

Е. М. АВЕТИСЯН

К ПАЛИНОСИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ РОДОВ ТРИБЫ
CENTAUREINAE СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE

Внутривидовая систематика трибы *Centaureinae* часто вызывает трудности в связи с тем, что до сих пор не разработана естественная система данной группы. Старая система Гоффмана (Hoffman, 1891), как известно, не выражала естественных взаимоотношений между родами трибы, так как она была построена на единичных, иногда и не существенных признаках. В этой системе многие роды не имели ясной систематической очерченности и включали несколько часто филогенетически отдаленных родов. Примером такого гетерогенного рода может служить род *Centaurea*, в который Гоффман включил целый ряд мелких, вполне самостоятельных родов, установленных ранее другими исследователями.

Ряд современных ботаников (А: А. Гроссгейм, 1937, 1949; М. И. Ильин, 1935, 1937; Д. И. Сосновский, 1927, 1928, 1948; А. Л. Тахтаджян, 1936, 1939, 1945) неоднократно подвергал и отдельные роды и группы *Centaureinae* критической ревизии. Однако до сегодняшнего дня самостоятельность отдельных родов трибы вызывает сомнение; не совсем ясны также и филогенетические связи между многими ее родами и т. д.

Отметим, что вопреки Гоффману, который при систематике васильков учитывает только строение паппуса или листочков околоцветника, современные ботаники учитывают целый комплекс признаков: строение цветка, рыльца, семянки, габитус, географический ареал и др.

Исходя из этого, нам кажется, что в общем комплексе упомянутых признаков будут представлять интерес также и данные о строении пыльцевых зерен некоторых родов трибы *Centaureinae*.

В настоящей работе нами изучены пыльцевые зерна 200 видов, принадлежащих к родам: *Acroptilon* Cass., *Amberboa* Less., *Amblyopogon* Fisch. et C. A. Mey., *Centaurea* Less., *Eremopappus* Takht., *Groscheimia* Sosn. et Takht., *Microlophus* Cass., *Psephellus* Cass., *Styzolophus* Cass., *Tetramorphaea* DC., *Tomanthea* DC., *Sosnovskya* Takht., *Cheirolepis* Boiss.

Род *AMBERBOA* (Less.)

(фиг. 1, рис. 1)

Пыльцевые зерна более или менее сплюсненно-сфероидальные, $R=33,4-35,2 \mu$, $E=35,4-48,6 \mu$; с полюсов округлые; трехбороздно-

поровые; поры очень крупные, округло-овальные, 7,6—13 μ ширины и 2,2—4,3 μ высоты; пленка пор гладкая; борозды очень короткие, сильно редуцированные, едва заметные у концов пор; крылья пор, а также и кольцевая борозда не развиты; поверхность зерен шиповатая, шипы 1,3—3,2 μ дл, коротко заостренные; в оптическом разрезе сэкзина образует наружный столбчатый слой 1,2—1,5 μ ширины из тонких и коротких столбиков и внутренний слой 2,3—5,2 μ ширины из крупных толстых, раздвоенных столбиков; первый из них образует мелкую зернистость поверхности, второй—сетчатость, состоящую из отдельных крупных зернышек; нэкзина тоньше сэкзины, равномерная.

Изученные виды: *A. glauca* (Willd.) Iljin., *A. biennis* (Iljin) Grossh., *A. moschata* (L.) Boiss., *A. pana* (Boiss.) Iljin., *A. sosnovskyi* Iljin., *A. turanica* Iljin., *A. suaveolens* (Willd.) Iljin.

Пыльца видов *A. glauca* и *A. biennis* отличаются от остальных видов более сплюсненной формой, очень толстыми (около 5,2 μ) наружным и внутренним столбчатыми слоями сэкзины. Вид *A. turanica* выделяется самыми тонкими слоями сэкзины (2,1 μ), а также и наименьшими шипами 1,3 μ длины. Самые крупные шипы (3,2 μ) среди изученных нами видов имеет *A. pana*. В остальном пыльца видов оказалась сходной и отличалась лишь общими размерами.

Пыльца рода *Amberboa* довольно сходна с пыльцой типа *Serratula* рода *Centaurea*, однако отличается от последней большей редукцией борозды. А. Гроссгейм (1937) предполагает, что род *Amberboa* произошел от рода *Centaurea*, однако редукционные процессы летучки у него пошли еще дальше. По всей вероятности, это относится и к пыльце.

Гоффман (Hoffman, 1891) включил род *Amberboa* в род *Centaurea* в качестве секции *Amberboa*. Однако современными ботаниками признана его самостоятельность.

Роды *AMBLYOPOGON* Fisch. et C. A. Mey., *PSEPHELLUS* Cass.

(фиг. 1, рис. 2)

Пыльцевые зерна более или менее сфероидальные или овальные, $P=26,9-49,5 \mu$, $E=28,8-34,7 \mu$, с полюсов более или менее трехлопастно округлые, трехбороздно поровые; поры почти округлые 6,5—15,5 μ в диаметре, с маленькими крыльями, короче длины зерна; пленка пор и борозд гладкая, кольцевая борозда выражена. В оптическом разрезе эктосэкзина образует толстый покровный слой в 1—2,2 μ , эндосэкзина у полюсов обычно выступает, равно утолщена и образует внутренний столбчатый слой; столбики одиночные, к концам слабо разветвленные; нэкзина образует гомогенный слой в 0,9—1,2 μ толщины, более утолщенная обычно по краям кольцевой борозды; поверхность зерен крупнозернистая с сетчатым рисунком.

Изученные виды: *Amblyopogon erivanensis* (Lipsky) Sosn., *A. integrifolius* (C. A. Mey) Boiss., *A. xanthocephalus* (Fisch. et C. A. Mey.) Sosn., *A. woronowii* Grossh., *Psephellus adjaricus* (Albov)

Grossh., 1. *P. carthalinicus* Sosn., 3. *P. daghestanicus* Sosn., 4. *P. dealbatus* (Willd.) Boiss., 5. *P. heterophyllus* Boiss. et Huet., 6. *P. hypoleucus* (DC.) Boiss., 7. *P. karabaghensis* Sosn., 8. *P. leucophyllum* (Bieb.) C. A. Mey. 9. *P. pambakensis* Sosn., *P. marschalliana* Spr.

Виды в пределах родов *Amblyopogon* и *Psephellus* отличаются в основном размерами и более или менее расположением отдельных зерен на поверхности, создающих крупную или мелкую сетчатость.

Так, например, в пределах рода *Psephellus* самую крупную сетчатость имеют зерна видов: *P. daghestanicus*, *P. dealbatus*, *P. sibirica* и *P. somcheticus*. По строению пыльцевых зерен роды *Amblyopogon* и *Psephellus* оказались очень сходными и найти какие-либо признаки пыльцы, отличающие эти два рода, нам не удалось.

Самостоятельность рода *Amblyopogon*, установленного Мейером и Фишером (Fischer et Meyer, 1828), до сегодняшнего дня оспаривается.

Гроссгейм приводит ряд признаков, по которым данный род наглядно отличается от рода *Centaurea* и считает вполне обоснованным его самостоятельность. Другие ботаники, как Д. Сосновский (1931), Н. Цвелев (1959) включают его в род *Centaurea* в качестве секции *Xanthopsis*. Такая же неясность существует и в отношении рода *Psephellus*, который также включают в род *Centaurea* секция *Psephellus* (DeCandolle, Декандоль, 1837; Ledebour, Ледебур, 1844; Н. Цвелев, 1959).

Морфологическое строение пыльцы родов *Amblyopogon* и *Psephellus* показывает большое сходство этих родов с типом *Psephellus* рода *Centaurea*.

Род *TOMANTHEA* DC.

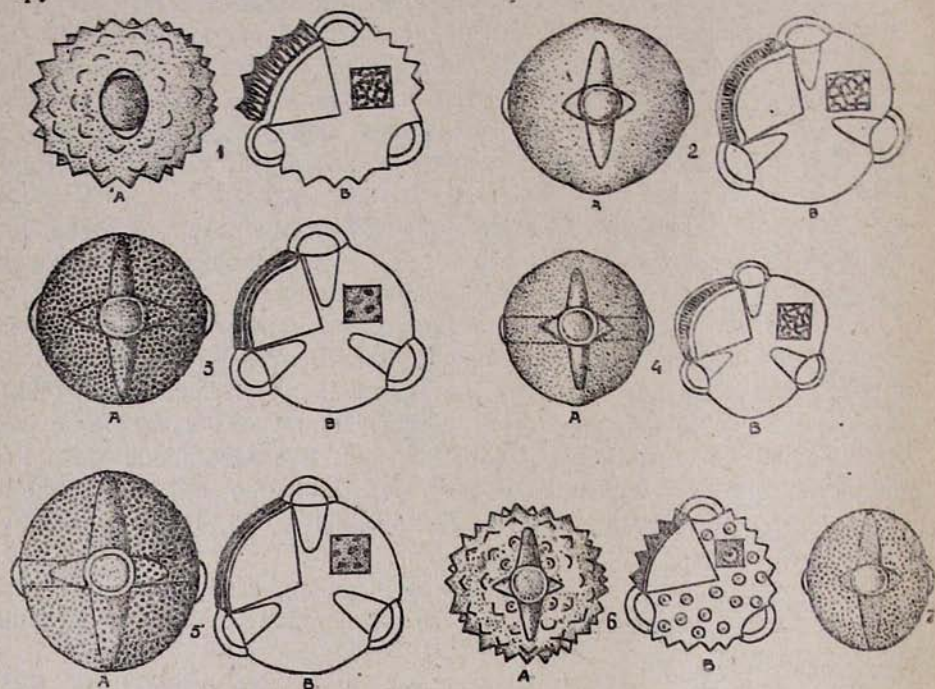
(Фиг. 1, рис. 3).

Пыльцевые зерна почти сфероидальные, $r=39,3-54,8 \mu$, $E=35,5-53,1 \mu$; с полюсов округлые, трехборозднопоровые; поры овально округлые с тонким околопоровым кольцом утолщенной интины; крылья пор и кольцевая борозда хорошо выражены; борозды длинные, туповатые, пленка пор и борозд тонкозернистая; эктосэкзина толстая— $0,6-0,7 \mu$; эндосэкзина— $0,8-0,9 \mu$, образует бугристый слой, в оптическом разрезе тонко заштрихована, чем обусловлена мелкая зернистость поверхности.

Исследованные виды—*T. araneosa* DC., *T. spectabilis* (DC.) Takht., *T. daralaghezica* (Fomin) Takht., *T. phaeopappa* (DC.) Takht.

Пыльцевые зерна изученных нами видов рода *Tomanthea* сходны между собой, что согласуется с группировкой их в один род (Тахтаджян, 1939). Среди них виды *T. araneosa* и *T. spectabilis* отличались более крупными бугорками, которые у *T. spectabilis* даже слегка заостренные, в то время как у остальных видов бугорки более туповатые.

В систематическом отношении род *Tomanthea* считается близким к группе *macrocephalae* (секции *Jasea*). От последней предполагается, что он произошел в процессе дальнейшей ксерофитизации (А. Тахтаджян, 1939). По строению пыльцы род *Tomanthea* отличается от видов группы *macrocephalae* значительной толщиной слоев спородермы и бо-



Фиг. 1. 1. *Amberboa sosnovskyi* Iljin, 2. *Psephellus leucopny lum* (Bieb.) C. A. Mey., 3. *Tomanthea aucherit* DC., 4. *Sosnovskya amblyolepis* (Ledeb.) Takht., 5. *Microlophus behen* (L.) Takht., 6. *Eremorappus pulchellus* (Ledeb.) Takht., 7. *Eremorappus hieropolitana* Boiss. Обозначения: А—вид сбоку, Б—вид с полюса.

лее мелкими, почти бугорковидными шипиками. С этой группой данный род более сближается через древние виды—*T. araneosa* и *T. spectabilis*.

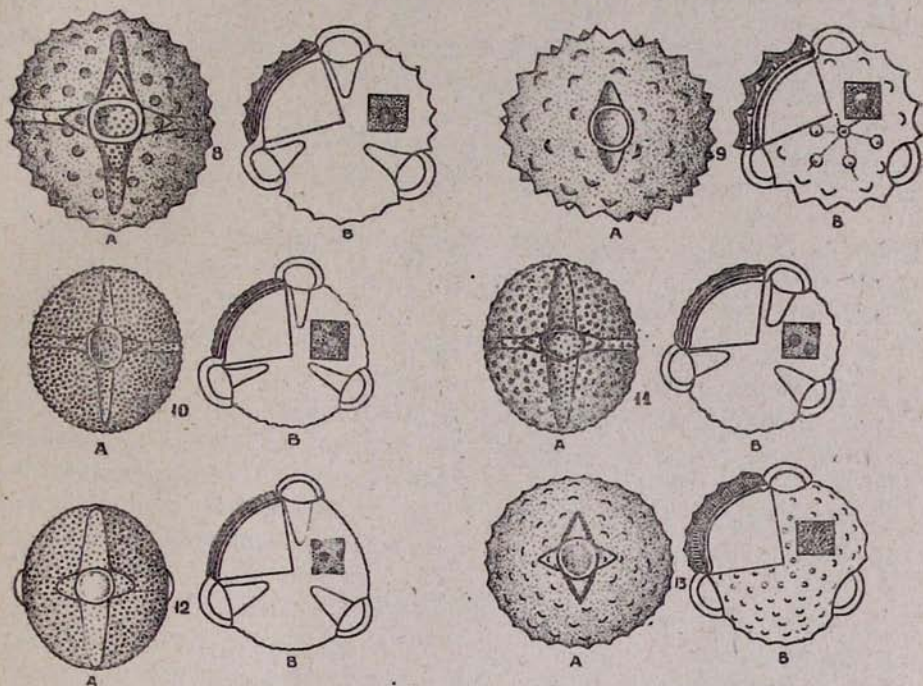
Род *Tomanthea* с одним видом—*T. phaeorappa* (DC.) Takht. был описан Декандолем (DeCandolle, 1837). Четыре другие вида этого рода он ошибочно отнес к роду *Amberboa*, которые в дальнейшем Буассье включил в род *Phaeorappus*. Границы рода *Tomanthea* были уточнены А. Тахтаджяном (1939), который включил в него вместе с другими видами и 4 вида из рода *Phaeorappus*. Он же привел полную характеристику данного рода на основе группы признаков: строения семянки, хохолка и наружных цветков.

По строению пыльцевых зерен род *Tomanthea* близок к типу пыльцы *Jasea* (гр. *tomentella*) рода *Centaurea*.

Род *SOSNOVSKYA* Takht.

(Фиг. 1, рис. 4)

Пыльцевые зерна почти сфероидальные, слегка сплюснутые с полюсов, $p = 33,3 \mu$, $E = 32,3 \mu$, с полюсов трехлопастно округлые; трехборзднопоровые, борозды неглубокие, короче длины зерна; поры почти округлые, $5,5 \mu$ в диаметре, с очень короткими крыльями пор; кольцевая борозда не выражена; пленка пор и борозд гладкая; экзина $3,5 \mu$ толщины, значительно толще экзины; эктосэкзина толстая, покровная $1,5 \mu$ толщины; эндосэкзина в оптическом разрезе образует хорошо выраженный столбчатый слой; столбики сближены парами, к концам разветвленные; поверхность зерен крупнозернистая, образующая сетчатость, постепенно уменьшающуюся к бороздам.



Фиг. 2. 1. *Grossheimia macrocephala* (Muss.-Puschk.) Sosn., 2. *Styzolopnus balsamita* Lam., 3. *Cheirolepis persica* Boiss., 4. *Chartolepis blebersteinii* Jaub. et Sp., 5. *Tetramorphaea brugueriana* DC., 6. *Acroptilon repens* (L.) DC.

Нами изучены виды *S. amblyolepis* (Ledeb.) Takht. и *S. ruprechitii* (Boiss.) A. Takht. Эти два вида оказались очень сходными по строению пыльцы, выявляя сходство с типом *Psephellus* рода *Centaurea*, куда входят также виды секции *Phalolepis* (Cass.) DC., *Odontolophus* (Cass.) DC., *Cyanus* DC. и *Psephelloideae* (Boiss.) DC.

Род *MICROLOPHUS* Cass.

(Фиг. 1, рис. 5)

Пыльцевые зерна овальные, $p = 37,7-39,6 \mu$, $E = 32,8-33,8 \mu$, с полюсов округлые, трехборзднопоровые; борозды широкие, длин-

ные, туповатые; поры овально-округлые, $1,5 \mu$ в диаметре; крылья пор, а также и кольцевая борозда хорошо выражены; эктосэксина $0,5 \mu$ толщины, покровная; эндосэксина $1,5 \mu$ толщины, образует бугорчатый слой тонко и нежно заштрихованный; поверхность крупнобугорчатая с очень слабо выраженной зернистостью.

Изученные виды: *M. behen* (L.). Takht. *M. szovitsianus* (Boiss.) Takht.

Пыльца упомянутых двух видов рода *Microlophus* имеет тождественное строение, отличаясь лишь общими размерами.

По морфологии пыльцы род *Microlophus* очень сближается с группой видов рода *Centaurea*, имеющих пыльцу типа *Jacea* (гр. *tomentella*).

Род *Microlophus* установлен Кассини (Cassini, 1826), однако позже другими авторами, как Гоффман (Hoffman, 1891), Декандоль (De Candolle, 1824) и др., он был отнесен к роду *Centaurea*. Род восстановлен А. Тахтаджяном (1945), к нему он относит и виды *M. szovitsianus* и *M. behen*, выделенные из рода *Centaurea*.

Род *EREMOPAPPUS* Takht.

(Фиг. 1, рис. 6)

Пыльцевые зерна сфероидальные, слегка сплюснутые с полюсов, $19,5 \mu$ длины и $20,8 \mu$ ширины; с полюсов округлые; трехборозднопоровые; борозды короче длины зерна, поры овально-округлые, с утолщенным кольцом интины; кольцевая борозда хорошо выражена; пленка пор и борозд гладкая; эктосэксина очень тонкая; эндосэксина образует двухрядный столбчатый слой с тонкими, к концам утолщенными столбиками; сэксина очень мелко точечно зернистая; поверхность зерен густо, крупношиповатая; шипы широкие, $2,5 \mu$ длины.

Изученные виды *E. pulchellus* (Ledeb.) Takht. и *E. hierapolitana*. Пыльцевые зерна *E. pulchellus* отсутствием внутреннего столбчатого слоя сэкчины сближаются с типом пыльцы *Jacea*, рода *Centaurea*, однако отличаются от них как длиной шипов, так и укороченной бороздой. Другой вид рода *E. hierapolitana* Boiss. (как отмечает также и Вагениц, Wagenitz, 1959) по данному признаку резко отличается от *E. pulchellus* длинной бороздой и очень мелкобугорчатой поверхностью (фиг. 2, рис. 7). Зерна *E. hierapolitana* принадлежат к совершенно другому, чем *E. pulchellus*, типу пыльцы, из другой линии специализации.

Как отмечает Н. Цвелев (1959), эти два вида отличаются друг от друга также и по ряду других морфологических признаков, что дает ему основание исключить *E. hierapolitana* из секции *Hualea* DC. рода *Centaurea* и отнести к секции *Phalolepis* DC. того же рода. Наши данные подтверждают несовместимость *E. pulchellus* и *E. hierapolitana*.

Род *Eremopappus* выделен из рода *Centaurea* А. Л. Тахтаджяном (1945) на основании целого ряда морфологических признаков, в том числе и строения пыльцы. Другие авторы, как Н. Цвелев (1959), его

вновь переносят в род *Centaurea* в качестве секции *Hyalea* DC., считая его лишь хорошо обособленной секцией. Наши данные еще раз говорят об оригинальности пыльцы рода *Eremorarpus* в пределах рода *Centaurea*.

Род *GROSSHEIMIA* Sosn. et Takht.

(Фиг. 2, рис. 1).

Пыльцевые зерна овально-округлые, $p = 25 - 37,7 \mu$; $E = 22,6 - 33,7 \mu$; с полюсов округлые, трехборозднопоровые; поры овально-округлые, $7 - 14 \mu$ в диаметре, борозды почти в длину зерна; крылья пор, а также и кольцевая борозда хорошо выражены; сэкзина толще нэкзины, в оптическом разрезе образует тонко заштрихованный столбчатый слой, чем обусловлена мелкозернистость общей поверхности; поверхность зерен шиповатая; шипы широкие, слегка заостренные (около $0,7 \mu$ длины).

Изученные виды: *G. helenioides* (Boiss. et Hauskn) Sosn. et Takht., *G. macrocephala* (Muss.-Puschk.) Sosn. et Takht., *G. ossica* C. Koch Sosn. et Takht.

Пыльцевые зерна всех указанных видов имели весьма сходное строение, среди них более или менее выделяется *G. ossica* var. *tuba*, наименьшими размерами шипиков. Пыльцевые зерна рода *Grossheimia* выявляют большое сходство с типом пыльцы *Jacea* (гр. *pergamacea*) рода *Centaurea*.

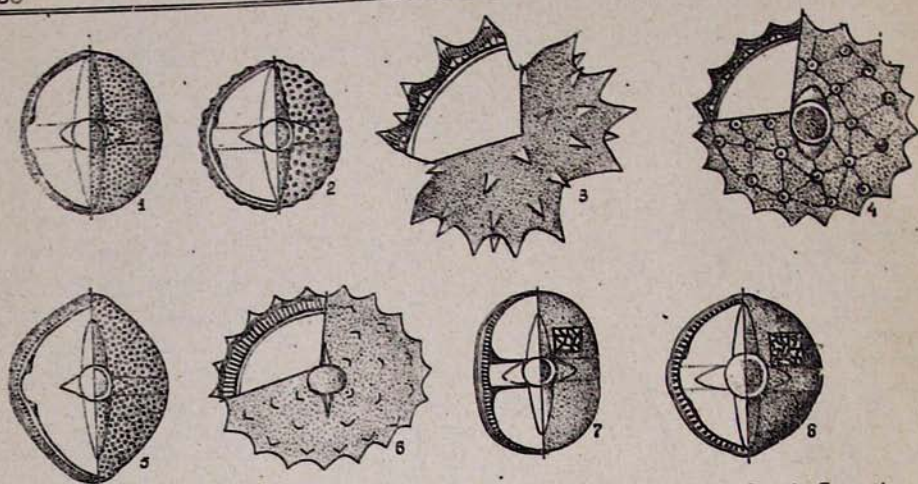
Род *Grossheimia* составлен из видов, помещенных в свое время Буассье (Boissier, 1875) в секцию *Jacea* рода *Centaurea*. Они выделены Д. Сосновским и А. Тахтаджяном (1945) на основании строения стебля, листьев, цветков, семянки и летучки, которыми они отличаются от видов секции *Jacea*.

Род *STIZOLOPHUS* Cass.

(Фиг. 2, рис. 2).

Пыльцевые зерна почти сфероидальные, слегка расширенные по экватору, $p = 31,2 - 33,8 \mu$; $E = 33,8 - 36,8 \mu$; с полюсов округлые, трехборозднопоровые; поры округлые $10,2 - 10,7 \mu$ в диаметре, без крыльев и кольцевой борозды; борозды равны $\frac{1}{2}$ длины зерна; пленка пор и борозд гладкая; сэкзина образует двухрядный наружный столбиковый слой, отдельные столбики которого к концам утолщены в виде барабанных палочек; внутренний столбиковый слой слабо выражен; шипы широко треугольные, наряду с мелкой зернистостью; от основания каждого шипа отходят утолщенные нити сэкзины, образующие очень крупную сетку.

Изученные виды: *S. coronopifolius* (Lam.) Cass. и *S. balsamita* Lam. Оба этих вида имеют сходный тип пыльцы, весьма близкий к типу *Centaureum* рода *Centaurea*.



Фиг. 1. *Centaurea meryonis* DC., 2. *C. jacea* L., 3. *C. centaurium* L., 4. *C. ruthenica* Lam., 5. *C. orientalis* L., 6. *C. rothrockii* Grinn. Trautv., 7. *C. cyanus* L., 8. *C. bella*

Род *Styzolophus* установлен Кассини (Cassini, 1827) на основании *S. coronopifolius*. В дальнейшем им же сюда был включен и *Centaurea balsamita* Lam. В системе Гоффмана (Hoffman, 1894) *Styzolophus* вновь включен в род *Centaurea* в качестве отдельной секции. Самостоятельность рода признана большинством ботаников.

Род *CHEIROLEPIS* Boiss.

(Фиг. 2, рис. 3)

Пыльцевые зерна овально-округлые, $r = 32,5 \mu$; $E = 28,2 \mu$; с полюсов округлые; трехборзднопоровые; борозды длинные, к концам сильно суженные; поры крупные, овально-округлые— $8,1 \mu$ в диаметре; крылья пор хорошо выражены, кольцевая борозда не развита; пленка пор и борозд тонкозернистая, поверхность зерен крупнобугорчатая, наряду с мелкой зернистостью, эктосэкзина тонкая, эндосэкзина образует бугорчатый слой с тонкой заштриховкой в оптическом разрезе.

Нами изучен вид *C. persica* Boiss.

Род *Cheirolepis*, включенный Буассье в род *Phaeorappus* (Boissier, 1845), им же позднее (1949) был выделен в самостоятельный род.

Род *Phaeorappus*, как отмечает А. Л. Тахтаджян (1936, 1939), в объеме, принимаемом Буассье, представлял собой весьма разнородную группу. Последнее доказывается и нашими палинологическими данными: роды *Tomanthea*, *Cheirolepis* и *Sosnovskya*, выделенные из рода *Phaeorappus*, имеют разные типы строения пыльцы (см. фиг. 1, рис. 3, фиг. 2, рис. 3 и фиг. 1, рис. 4).

Род *CHARTOLEPIS* Cass.

Фиг. 2, рис. 4

Пыльцевые зерна овальные или округло-овальные, $p = 36,7 - 49,2 \mu$, $E = 29,1 - 33,9 \mu$, с полюсов округлые; трехборозднопоровые; борозды по всей длине зерна; поры почти округлые с длинными крыльями; кольцевая борозда хорошо выражена; пленка пор и борозд мелкозернистая; поверхность зерен мелкошиповатая наряду с мелкой зернистостью; сэксина $1,5 - 1,7 \mu$ толщины; эктосэксина очень тонкая; эндосэксина в оптическом разрезе образует тонко заштрихованный столбчатый слой.

Нами изучены виды *C. tournefortii* Jaub. et Spach., *C. biebersteini* Jaub. et Spach. Из них первый вид отличается более крупными и по форме более округленными зернами.

По строению пыльцевых зерен род *Chartolepis* сходен с зернами типа *Jacea* рода *Centaurea* и с родом *Grossheimia*.

Род *Chartolepis* установлен Кассини (Cassini, 1827), хотя позднее Гоффман (1894) включил его в род *Centaurea* в качестве секции *Chartolepis*.

Род *TETRAMORPHEA* DC.

Фиг. 2, рис. 5

Пыльцевые зерна почти сфероидальные, $p = 24,2 \mu$; $E = 23,5 \mu$; с полюсов округлые; трехборозднопоровые; поры округлые — около $4,5 \mu$ в диаметре; крылья пор хорошо выражены; борозды по всей длине зерна; пленка пор и борозд зернистая; эктосэксина тонкая, покровная; эндосэксина образует бугорчатый слой, в оптическом разрезе тонко заштрихована; поверхность бугорчатая, наряду с очень мелкой зернистостью.

Нами изучен вид *T. bruguieriana* DC.

Тип пыльцы рода *Tetramorphea* имеет очень большое сходство с типом *Jacea* (гр. *sulphurea*) рода *Centaurea*.

Род установлен Декандалем (De-Candolle, 1833), хотя в системе Гоффмана (Hoffman, 1891) он вновь включен в род *Centaurea* в качестве секции *Tetromorphea*.

Род *ACROPTILON* Cass.

(Фиг. 2, рис. 6).

Пыльцевые зерна сфероидальные, слегка сплюснутые, $p = 41,6 \mu$; $E = 43,5 \mu$; с полюсов округлые; трехборозднопоровые; борозды короче длины зерна; поры крупные, почти округлые с очень тонким околопоровым кольцом, крылья пор очень маленькие, кольцевая борозда не выражена. В оптическом разрезе сэксина образует наружный столбчатый слой $0,5 \mu$ толщины с нежной и тонкой столбчатостью и внутренний столбчатый слой $1,5 \mu$ толщины, с крупными и толстыми, часто попарно сближенными столбиками; наружный слой

образует тонкую зернистость, внутренний—сложную сетчатость, состоящую из крупных отдельных зерен; поверхность с очень мелкими шипиками.

Нами изучен вид *A. repens* (L.) DC. Тип пыльцы рода *Acroptilon* довольно сходен с типом *Serratula* рода *Centaurea*, однако отличается от него наличием крыльев пор и тонкозернистой полосой краев борозд; последний признак характерен только для данного рода.

Род *Acroptilon*, включенный Гоффманом (Hoffman, 1894) в род *Centaurea* в качестве секции *Acroptilon*, еще Кассини (Cassini, 1827) был выделен в самостоятельный род и принимается большинством ботаников.

Род *CENTAUREA* Less.

(Фиг. 3).

По строению пыльцевых зерен род *Centaurea* не однороден. В пределах этого рода можно установить пять типов пыльцы, которые отличаются между собой в основном степенью редукции шипов и строением слоев спородермы, редко также и строением борозд и формой зерен. Выявленные нами типы пыльцы рода в основном совпадают с типами, приведенными Вагеницем (Wageniz, 1959), хотя среди изученных нами видов очень многие в его работе не охвачены.

Ниже приводим краткую характеристику типов пыльцы рода *Centaurea**.

Тип I. *Jasea*—пыльцевые зерна имеют сфероидальную или более продолговатую форму, трехборозднопоровые; борозды почти в длину зерна, поры с хорошо выраженными крыльями; кольцевая борозда хорошо развита; поверхность зерен бугорчатая или мелко шипиковая, до 1 или 1—2 μ высоты; эктосэкзина тонкая; эндосэкзина в оптическом разрезе образует тонко заштрихованный наружный столбчатый слой, чем обусловлена мелкозернистость общей поверхности. (Фиг. 3, рис. 1, 2).

При детальном исследовании в пределах этого типа можно выделить пять групп, представляющих постепенный переход от очень маленьких, едва заметных бугорков к шипикам. Эти группы легче всего выделяются по контурной линии зерен.

Группа *sulphurea* — контур зерен ровный или почти ровный.

Группа *tomentella* — контур зерен слегка неровный, слабо волнистый.

Группа *diffusa* — контур зерен наглядно, густо, мелко волнистый.

Группа *alutacea* — контур зерен крупно, тупо волнистый.

Группа *pergamasea* — контур зерен крупно, заостренно волнистый.

* Названия типов рода *Centaurea* мы оставляем так, как они обозначаются Вагеницем.

В тип *Jacea* входят следующие виды:

Группа *sulphurea*

- | | |
|-----------------------------|--------------------------------|
| <i>C. aegyptiaca</i> L. | <i>C. melitensis</i> L. |
| <i>C. diluta</i> Ait. | <i>C. nicaensis</i> All. |
| <i>C. eriophora</i> L. | <i>C. pamphylica</i> Boiss. |
| <i>C. ferox</i> Desf. | <i>C. phaeolepis</i> Coss. |
| <i>C. fragilis</i> Dur. | <i>C. polypodifolia</i> Boiss. |
| <i>C. fuscata</i> Desf. | <i>C. sinaica</i> DC. |
| <i>C. hyalolepis</i> Boiss. | <i>C. seridis</i> L. |
| <i>C. infestans</i> Dur. | <i>C. sulphurea</i> Willd. |
| <i>C. meryonis</i> DC. | |

Группа *tomentella*

- | | |
|-------------------------------------|----------------------------------|
| <i>C. albida</i> C. Koch | <i>C. linifolia</i> L. |
| <i>C. algeriensis</i> Dur. et Coss. | <i>C. lusitanica</i> Boiss. |
| <i>C. arenaria</i> Bieb. | <i>C. malacitana</i> Boiss. |
| <i>C. aspera</i> L. | <i>C. maritima</i> Sufour. |
| <i>C. calcitrapa</i> DC. | <i>C. myriocephala</i> Sch. Bip. |
| <i>C. ciliata</i> Friv. | <i>C. parviflora</i> Desf. |
| <i>C. dimorpha</i> Viv. | <i>C. polyacantha</i> Willd. |
| <i>C. divaricata</i> Wall. | <i>C. pyracantha</i> Boiss. |
| <i>C. fragilis</i> Dur. | <i>C. sphaerocephala</i> J. Jay |
| <i>C. glomerata</i> Vahl. | <i>C. tomentella</i> Hand. |
| <i>C. hyssopifolia</i> Vahl. | <i>C. ustulata</i> DC. |
| <i>C. iberica</i> Trev. | <i>C. uniflora</i> L. |
| <i>C. involucrata</i> Desf. | <i>C. zuccariniana</i> DC. |

Группа *diffusa*

- | | |
|------------------------------|-------------------------------------|
| <i>C. aggregata</i> Fisch. | <i>C. ovina</i> Pall. |
| <i>C. daghestanica</i> Sosn. | <i>C. pectinata</i> L. |
| <i>C. diffusa</i> Lam. | <i>C. schouwii</i> DC. |
| <i>C. friderici</i> Vis. | <i>C. squarrosa</i> Roth |
| <i>C. glastifolia</i> L. | <i>C. transcaucasica</i> Sosn. |
| <i>C. hyrcana</i> Bornm. | <i>C. tossiensis</i> Freyn et Sint. |
| <i>C. hyssopifolia</i> Vahl. | <i>C. trichocephala</i> Bieb. |
| <i>C. idaea</i> Boiss. | <i>C. virgata</i> Lam. |

Группа *alutacea*

- | | |
|------------------------------|-------------------------|
| <i>C. adamii</i> Willd. | <i>C. ambigua</i> Juss. |
| <i>C. alexandrina</i> Delile | <i>C. caprina</i> Stev. |
| <i>C. araneosa</i> Boiss. | <i>C. caspica</i> Stev. |

- | | |
|---------------------------------|---------------------------------|
| <i>C. cataonica</i> Boiss. | <i>C. haynoldi</i> Berb. |
| <i>C. cuspidata</i> Vis. | <i>C. jacea</i> L. |
| <i>C. densta</i> Ten. | <i>C. pyracantha</i> C. A. Mey. |
| <i>C. gulisaschwillii</i> Dumb. | <i>C. salicifolia</i> Bleb. |
| <i>C. hanrii</i> Jord. | <i>C. steveni</i> Bleb. |

Группа *pergamacea*

- | | |
|---|----------------------------|
| <i>C. banatica</i> Kern. | <i>C. lengyeli</i> Wagn. |
| <i>C. busambarensis</i> Guss. | <i>C. maculosa</i> Lam. |
| <i>C. coerulescens</i> Willd. | <i>C. micranthos</i> Gmel. |
| <i>C. carpatica</i> (Porc.) | <i>C. montana</i> L. |
| <i>C. caspica</i> Iljin | <i>C. nigra</i> L. |
| <i>C. diomedia</i> Jasp. | <i>C. pannonica</i> Hayek |
| <i>C. doccica</i> Borb. | <i>C. pergamacea</i> DC. |
| <i>C. dissecta</i> Hill. | <i>C. phrygia</i> L. |
| <i>C. helenioides</i> Boiss. et Hauskn. | <i>C. stenolepis</i> Kern. |

Подтип *Eremorappus* — пыльцевые зерна с довольно крупными (2,5 μ высоты) шипами; борозда наглядно короче длины зерна; кольцевая борозда отсутствует. Сюда относится только *Eremorappus pulchellus*.

Тип II. *Centaurium*. Пыльцевые зерна сфероидальные или сплюсненно-сфероидальные трехборозднопоровые, борозды $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$ длины зерна, поры крупные, почти округлые, без крыльев, кольцевая борозда не выражена, поверхность зерен шиповатая, шипы до 7 μ длины, широко треугольные или куполовидные; в оптическом разрезе сэскина образует наружный и внутренний столбчатые слои; столбики наружного слоя тонкие, к концам утолщены в виде барабанных палочек; столбики внутреннего слоя, толстые, расставленные; очень характерны для данного типа сэскиновые нитевидные утолщения, тянущиеся от основания шипов (фиг. 3, рис. 3, 4).

В тип *Centaurium* входят следующие виды:

- | | |
|----------------------------|--------------------------|
| <i>C. centaurium</i> L. | <i>C. ruthenica</i> Lam. |
| <i>C. alpina</i> L. | <i>C. tagana</i> Brot. |
| <i>C. phyllopoda</i> Iljin | |

Тип III. *Scabiosa*. Пыльцевые зерна эллипсоидальные или более или менее ромбоидальные, с полюсов трехлопастно-округлые, трехборозднопоровые, борозды слегка короче длины зерна; поры небольшие с крыльями; кольцевая борозда хорошо выражена; поверхность зерен бугорчатая; в оптическом разрезе сэскина образует довольно толстый, тонко заштрихованный наружный столбчатый слой и очень слабо дифференцированный внутренний столбчатый слой из толстых и коротких столбиков; поверхность зерен, кроме бугорчатости, мелкозернистая (фиг. 3, рис. 5).

В тип *Scabiosa* входят следующие виды:

- | | |
|-------------------------------|--------------------------------------|
| <i>C. amblensis</i> Graells | <i>C. ornata</i> Willd. |
| <i>C. adressa</i> Ledeb. | <i>C. phyllocephala</i> Boiss. |
| <i>C. apiculata</i> Ledeb. | <i>C. raguzina</i> L. |
| <i>C. cana</i> C. A. Mey. | <i>C. reflexa</i> Lam. |
| <i>C. carduiformis</i> DC. | <i>C. salonitana</i> Vis. |
| <i>C. ceratophylla</i> Tenore | <i>C. scabiosa</i> L. |
| <i>C. collina</i> L. | <i>C. sosnovskiyi</i> Grossh. |
| <i>C. glehnii</i> Trautv. | <i>C. sprunneri</i> Boiss. et Heldr. |
| <i>C. granatensis</i> Boiss. | <i>C. spinosa</i> Rochel |
| <i>C. orientalis</i> L. | <i>C. spinulosa</i> Rochel |

Тип IV. *Serratula*. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, или сплюсненно сфероидальные, трехборозднопоровые, борозды до $\frac{1}{2}$ длины зерна; поры почти округлые, без крыльев, кольцевая борозда не выражена; шипы до 4 μ высоты, в оптическом разрезе сэкзина образует четко выраженный наружный и внутренний столбчатый слой; столбики наружного слоя тонкие, к концам утолщенные в виде барабанных палочек; столбики внутреннего слоя длинные, к концам более или менее разветвленные, поверхность зерен крупнозернистая, образующая сложную сетчатость (фиг. 3, рис. 6).

К типу *Serratula* относится пыльца следующих видов:

- | | |
|------------------------------|----------------------------|
| <i>C. americana</i> Nett. | <i>C. monanthos</i> Georg. |
| <i>C. rothrockii</i> Greenm. | <i>C. calva</i> Ledeb. |

Тип V. *Psephellus*. Пыльцевые зерна сфероидальные или более продолговатые, с выступами у концов; с полюсов трехлопастно-округлые, трехборозднопоровые; борозды слегка короче длины зерна, поры овальные с крыльями, кольцевая борозда хорошо выражена; в оптическом разрезе сэкзина образует четко выраженный внутренний столбчатый слой, отдельные столбики которого к концам слегка или довольно наглядно разветвляются, эктосэкзина образует толстый покровный слой; поверхность зерен крупнозернистая с сетчатым расположением (фиг. 3, рис. 7, 8).

К типу *Psephellus* относятся следующие виды:

- | | |
|---------------------------------------|--|
| <i>C. adjarica</i> Alb. | <i>C. hyalolepis</i> Boiss. |
| <i>C. bagadensis</i> Woronow | <i>C. hymenolepis</i> Trautv. |
| <i>C. bella</i> Trautv. | <i>C. integrifolia</i> C. A. Mey. |
| <i>C. dealbata</i> Willd. | <i>C. leuzeoides</i> Walp. |
| <i>C. carthalinica</i> (Sosn.) Sosn. | <i>C. mucronifera</i> DC. |
| <i>C. cyanus</i> L. | <i>C. montana</i> L. |
| <i>C. cyanoides</i> Berggr. et Wahlb. | <i>C. nigrofimbria</i> (C. Koch) Sosn. |
| <i>C. dealbata</i> Willd. | <i>C. ochroleuca</i> Puschk. |
| <i>C. depressa</i> Bieb. | <i>C. pyrrhoblefara</i> Boiss. |
| <i>C. fischeri</i> Willd. | <i>C. pecho</i> Alb. |

C. simplicicaulis Boiss.
C. tao-chia Sosn.
C. trinervia Stev.

C. triumfettii All.
C. zangezura Grossh.

Изучение пыльцевых зерен 13 родов трибы *Centaureinae* показало, что хотя эти роды по другим признакам отличаются от рода *Centaurea*, на основании чего их и выделяют в самостоятельные роды, однако по строению пыльцевых зерен они имеют большое сходство с типами пыльцы рода *Centaurea*. Такое несоответствие между палинологическими и другими таксономическими признаками, кажется можно объяснить консервативностью пыльцы данной группы. Можно предположить, что у исследованных нами родов в ходе филогенеза разные части цветка, а также другие органы растения претерпели ряд изменений, однако пыльца их очень мало или вовсе не изменилась, оставаясь сходной с теми же группами, от которых произошли эти роды.

Важно отметить, что, как показывают литературные данные (Wagenitz, 1959), а также и наши исследования, все остальные роды трибы *Centaureinae* (около 35) по строению пыльцевых зерен укладываются с небольшими отклонениями в рамки типов пыльцы рода *Centaurea*. Этот факт свидетельствует о том, что строение пыльцы в данной трибе не может служить основой для родового разграничения, так как пыльца родов всей трибы делится всего на шесть типов. Однако палинологические данные дают нам возможность выявить пути развития отдельных групп родов, установить родственную связь между ними, а также помочь уточнить внутривидовую систематику.

Пыльцу изученных нами родов можно сгруппировать в три ясно очерченные группы. В первую группу входят роды *Chartolepis*, *Cheileolepis*, *Grossheimia*, *Eremorappus*, *Microlophus*, *Tetramorphaea*, *Tomanthea*, среди которых несколько выделяется род *Eremorappus*. Пыльца этой группы очень сходна с пылью типа *Jacea* рода *Centaurea*, хотя ее представители связаны с разными группами видов этого типа.

Вторую группу составляют роды *Amberboa*, *Acroptilon* и *Styzolophus*. Из них первые два близки к типу *Centaureum*, а последний — к типу *Serratula* рода *Centaurea*. Наконец, к третьей группе относятся роды *Amblyopogon*, *Psephellus* и *Sosnovskya*, пыльца которых очень напоминает пылью типа *Psephellus* рода *Centaurea*. Большое сходство пыльцевых зерен упомянутых родов с типами пыльцы, встречаемой в роде *Centaurea*, показывает, что, действительно, последний был исходным как для упомянутых родов, так и для многих родов трибы *Centaureinae*.

Относительно рода *Centaurea*, в пределах которого выделяется пять типов пыльцы*, мы можем сказать следующее. Вагениц (Wagenitz, 1959) предполагает, что общая эволюция пыльцы в роде *Centaurea* s. l. пошла по направлению редукции шипов и упрощения строения слоев спородермы. При таком подходе в приводимой им схеме исход-

* Вагениц их группирует в семь типов.

ное положение занимают типы, которые имеют самые длинные шипы и самое сложное строение спородермы (внутренний и наружный столбчатые слои), т. е. типы *Serratula* и *Centaureum*. От таких зерен путем редукции внутреннего столбчатого слоя и частично шипов возникли, с одной стороны, типы *Jacea* и *Scabiosa*, с другой, путем редукции внутреннего столбчатого слоя и шипов (полностью) возникли типы *Dealbata*, *Montana* и *Cyanus*. Такое взаимоотношение между типами кажется довольно вероятным, если учесть в основном строение спородермы, т. е. характер шиповатости и скульптуру экзины пыльцевых зерен. Однако, если принимать во внимание другой довольно важный признак—строение борозд и пор (который не учитывается Вагеницем при построении схемы), то эволюционное взаимоотношение типов представляется несколько иным.

Пыльцевые зерна типов *Serratula* и *Centaureum*, стоящие в основе схемы Вагеница, наряду с длинными шипами и сложным строением слоев имеют очень короткие, часто сильно редуцированные (особенно у типа *Centaureum*)* борозды (фиг. 3, III, рис. 3, 4, 6).

По всем данным, у борозднопоровых зерен и частично у сложноцветных эволюция пыльцы пошла в сторону редукции борозд, путем постепенного укорачивания которых и возникли поровые зерна этого семейства. В пределах семейства сложноцветных можно найти самые различные стадии редукции апертур, начиная от очень длинных до настоящих поровых. Исходя из этого, трудно представить себе, что зерна типов *Serratula* и *Centaureum*, имевшие наиболее короткие борозды, дали начало остальным типам, имевшим очень длинные борозды. При исходном положении этих родов довольно резкий переход получается и к типу *Psephellus*, представляющему отдельную линию. Отсутствие у них крылатых пор и кольцевой борозды, наличие экзиновых нитей на поверхности зерен—это признаки, свойственные только этим двум типам. Все это дает нам основание предполагать, что эти типы принадлежат к иной линии развития, чем тип *Jacea*. В лице типов *Serratula* и *Centaureum* в роде *Centaurea* мы имеем представителей, по всей вероятности, другой, во всяком случае не центральной линии развития.

Следовательно, тип *Centaureum*, представляющий собой секцию *Centaureum* рода *Centaurea*, выделяется среди остальных секций довольно своеобразным сочетанием признаков строения пыльцы. Напомним, что Кассини (Cassini, 1827) в свое время, выделяя эту секцию из остальных, только ее и включал в род *Centaurea*.

Нам кажется, что в роде *Centaurea* основной тип пыльцы, это тип *Jacea*: пыльцевые зерна с длинными бороздами, крылатыми порами, хорошо развитой кольцевой бороздой; спородерма из однорядного столбчатого слоя; поверхность зерен мелкобугорчатая или покрыта

* По Вагеницу, типы *dealbata*, *montana* и *cyanus*.

мелкими шипиками не длиннее 1,5—2 μ, наряду с мелкой зернистостью.

Наличие в пределах типа *Jasea* самого большого числа форм (см. группы), преобладание этого типа у большинства секций рода говорят о том, что тип *Jasea* имеет большие эволюционные возможности прогрессировать и давать начало пыльце многих родов трибы.

Три основных типа пыльцы, встречающихся в роде *Centaurea*, (*Centaureium*, *Jasea* и *Pserphellus*), как нам кажется, представляют собой три разные филетические линии, которые идут по всей трибе от разных групп древних представителей трибы.

Ե. Մ. Ավետիսյան

CENTAUREINAE ՏՐԻԲԱՅԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ՑԵՂԵՐԻ ՊԱԼԻՆՈՍԻՍՏԵՍԱՏԻԿԱՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Compositae ընտանիքի Centaureinae տրիբայի սիստեմատիկան հասանելի կապված է մեծ դժվարությունների հետ, որը պայմանավորված է նրանով, որ մինչ այժմ չի մշակված այս խմբի բնական սիստեման: Տրիբայի հին սիստեման, որ կազմել է Հոֆմանը (1887), հիմնված էր միայն առանձին, իսկ երբեմն էլ ոչ էական հատկանիշների վրա, ուստի և այժմ չի կարող բավարար համարվել:

Ժամանակակից մի շարք բուսաբաններ, ինչպես Ա. Ա. Գրոսսդեյմը, Մ. Մ. Իլլինը, Դ. Ի. Սոսնովսկին և Ա. Լ. Թախտաշյանը, իրենց աշխատություններում քննադատորեն վերանայել են տրիբայի առանձին ցեղերի կամ տեսակների սիստեմատիկան: Չնայած դրան մինչև այժմ կան շատ վիճելի, ինչպես նաև անհայտ հարցեր, կապված այս խմբի առանձին ցեղերի ինքնուրույնության և ցեղակցական կապերի հետ: Նշենք, որ Ի տարբերություն Հոֆմանի սկզբունքներին, ժամանակակից բուսաբանները, Centaureinae տրիբայի դասակարգման հիմքում դնում են ոչ թե մեկ, այլ մի ամբողջ շարք հատկանիշների կոմպլեքս: Նկատի ունենալով այն որ պալինոլոգիական ուսումնասիրության մեթոդը դարձել է ժամանակակից բուսաբանության անհրաժեշտ մեթոդներից մեկը, հեղինակն այս աշխատանքում կիրառում է այն, Centaureinae տրիբայի մի շարք ցեղերի նկատմամբ: Ուսումնասիրություններից պարզվում է, որ ուսումնասիրված 14 ցեղերը չնայած մի ամբողջ խումբ հատկանիշներով տարբերվում են *Centaurea* ցեղից (որի հիման վրա և անջատված են նրանցից որպես ինքնուրույն ցեղեր), սակայն ծաղկափոշու կազմության նրանք նման են այդ ցեղի այն խմբերին, որոնցից նրանք առաջացել են: Այս փաստը միանգամ ևս հաստատում է ծաղկափոշու կառուցվածքի կոնսերվատիվությունը մյուս հատկանիշների նկատմամբ: Ծաղկափոշու տիպերի վերլուծությունը օգնում է հասկանալու *Centaurea* ցեղի սեկցիաների փոխարարներությունը և ճշտելու նրա սահմանները: Բացի վերը հիշվածից, պարզվում է նաև, որ *Centaurea* ցեղի ներսում ծաղկափոշու էվոլյուցիան

դնացել է 3 ուղղութիւններով, որոնք բացահայտուած են ամբողջ տրիբայի ներսում: Ենթադրւում է, որ այդ ուղղութիւնները 3 տարբեր ֆիլետիկ գծեր են, որոնք միանում են տրիբայի առանձին խմբերի հնագույն ներկայացուցիչների հետ, և ոչ թե միմյանց հետ *Centaurea* ցեղի ներսում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Гроссгейм А. А. Материалы к познанию декоративных сухоцветов Закавказья. Род *Amblyopogon* (F. et M.) J. et Sp. Труды по прикл. бот., ген. и селекции, сер. 2, 2, 1937.
- Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. Москва, 1949.
- Ильин М. М. О положении некоторых родов в подтрибе *Centaureinae*. „Сов. бот.“, 5, 1935.
- Ильин М. М. Новый род и новые виды сложноцветных. Бот. мат. герб. Бот. ин-та АН СССР, 7, 3, 1937.
- Козо-Полянский Б. М. О систематическом положении сем. *Compositae*. „Журн. Русс. бот. общ.“, т. 8, 1923.
- Сосновский Д. И. Критический обзор рода *Psephellus* (Cass.) DC. Днев. Всес. съезда бот. в Ленинграде, 1928.
- Сосновский Д. И. О двух секциях рода *Centaurea* L. s. st. Вестник Тифл. Бот. сада, нов. серия, вып. 5—6, 1931.
- Сосновский Д. И., Тахтаджян А. Л. Ревизия кавказских представителей *Centaureinae*. II. О новом роде *Grossheimia*. ДАН АрмССР, 1945.
- Сосновский Д. И. Обзор представителей рода *Psephellus* (Cass.) D. Sosn. Заметки по сист. и геогр. растений, вып. 4, 1948.
- Тахтаджян А. Л. Краткий обзор рода *Sosnovskya* Takht. gen. nov. „Сов. бот.“, 5, 1936.
- Тахтаджян А. Л. *Eremorappus* Takht. genus novum compositarum. ДАН АрмССР, 2, 1, 1936.
- Тахтаджян А. Л. Конспект рода *Tomanthea* DC. Тр. молодых научных работников, посвященные XX годовщине ВЛКСМ, 1939.
- Цвелев Н. Н. Критические заметки о некоторых секциях рода *Centaurea* L. Бот. мат. герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, АН СССР, т. 19, 1959.
- Boissier. E. *Flora orientalis*, III, 1875.
- Cassini A. *Dictionnaire des sciences naturelles*, 50, 1827.
- Erdtman G. *Pollen morphology and Plant Taxonomy*, Stockholm, 1952.
- Fischer et Meyer ex De Candoille, *Prodromus*, VI, 1837.
- Hoffman. In *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, IV, 5, 1891.
- Ledebour E. *Flora Rossica*, 2, 1844.
- Wagenitz G. *Pollen morphologie und sistematik in der Gattung Centaurea* L. *Flora*, Jena, Bd. 142, 1959.
- Wodehouse R. *Pollen grains*. New-York, 1935.

