

статье Тамамшян, не останавливаясь подробно на деталях, касающихся отдельных родов, делает общее предположение, что, возможно, анемохорный тип распространения семян заменяется на зоохорный, в связи с редукцией паппуса.

В заключение хотелось бы добавить, что современные исследования на ультрамикроскопическом уровне (Harris, 1995) онтогенеза цветка в семействе *Asteraceae* дали интересные результаты, которые проливают свет на продолжающийся не одно десятилетие спор о происхождении паппуса.

Дискуссия, относить ли хохолок к трихомам и эмергенцам, или же он является видоизмененной чашечкой, подробно освещена в той же статье Тамамшян (1956), и я не буду останавливаться на деталях. Теперь становится очевидным, что спор этот был не случайным. Harris (1995) приходит к выводу, что, возможно, различные типы паппусов не гомологичны. Ею выделяются два основных типа инициации (заложения) примордиальных бугорков паппусов: 1) одновременное возникновение пяти независимых бугорков, вокруг примордиев лопастей венчика (тип присущий представителям рода *Carduus*) (Рис. 4с); 2) их возникновение на поздних онтогенетических стадиях вокруг верхушки завязи. Микрофотография заложения примордиев цветка *Carduus nutans* (Harris, 1995: 219) свидетельствует о чашечной природе хохолка чертополоха. Что касается второго типа, то такой тип заложения присущ коронковидным, пластинчатым, чешуйчатым, волосковидным и им подобным паппусам.

Подытожив все вышесказанное, на основании наших исследований, подтвержденных также некоторыми литературными данными, можно сделать следующие выводы.

1) В листочках обертки и пленках общего цветоложа и хохолка представителей рода *Carduus* находится своеобразная паренхиматическая ткань, клетки которой обладают гигроскопическими свойствами. При изменении влажности, клетки этой ткани, меняясь в размерах, тем самым приводят в движение все соответствующие части корзинки, что способствует выталкиванию семян и их дальнейшему успешному распространению.

2) Роль хохолка, традиционно считающейся основной в распространении семян, у рода *Carduus* несколько видоизменена. Пленки его играют чисто механическую роль, способствующую раскрытию корзинки, а кольцо, несущее пленки, предохраняет бугорок на площадке прикрепления от преждевременного повреждения.

3) В связи с тенденцией к редукции функции хохолка, как средства переноса семян на большие расстояния, анемохорный тип диссеминации замещается зоохорным, скорее всего мирмекохорным. Бугорок семянки служит, очевидно, для привлечения насекомых, скорее всего муравьев, для их дальнейшего распространения.

4) В чашечной природе хохолка представителей рода *Carduus* трудно сомневаться, в свете последних данных на ультрамикроскопическом уровне (Harris, 1995).

ЛИТЕРАТУРА

- ТАЛИЕВ В.И., 1894. Гигроскопическая ткань *pappus*'а сложноцветных // Тр. общ. естеств. Казанск. унив. 27,3:1-39.
ТАМАМШЯН С.Г., 1956. К вопросу о происхождении паппуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных). // Бот. журн. 41 : 634-651.
HARRIS E.M., 1995. Inflorescence and floral ontogeny in *Asteraceae*: a synthesis of historical and current concepts. // Bot. Rev. 61 : 93-278.

А. А. НЕРСЕСЯН, А. К. МЕХАКЯН

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *GUNDELIA* L. (ASTERACEAE)

Проведено изучение морфологии пыльцевых зерен *Gundelia tournefortii* L. с применением светового микроскопа, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Выявлены некоторые структурные особенности экзины согласующиеся с выделением данного рода в самостоятельную трибу *Gundelieae* (Benth. et Hook.f.) Boiss.

Ներսիսյան Ա.Տ., Մեխակյան Ա.Կ., *Gundelia* L. (Asteraceae) ցեղի պալինոմորֆոլոգիան: Ուսումնասիրված է *Gundelia tournefortii* L. փոսակի ծաղկափղով մորֆոլոգիան՝ օգտագործելով լուսային և էլեկտրոնային մանրադիվայակներ: Էկզինայի առանձնահատկությունները համադրում են, որ այդ ցեղը կարելի է առանձնացնել *Gundelieae* (Benth. et Hook. f.) Boiss. ինքնուրույն փրիբայում:

Nersesian A.A., Mekhagian A.K., On the palynomorphology of the genus *Gundelia* L. (Asteraceae). The morphology of pollen grains of *Gundelia tournefortii* L. was investigated by means of light microscope, scanning and transmission electronic microscopes. A detailed description of the palynomorphological structure of this species is given. It is pointed out that some structural peculiarities of exine (lack of spine channels, the character of the branching of the ectexine columellae in the spines) are in conformity with the recognition of the independence of the tribe *Gundelieae* (Benth. et Hook.f.) Boiss.

В семействе *Asteraceae* монотипный род *Gundelia* L. занимает обособленное положение, выделяясь как необычностью габитуса, так и своеобразием отдельных органов. Одни исследователи рассматривают его в подтрибе *Gundeliinae* Benth et Hook.f. трибы *Arctotideae* Cass. (Benth, Hooker, 1873; Hoffmann, 1894; Васильченко, 1961; Поляков 1967; Norlindh, 1977), другие выделяют этот род в монотипную трибу *Gundelieae* (Benth. et Hook.f.) Boiss. (Boissier, 1875; Тахтаджян, 1987; Камелин, 1987).

Этот чрезвычайно интересный в систематическом отношении род являлся объектом наших исследований и ранее. Были выявлены некоторые характерные черты кариотипа (Нерсисян, Назарова, 1989) и отмечены особенности морфологического и анатомического строения репродуктивных органов (Нерсисян, 1991). В данной работе представлены результаты палиноморфологического изучения *Gundelia tournefortii* L.

Первые данные о структуре экзины пыльцевых зерен гунделии приведены в оригинальной работе E.Stix (1960). Хотя исследования были проведены на уровне светового микроскопа, автору впервые удалось выделить в семействе сложноцветных 43 структурных типа пыльцевых зерен, четко отличающихся друг от друга структурой экзины. Из трибы *Arctotideae*, включающей в себя 16 родов (Norlindh, 1977), были изучены пыльцевые зерна представителей 11 родов, распределенные в 6 типов: *Arctotis* (*Arctotis* L., *Haplocarpha* Less.), *Berkheya* (*Berkheya* Ehrh., *Cullumia* R. Br., *Didelta* L'Hér., *Heterorhachis* Sch. Bip. ex Walp.), *Gazania* (*Gazania* Gaertn.), *Gorteria* (*Gorteria* L., *Hirpicium* Cass.), *Gundelia* (*Gundelia* L.) и *Ursinia* (*Ursinia* Gaertn.). Характерным для первых четырех типов является наличие полости внутри экзины, каналов в шипах и простого (неразветвленного) 1-2-рядного столбикового слоя эктэксины, продолжающегося в шипах почти до верхушки. Тип *Gundelia* и тип *Ursinia* сильно отличаются как от предыдущих типов, так и друг от друга. Тип *Gundelia* характеризуется нерегулярно разветвленными короткими столбиками эктэксины внутри шипов и рудиментарными столбиками в полости. Для типа *Ursinia* характерны верхушечная камера в шипах и не заходящий в шипы столбиковый слой эктэксины. Следует отметить, что род *Ursinia* не является типич-

ным представителем трибы *Arctotideae* и многие авторы исключают его из состава данной трибы (Prassler, 1967; Robinson, Brettell, 1973; Norlin, 1977; Ханджян, 1991 и др.). Исследования пыльцевых зерен видов родов *Arctotheca* Wendl., *Arctotis*, *Berkheya*, *Berkheya* O. Hoffm., *Cullumia*, *Cymbonotus* Gaudich., *Didelta* и *Haplocarpha* с применением сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов (Skvarla, Turner, 1966; Skvarla, Turner et al., 1977) уточняют и дополняют представление о структуре экзины пыльцевых зерен в трибе *Arctotideae* ультраструктурными данными. Н. Robinson (1994), наряду с палинологическим исследованием с использованием сканирующего электронного микроскопа представителей триб *Eremothamneae* Н. Rob. et Brettell и *Moquinieae* Н. Rob. семейства сложноцветных, приводит также краткое описание пыльцевых зерен *G. tournefortii*.

В настоящей работе представлено по возможности полное описание пыльцевых зерен *G. tournefortii*, исследованных с применением светового микроскопа, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов, а также проведен сравнительный анализ результатов нашего исследования и литературных данных по типичным представителям трибы *Arctotideae*.

Материал и методика

Пыльцевой материал был взят с гербарных образцов Гербария Института ботаники НАН Республики Армения (ЕРЕ). Исследование пыльцы проведено с применением как светового микроскопа (СМ), так и сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) электронных микроскопов. Изучение пыльцы на СЭМ JSM-35 и ТЭМ Tesla BS-500 проводилось в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. Для исследования пыльцы на СМ МБИ-3 использовались метод окрашивания фуксином (Смолянинова, Голубкова, 1950) и упрощенный ацетолизный метод (Аветисян, 1950). Для изучения пыльцы на СЭМ был применен метод вакуумного напыления золотом неацетилизированных пыльцевых зерен. Материал для исследования на ТЭМ фиксирован глутаральдегидом. Мы очень благодарны Н.И. Габараевой (С.-Петербург), изготовившей на ультратоме Reichert ультратонкие срезы, контрастированные на сеточках уранил-ацетатом и нитратом свинца. Мы также чрезвычайно признательны доктору M. Dittich (Швейцария) за предоставление нам фотографий сколов пыльцевых оболочек.

Изученные образцы: Армения, Абовянский район, Ереван-Гарни, с. Вохчаберт, 29.05.1981, Манакян, Пристер, ERE 117747; с. Гехадир, 12.06.1987, Нерсисян, ERE 137771; там же, 10.06.1988, Нерсисян, ERE 137773.

Результаты и их обсуждение

Данные СМ. Пыльцевые зерна *Gundelia tournefortii* 3-4-бороздно-порово-оровые, широкоэллипсоидальные, с полюсами округлые, полярная ось 43.0-45.5 мкм, экваториальный диаметр 40.0-42.0 мкм. Борозды длинные, широкие, к концам заостренные, поры округлые, 7.0-7.5 мкм в диаметре, оры небольшие, к концам слегка заостренные, скульптура мембран борозд и пор зернистая, ширина мезокольпума 28.0-29.5 мкм, диаметр апокольпума 18.5-19.5 мкм. Скульптура поверхности экзины густо-крупношиповатая, шипы длинные, около 6.0 мкм, остроконечные, к основанию расширенные, число ши-

пов на одной дуге (мезокольпум) 4-5. Экзина толстая, 3.0-3.5 мкм (без шипов), эктэксина около 2.5 мкм, значительно толще эндэксины, наглядно утолщенной вокруг апертур.

Данные СЭМ. Скульптура мембран пор и борозд гранулярно-складчатая, между шипами и на шипах перфорированная, перфорации округлые или продолговатые, не достигающие верхней трети шипов (рис. 1, А-Д).

Данные ТЭМ. Экзина тонкопоровая, столбиковый слой состоит из коротких однорядных столбиков с более или менее утолщенными головками, переходящих у

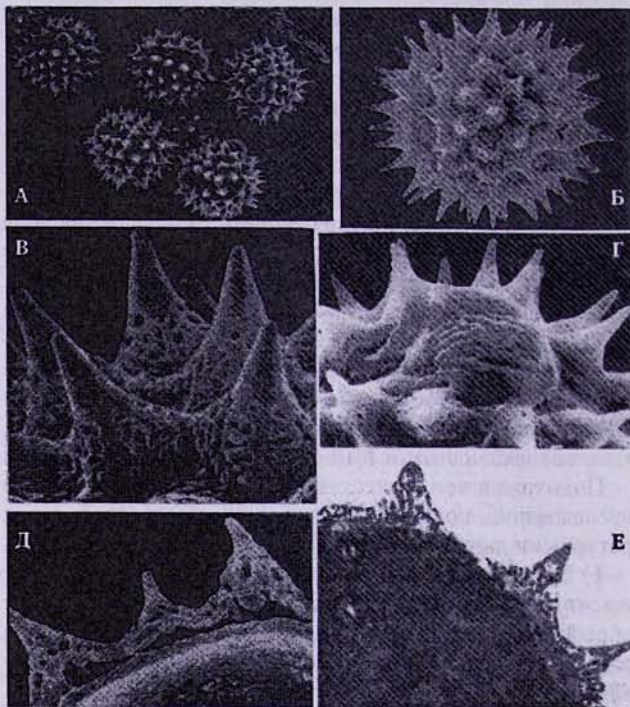


Рис. 1. Пыльцевые зерна *Gundelia tournefortii* (А-Д - СЭМ, Е - ТЭМ) А - группа пыльцевых зерен, $\times 230$; Б - общий вид пыльцевого зерна, $\times 700$; В - шипы, $\times 3530$; Г - апертюра, $\times 1280$; Д, Е - структура экзины пыльцевого зерна; Д - скол, $\times 2560$, Е - $\times 1860$.

оснований шипов в своеобразно нерегулярно разветвленные столбики разной длины. Между шипами столбиковый слой местами соединяется с подстилающим слоем. Полость, образованная в результате редукции внутреннего столбикового слоя эктэксины, узкая, каналы в шипах отсутствуют, верхушка шипов с вытянутой камерой. Подстилающий слой очень тонкий, эндэксина ламеллярная. Интина тонкая, около 1.0 мкм (рис. 1, Е).

Согласно литературным данным (Stix, 1960; Skvarla, Turner, 1966; Skvarla, Turner et al., 1977), для типич-

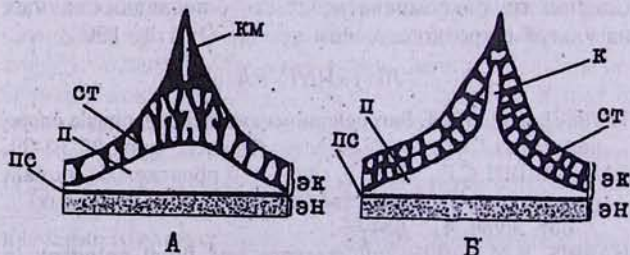


Рис. 2. Схема структуры экзины пыльцевого зерна А - *Gundelia tournefortii*, Б - типичных представителей трибы *Arctotideae* (по данным Stix, 1960; Skvarla, Turner et al., 1977). км - камера, к - канал, ст - столбики, п - полость, пс - подстилающий слой, эк - эктэксина, эн - эндэксина.

ных представителей *Arctotideae* характерно наличие полости внутри экзины, которая продолжается в шипах, образуя в них канал; столбиковый слой поднимается почти до верхушки шипов. Экзина пыльцевых зерен *G. tournefortii* имеет иную структуру: каналы в шипах отсутствуют, так как столбиковый слой заполняет основание шипов, не достигая их верхней трети (рис.2). Кроме того, как было отмечено выше, палиноморфологически *G. tournefortii* отличается от типичных *Arctotideae* также и по характеру разветвленности столбиков экзины. Приведенные нами данные подтверждают общность рода *Gundelia* в трибе *Arctotideae* по палинологическим признакам.

Таким образом, особенности строения пыльцевых зерен *Gundelia* в сочетании с рядом других макро- и микроморфологических признаков, свидетельствуют о своеобразии данного рода, согласуясь с выделением его в самостоятельную трибу *Gundelieae*.

ЛИТЕРАТУРА

- АВETИСЯН Е.М., 1950. Упрощенный ацетолитный метод обработки пыльцы // Бот. журн., 35, 4: 385-386.
 ВАСИЛЬЧЕНКО И.Т., 1961. Род *Gundelia* L. // Фл. СССР, 26: 862-863. Москва, Ленинград.
 КАМЕЛИН Р.В., 1987. *Gundelia tournefortii* (Asteraceae) - новинка флоры Памиро-Алая // Бот. журн., 72, 7: 974-978.
 НЕРСЕСЯН А.А., 1991. Морфолого-анатомическое изучение репродуктивных органов *Gundelia tournefortii* (Asteraceae) // Фл., растит. и раст. рес. Армении, 13: 96-105.
 НЕРСЕСЯН А.А., НАЗАРОВА Э.А., 1989. Кариосистематическое изучение *Gundelia tournefortii* (Asteraceae) // Бот. журн., 74, 6: 837-839.
 ПОЛЯКОВ П.П., 1967. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата.
 СМОЛЬЯНИНОВА Л.А., ГОЛУБКОВА В.Ф., 1950. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР, 75, 1: 125-126.
 ТАХТАДЖЯН А.Л., 1987. Система магнолиофитов. Ленинград.
 ХАНДЖЯН Н.С., 1991. О положении рода *Ursinia* в системе семейства *Asteraceae* // Бот. журн., 76, 12: 1728-1733.
 BENTHAM G., HOOKER J.D.(fil.), 1873. Genera plantarum, 2. London.
 BOISSIER E., 1875. Flora orientalis, 3. Geneve.
 HOFFMAN O., 1894. *Compositae* // Die naturlichen Pflanzenfamilien, 4, 5: 87-394. Leipzig.
 NORLINDH T., 1977. *Arctoteae* - systematic review // The biology and chemistry of the *Compositae*: 943-959. London, etc.
 PRASSLER M., 1967. Revision der Gattung *Ursinia* // Mitt. Bot. Munchen, 6: 363-478.
 ROBINSON H., 1994. Notes on the tribes *Eremothamneae*, *Gundelieae* and *Moquinieae*, with comparisons of their pollen // Taxon, 43: 33-44.
 ROBINSON H., BRETTELL R.D., 1973. Tribal revisions in the *Asteraceae*. 8. A new tribe *Ursinieae* // Phytologia, 26, 2: 76-85.
 SKVARLA J.J., TURNER B.L., 1966. Systematic implications from electron microscopic studies of *Compositae* pollen - a review // Ann. Missouri Bot. Gard., 53, 2: 220-256.
 SKVARLA J.J., TURNER B.L., PATEL V.C., TOMB A.S., 1977. Pollen morphology in the *Compositae* and in morphologically related families // The biology and chemistry of the *Compositae*: 141-265. London, etc.
 STIX E., 1960. Pollenmorphologische Untersuchungen an *Compositen* // Grana Palynologica, 2, 2: 41-115.

Е. М. АВETИСЯН, А. К. МЕХАКЯН,
 А. С. АГАСАРЯН

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ АЛЛЕРГЕННЫХ ЗЛАКОВ ФЛОРЫ АРМЕНИИ

В статье приведены результаты палиноморфологических исследований 28 видов (16 родов) аллергенных злаков флоры Армении. Несмотря на однообразие строения пыльцы всего семейства, у изученных видов выявлены признаки, помогающие их определению. Полученные данные могут быть использованы при определении состава аллергенной пыльцы воздуха.

Ավերիսյան Ե.Մ., Մեխակյան Ա.Կ., Ագասարյան Ա.Ս.: Հայաստանի ֆլորայի ալերգեն հացազգիների պալինամորֆոլոգիան: Հոդվածում բերված են հացազգիների ալերգեն 28 տեսակների (16 ընդերքի) պալինամորֆոլոգիական ուսումնասիրության արդյունքները: Բացահայտված են ծաղկափոշու հատկանիշներ, որոնք կարող են օգտագործվել օդում եղած ալերգիկ ծաղկափոշու կազմի որոշման համար:

Avetisian E. M., Mehakian A.K., Agasarian A.S. Palinomorphology of allergen grasses of the flora of Armenia. This paper includes the results of the investigations of pollen grains morphology of 28 species of Armenian allergen grasses belonging to 16 genera. In spite of the uniformity, typical for the pollen grains of the grasses, there have been also found certain features, which help to determine them. The obtained data are significant for determination of the composition of allergen pollen contained in air.

Известно что пыльца ветроопыляемых растений вызывает аллергические заболевания под общим названием — поллинозы. Благодаря мелким размерам и легкости пыльца этих растений легко разносится ветром на большие расстояния. В комплексе изучения аллергенной пыльцы (клинические, иммунологические) очень важны и палинологические исследования, сущность которых сводится к ознакомлению с местной флорой, определению таксономического и количественного состава пыльцы в воздухе, его сезонной и годовой изменчивости и составлению аэропалинологических спектров. Помимо этого, ботанические исследования преследуют цель выявления новых аллергенных источников из местной флоры и способствуют созданию специфических диагностических препаратов.

Из 37 родов аллергенных и возможно аллергенных растений Еревана и его окрестностей (Պոլշիւ, Ավերիսյան, Հայրապետյան, 1994) 16 относятся к злакам. Из-за широкой распространенности и долгого периода цветения (IV—X) они представляют особую опасность.

Пыльцевые зерна злаков характеризуются однообразным строением, что характерно для пыльцы ветроопыляемых растений. Их экзина лишена сложных скульптурных элементов, наблюдаемых у пыльцы насекомоопыляемых растений. Этим обусловлена трудность определения отдельных родов, а тем более видов.

Имеется немало работ по отдельным родам семейства *Poaceae*. Впервые довольно подробное описание пыльцы злаков (21 род) приведено в замечательной работе Wodehouse (1935). Позже во многих работах отечественных и зарубежных авторов (Erdtman, 1952; Соколовская, 1955; Misro et Rath, 1961; Рябкова, 1982; Бобров, 1983; Faegri et Iversen, 1989 и др.) можно найти данные о пыльце отдельных родов злаков.

Помимо светового микроскопа исследования пыльцы злаков проводились и на электронно-микроскопическом уровне (Rowley, 1960; Larson et al., 1962; Beug, 1963;