (Radlkofer, 1888; Hunziker, 1979; Тахтаджян, 1987; Carlquist, 1988; Zona, 1989; Takhtajan, 1997). Wettstein (1895) рассматривал представителей семейства в пределах семейства *Solanaceae*, в отдельной подтрибе *Goetzeinae* трибы *Cestreae*. Некоторые авторы (Ehrendorfer, Dahlgren, 1981) включали его в *Solanaceae* в качестве отдельного подсемейства, хотя несколько позже Dahlgren (1983) также выделил *Goetzeaceae* в самостоятельное семейство.

Представители семейства *Goetzeaceae* отличаются от других *Solanales* наличием семян без эндосперма, с мясистыми семядолями, значительно более крупными в сравнении с крошечным корешком (Тахтаджян, 1987), а также строением спородермы пыльцевых зерен (Gentry, 1986).

В состав сем. *Goetzeaceae* входят 4 рода: *Goetzea* Wydl., *Espadaea* A. Rich., *Henoonia* Griseb., *Coeloneurum* Radlk., произрастающих исключительно в районе Больших Антильских островов (Куба, Гаити, Пуэрто-Рико). Представители семейства – кустарники или небольшие деревца, которые можно встретить как в прибрежных зарослях или в саванне, так и во влажной лесной чаще – “манигуас” (Sauguet & Liogier, 1957).

В настоящей работе приводятся результаты палиноморфологических исследований по трем родам сем. *Goetzeaceae*: *Coeloneurum*, *Espadaea* и *Goetzea*.

## Материал и методика

Изучение пыльцы проводилось с помощью светового (МБИ-3) и сканирующего электронного (JEOL, JSM-35) микроскопов. Для изучения пыльцы на световом микроскопе применялся метод окрашивания основным фукси-



ном (Смолянинова, Голубкова, 1950), а также упрощенный ацетолитный метод (Аветисян, 1950). При исследовании пыльцы сканирующим электронным микроскопом применялся метод вакуумного напыления золотом.

### Результаты и обсуждение

#### Описание морфологии пыльцевых зерен

Род *Coeloneurum* Radlk. Монотипный род, представлен видом *C. ferrugineum* (Spreng.) Urb., распространение – о. Гаити (Испаньола).

Пыльцевые зерна 3-бороздные, сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса округло-треугольные, полярная ось (P) 34,5–36,1 мкм, экваториальный диаметр (E) 38,6–39,8 мкм. Борозды короткие (длина апокольпиума 23,7–24,0 мкм), неширокие (ширина мезокольпиума 32,1–33,3 мкм), края слабо волнистые, концы борозд слабо закругленные. Экзина на мезокольпиумах 0,7–0,8 мкм, к бороздам слегка приподнята и утолщена до 2,0–2,5 раз за счет утолщения эндэксинового слоя. Столбчатый слой из отдельных столбиков. Интина на мезокольпиумах по толщине равна экзине, к апертурам утолщается вдвое.

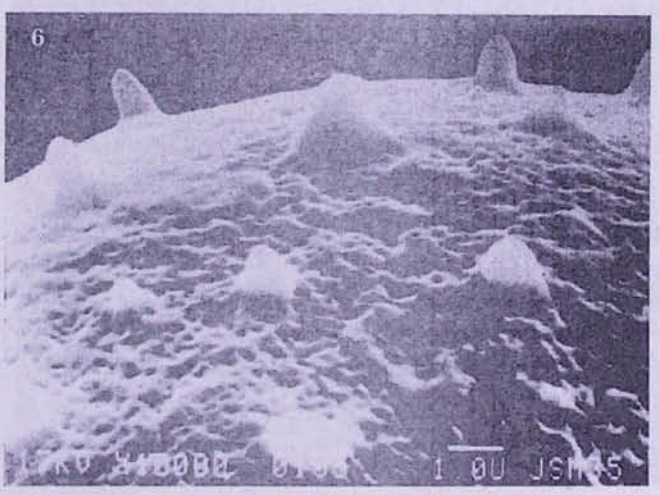
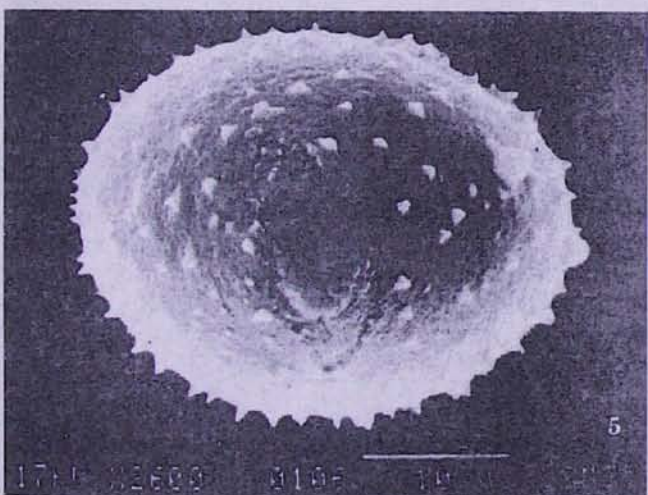
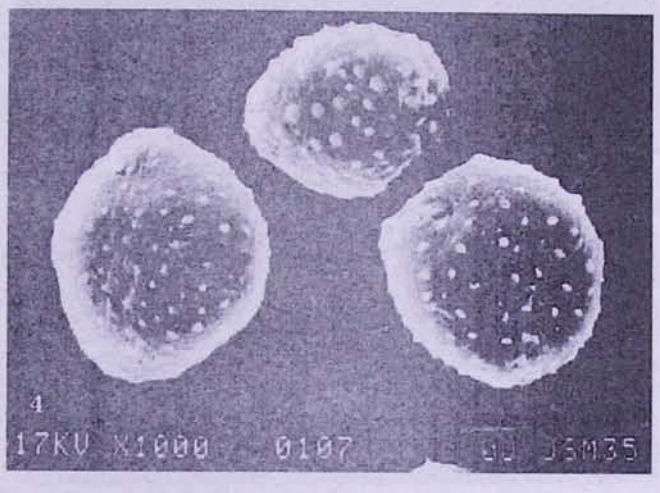
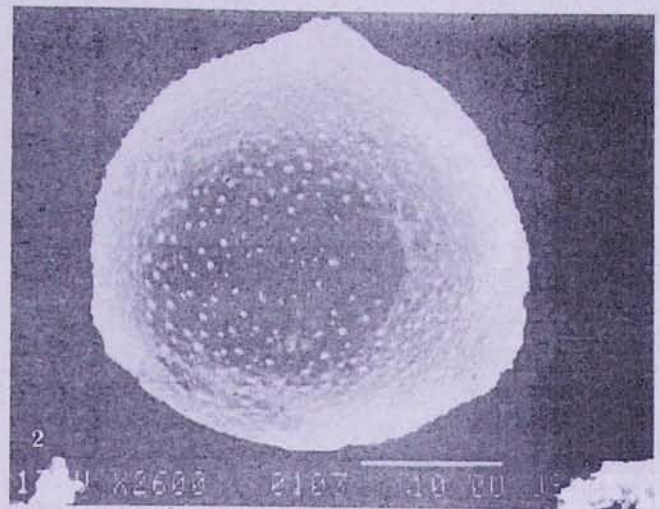
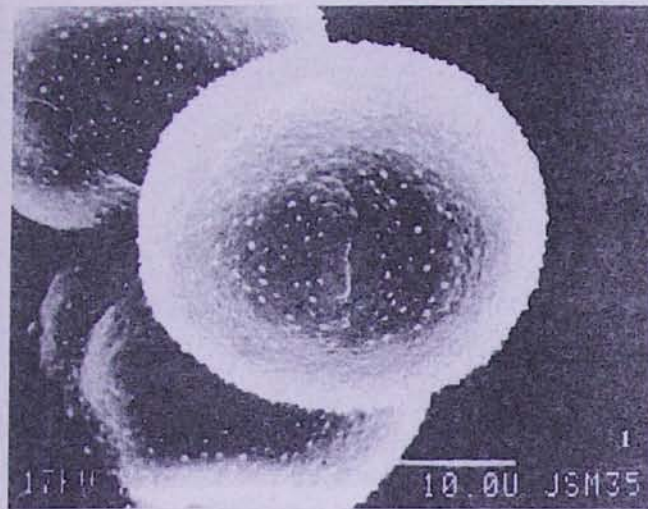


Рис. 1. Пыльца семейства Goetzeaceae. 1–3 – *Coeloneurum ferrugineum* (Spreng.) Urb. (1 – вид с экватора; 2 – вид с полюса; 3 – скульптура экзины); 4–6 – *Goetzea elegans* Wydl. (4 – общий вид; 5 – вид с экватора; 6 – скульптура экзины).



Скульптура экины густо мелкошиповатая, между шипами мелкосетчатая. (табл., рис. I, 1–3).

Исследованные образцы: Flora Domingensis, Padre Miguel Fuertes (LE).

Род *Espadaea* A. Rich. Монотипный род, представлен единственным видом *E. amoena* A. Rich. (= *Goetzea amoena* Griseb.), встречающимся на Кубе.

Пыльцевые зерна 4–3-бороздные, сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса округло-4(3)-угольные; размеры пыльцевых зерен варьируют в следующих пределах: полярная ось (P) 32,1–36,5 мкм, экваториаль-

ный диаметр (E) 37,2–44,5 мкм. Борозды короткие (длина апокольпиума 29,5–34,0 мкм), широкие (ширина мезокольпиума 25,2–33,0 мкм), края борозд неровные, концы заостренные. Экина 1,6–1,7 мкм, эктэкина по толщине несколько превышает эндэкину. Скульптура редко крупношиповатая, между шипами мелкосетчатая. Шипы неодинаковых размеров, ширококонические, до 2 мкм у основания и до 1,4 мкм высоты, на концах закругленные или слабо заостренные (табл., рис. II, 7–12).

Исследованные образцы: Plants of Cuba, A. Gonzales, 615 (LE); Plantae Cubensis Wrightianae, C. Wright, 3185 (LE).

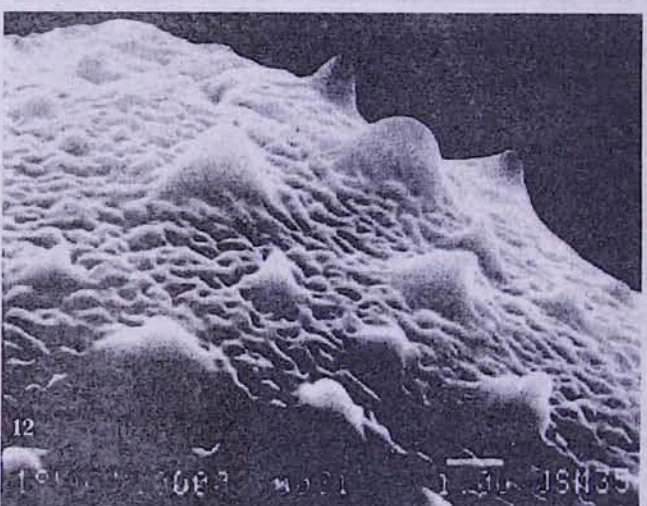
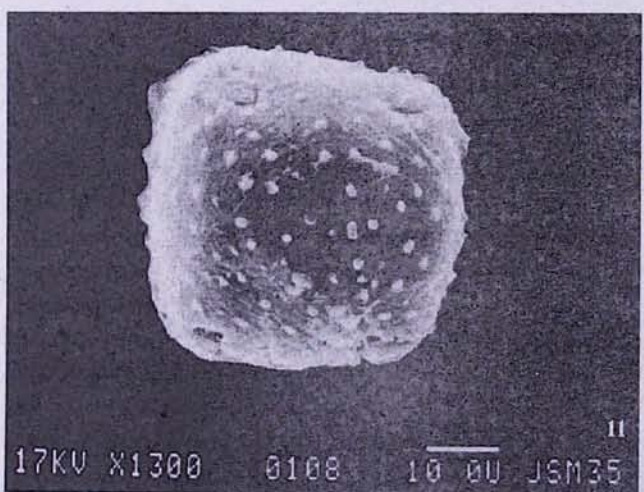
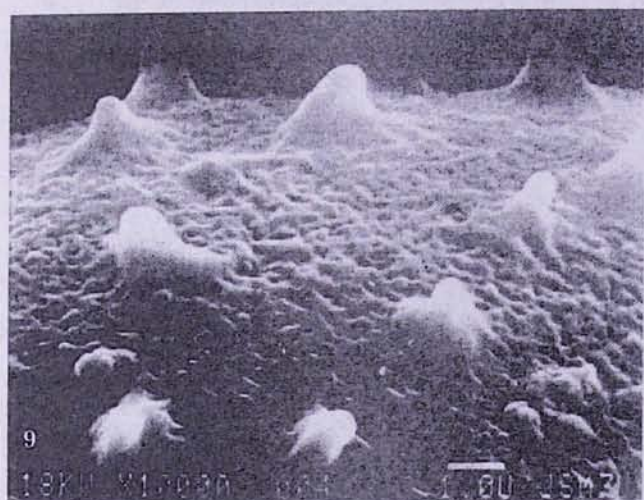
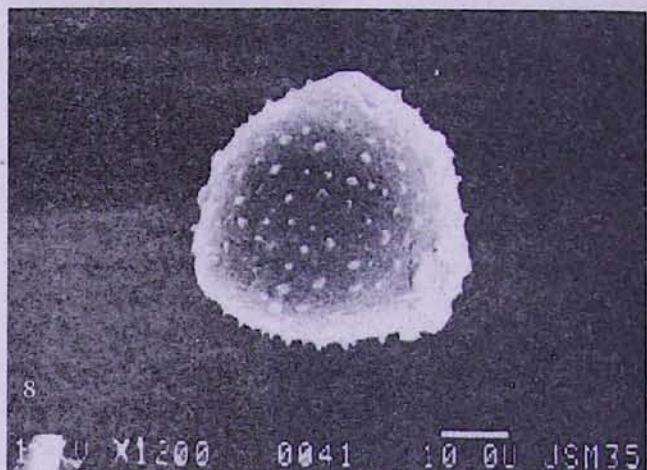
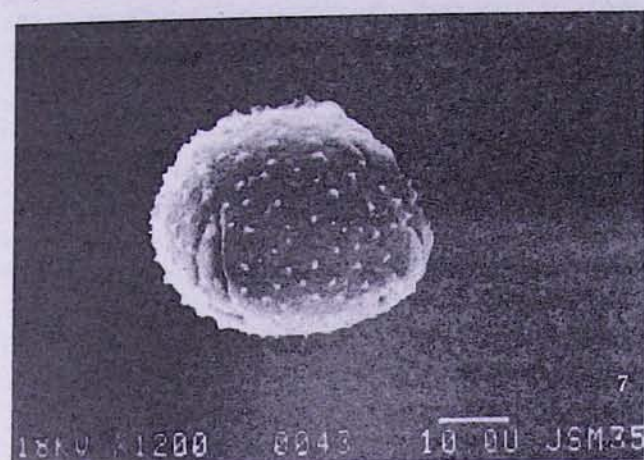


Рис. II. Пыльца семейства Goetzeaceae. 7–12 – *Espadaea amoena* A. Rich.: 7–9 – трехбороздная пыльца, 10–12 – четырехбороздная пыльца (7, 10 – вид с экватора, 8, 11 – вид с полюса; 9, 12 – скульптура экины)



Таблица. Сравнительно-палиноморфологические данные к сем. *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw

| Виды                                          | Р×Е (мкм)               | Число борозд | Толщина экзины (мкм) | Особенности скульптуры экзины |                              |                    |
|-----------------------------------------------|-------------------------|--------------|----------------------|-------------------------------|------------------------------|--------------------|
|                                               |                         |              |                      | тип скульптуры                | плотность расположения шипов | высота шипов (мкм) |
| <i>Coeloneurum ferrugineum</i> (Spreng.) Urb. | 34,5–36,1×<br>38,6–39,8 | 3            | 0,7–0,8              | мелкошиповато-мелкосетчатая   | густо                        | 0,2–0,5            |
| <i>Espadaea amoena</i> A. Rich                | 32,1–36,5×<br>37,2–44,5 | 4–3          | 1,6–1,7              | крупношиповато-мелкосетчатая  | редко                        | 1,3–1,4            |
| <i>Goetzea elegans</i> Wydl.                  | 37,8–41,2×<br>43,4–44,7 | 3(4)         | 2,4–2,5              | крупношиповато-мелкосетчатая  | редко                        | 1,8–2,0            |

Примечание. Р – полярная ось, Е – экваториальный диаметр

Род *Goetzea* Wydl. представлен 2 видами – *G. elegans* Wydl. из Пуэрто-Рико и *G. ekmanii* O. E. Schulz, произрастающего на о. Гаити.

Пыльцевые зерна изученного нами вида *G. elegans* 3(4)-бороздные, почти сфероидальной или сплюсненно-сфероидальной формы, в очертании с полюса округло-3(4)-угольные; полярная ось (Р) 37,8–41,2 мкм, экваториальный диаметр (Е) 43,4–44,5 мкм. Борозды короткие (длина апокольпиума 19,2–21,1 мкм), широкие (ширина мезокольпиума 31,4–32,8 мкм), края слабо волнистые, концы борозд заостренные. Экзина на мезокольпиумах 2,4–2,6 мкм, эктэкзина несколько толще эндэкзины. Интина 0,4–0,6 мкм, под апертурой утолщается до 1,5 раз. Скульптура редко крупношиповатая, между шипами мелкосетчатая; шипы 1,1–1,2 мкм у основания и до 2,0 мкм высоты, на концах закругленные; поверхность пыльцевого зерна волнистая (табл., рис. 1, 4–6).

Исследованные образцы: Flora von Westindian, C. Rensch, 1133 (LE).

Как видно из представленной таблицы, наряду с общностью признаков пыльцы всех трех изученных родов (3-короткобороздный тип апертур, форма пыльцевых зерен, тип скульптуры экзины), у родов *Espadaea* и *Goetzea* отмечается значительное сходство также и по ряду других палиноморфологических признаков (некоторое варьирование числа апертур, густота расположения шипов на поверхности экзины, а также размеры шипов).

Согласно литературным данным (Gentry, 1986), отмеченная шиповатость скульптуры экзины у пыльцы представителей вышеуказанных родов является одним из основных критериев для выделения их в самостоятельное семейство *Goetzeaceae*. Однако подобный тип скульптуры отмечен нами, а также другими авторами и у пыльцы некоторых родов семейства *Solanaceae* Juss. (Diez & Ferguson, 1984; Айрапетян, 2002). В подсемействе *Solanoideae* мелкошиповатая скульптура экзины выявлена у пыльцы рода *Triguera* Cav., а крупношиповато-гранулярная (реже – крупношиповато-бородавчатая) – у пыльцы практически всех видов из рода *Mandragora* L. В подсемействе *Cestrideae* крупношиповатая скульптура экзины отмечена нами у пыльцевых зерен монотипного рода *Metternichia* Mikan (вид *M. principis* Mikan) и у одного из видов рода *Sessea* Ruiz et Pav. (*S. elegans* Wydl.) (Айрапетян, неопубл.).

Следует отметить, что оба эти рода входят в состав трибы *Cestreae*, куда некоторые авторы обычно и включают роды, относящиеся к сем. *Goetzeaceae*. К тому же у пыльцевых зерен вида *Sessea elegans* нами выявлен 3-короткобороздный апертурный тип пыльцы, а шиповатая скульптура экзины представлена у пыльцы данного вида в сочетании с мелкосетчатостью, т. е. налицо те же ос-

новные палиноморфологические признаки, которые характерны в целом для представителей сем. *Goetzeaceae*.

Результаты проведенных исследований выявляют несомненную близость семейств *Solanaceae* и *Goetzeaceae*. Вероятно, палиноморфологические данные не могут служить основанием для выделения последнего в качестве самостоятельного семейства. С палинологической точки зрения более естественным было бы его включение в состав семейства *Solanaceae* на уровне отдельного подсемейства или же отдельной трибы в подсемействе *Cestrideae*.

Автор выражает свою благодарность Nagao Natural Environment Foundation (Japan) за финансовую поддержку при проведении исследований на сканирующем электронном микроскопе.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М. 1950. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльцы // Бот. журн., 35 (4): 385–387.
- Айрапетян А. М. 2002. Палинологические данные к подсемейству *Solanoideae* (*Solanaceae* Juss): триба *Solaneae* // Фл., растит., раст. рес. Армении, 14: 118–130.
- Смолянинова Л. А., Голубкова В. Ф. 1950. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР, 75 (1): 125–126.
- Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Ленинград.
- Carlquist S. 1988. Wood anatomy and relationships of *Duckeodendraceae* and *Goetzeaceae* // IAWA Bulletin n. s., 9 (1): 3–12.
- Dahlgren R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nordic J. Bot. 3: 119–149.
- Diez M. G. & Ferguson I. K. 1984. Pollen morphology of *Mandragora autumnalis* Bertol. (*Solanaceae*) // Pollen et spores, 26, 2: 151–160.
- Ehrendorfer F., Dahlgren R. 1981. New evidence of relationships and modern systems of classifications of the angiosperms.
- Gentry J. L. 1986. Pollen studies in the *Cestreae* (*Solanaceae*) // W. D'Arcy, ed., *Solanaceae: Biology and systematics*: 138–158. New-York.
- Hunziker A. T. 1979. South American *Solanaceae*: a synoptic survey // Hawkes J. G., Lester R. N. & Skelding A. D. (eds.). The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. Linn. Soc. Symp. series 7: 49–86. London.
- Radlkofer L. 1888. Über die Versetzung der Gattung *Henoonia* von *Sapotaceen* zu den *Solanaceen* // Sitzungsber. Akad. Wiss. München, 18: 405–421.
- Sauguet J. S. & Liogier E. E. 1957. Flora de Cuba, 4. Habana.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press.
- Wettstein R. von. 1895. *Solanaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien 4 (3b): 4–38.
- Zona S. 1989. Leaf anatomy of the *Goetzeaceae* // Aliso 12: 303–312.