

В. Ш. АГАБАВЯН

СТРОЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ И СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА
ПАРНОЛИСТНИКОВЫХ

В семейство *Zygophyllaceae* (парнолистниковые) входит 26 родов и свыше 250 видов, встречающихся в самых разнообразных климатических условиях обоих полушарий, от стран с умеренно жарким климатом до тропиков. В основном это галофиты или ксерофиты, деревья, многолетние травы, реже однолетники с супротивными мясистыми или кожистыми листьями, часто густоопушенные. Цветки актиноморфные, в кистевидных соцветиях. Плод в большинстве случаев раскрывающаяся коробочка, реже ягодообразный.

Впервые парнолистниковые были выделены в качестве отдельного семейства Р. Брауном (1814), а затем признаны и поддержаны Декандаллем (1824), Бентамом и Гукером (1862), Энглером (1931) и рядом других авторов. Жюсье (1825), а позднее Байон (1873) считали, что семейство *Zygophyllaceae* необходимо включать в качестве подсемейства в семейство *Rutaceae*. К этому же кругу родства Байон относил также семейства *Спеогасеае* и *Simarubaceae*. Это мнение было основано на переоценке систематической ценности отдельных совпадений в строении цветка у семейств *Zygophyllaceae* и *Rutaceae*. Бентам и Гукер (1862) пересмотрели подобную трактовку семейства *Zygophyllaceae* и на основании строения плодов подтвердили правильность выделения парнолистниковых в отдельное самостоятельное семейство. Семейство *Zygophyllaceae*, а также семейства *Simarubaceae*, *Rutaceae*, *Burseraceae* были отнесены в отдельный порядок *Geraniales*. Этой же точки зрения придерживался Энглер (1931), который проводил четкую линию между семействами *Rutaceae* и *Zygophyllaceae* по наличию у первого масляных ходов. Одновременно он считал, что эти два семейства систематически тесно связаны и устанавливал эти связи через подсемейства *Peganoideae* и *Tetradiclioideae*. Энглер подчеркивал систематическую гетерогенность парнолистниковых, выделяя в пределах этого семейства семь подсемейств. Это, в особенности, относится к подсемействам *Chitonioideae*, *Balanitoideae*, *Nitrarioideae*, *Peganoideae* и *Tetradiclioideae*. Они не могут быть отнесены к типичным парнолистниковым, но в то же время их нельзя сближать и с семейством *Simarubaceae*. Хатчинсон (1959) относит семейство *Zygophyllaceae* к порядку *Malpigiales*, куда он включает и семейство *Balanitaceae*, на изолированное положение которого указывалось выше. Тахтаджян (1959) включает семейство

Zygophyllaceae в порядок Geraniales, куда он относит также семейства Malpigiaceae, Balanitaceae, Connaraceae, Limnanthaceae, Geraniaceae, Linaceae, Oxalidaceae и др.

Палинологически как порядок Geraniales в целом, так и семейство Zygophyllaceae гетерогенны. В большинстве случаев отдельные группы, занимающие спорное положение в системе, хорошо различаются палиноморфологически. В пределах семейства Zygophyllaceae встречаются пыльцевые зерна, принадлежащие к самым разнообразным морфологическим типам: меридионально-бороздные, меридионально-борозднопопоровые, скрытобороздные, рассеяно-многопоровые и т. д., (Эрдтман, 1952; Агабабян, 1964). Поэтому изучение строения их пыльцевых зерен представляет большой интерес не только с палиноморфологической, но также и с палиносистематической точки зрения. Это особенно относится к таким подсемействам, как Nitrrarioideae, Chltonioideae, Peganoideae, Tetradiclioideae, Balanitoideae.

При дальнейшем изложении материала мы будем придерживаться несистематической трактовки, предложенной для семейства Zygophyllaceae Энглером (1931).

Методика

Пыльца обрабатывалась двумя методами: упрощенным ацетолизом (Аветисян, 1950) и методом окрашивания основным фуксином, предложенным Смольяниновой и Голубковой (1950). Изучение апертур, слоев спородермы, скульптурных элементов спородермы и других деталей строения пыльцевых зерен проводилось на препаратах, обработанных упрощенным ацетолизным методом, формы и размеров — на препаратах, окрашенных фуксином. Микрофотографии выполнены с препаратов, окрашенных фуксином, при помощи микрофотонасадки МНФ-3. Зарисовки отдельных деталей — при помощи рисовального аппарата Аббе.

Семейство ZYGOPHYLLACEAE — ПАРНОЛИСТНИКОВЫЕ

Подсемейство I. PEGANOIDEAE ENGL.

Триба I. PEGANEAE ENGL.

Род I. PEGANUM L.

P. mexicanum A. Gray. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), почти сфероидальные, несколько сплюснутые в направлении полярной оси, с полюсов округло-треугольные.

Борозды широкие, длинные, с крупной, хорошо очерченной порой, слегка вытянутой в меридиональном направлении. Скульптурных элементов на мембранах пор и борозд нет. При обработке ацетолизным методом мембрана пор обычно разрывается и ее края заворачиваются наружу, вследствие чего пора кажется более широкой, чем это есть на самом деле.

Спородерма сетчатая, неравномерно-ячеистая, с перегородками и ячейками сетки, состоящими из одного ряда столбиков. К бороздам и апо-

кольпиумам ячеек сетки не мельчают. Спородерма состоит из 3-х хорошо различимых слоев: сэкзины (в которой хорошо заметны слои экт-и эндсэкзины), имеющей столбчатое строение; равной ей по толщине нэкзины и довольно толстой интины. Последние два слоя имеют однородную структуру. Слои сэкзины и нэкзины под апертурой резко утончаются и почти совсем незаметны в области пор, в то время как слой интины остается без изменений. Изученный образец: Mexico, Palmer.

P. nigellastrum Bunge. Пыльцевые зерна почти сферондальные, меридионально 3-борозднопоровые (поровидные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округлые.

Борозды длинные, узкие, с очень плохо заметной (даже при обработке ацетилизной смесью) порой. Скульптурной орнаментации борозд не наблюдается. Края борозд неровные, с ясно заметными утолщениями.

Спородерма сетчатая, равномерно-ячеистая, с перегородками ячеек из одного ряда столбиков. В отличие от предыдущего вида, здесь слой нэкзины остается под порой и бороздой почти без изменения своей толщины, чем и обусловлено то, что пора (или поровидная зона) плохо различима, т. к. ее мембрана почти не отличается по толщине от мембраны борозды.

От *P. mexicanum* A. Gray этот вид отличается размерами пыльцевых зерен, строением апертур, сравнительно более крупными ячейками сетчатого узора спородермы, а также строением отдельных слоев спородермы в апертуре. Ниже приводятся размеры изученных видов (табл. 1).

Т а б л и ц а 1
(в м)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертур	Ширина мекольпиума	Диаметр апокольпиума	Толщина слоев спородермы		
						сэкзина	нэкзина	интина
<i>P. mexicanum</i> A. Gray	22,7	25,7	7,1	15,1	6,3	0,9	0,9	0,4
<i>P. nigellastrum</i> Bge.	14,7	16,1	2,2	8,9	2,2	0,7	0,6	0,2

Подсемейство II. CHITONIOIDEAE ENGL.

Триба II. CHITONIEAE ENGL.

Род 2. CHITONIA MOQ. ET SESSE

C. mexicana Moq. et Sesse. Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздные (скрытобороздные, 3-зоникольпатные), эллипсоидальные, несколько вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-лопастные.

Борозды очень широкие, короткие, на концах тупоокруглые, край борозды неровный и очень нечетко выражен. Мембрана борозд рассеяно-крупногранулированная. Скульптурное покрытие мембраны борозд является причиной того, что края их заметны очень плохо.

Спородерма сетчатая, неравномерная, изогнутоперегородчатая, с толстыми, неясно четковидными стенками ячеек сетки, которые незначительно мельчают в направлении апокольпиумов и краев борозд. Сэкзина покровная, стенки ячеек сетки двустолбчатые, головки двух соседних столбиков сливаются, образуя грибовидную шляпку, окруженную тегиллюмом. В области борозд тегиллюм исчезает, ножки столбиков укорачиваются и остаются слившиеся головки столбиков, образующие гранулярное покрытие мембраны борозд. Нэкзина несколько тоньше сэкзины, гомогенная, интина тонкая.

C. acuminata (Rose et Painter) Engl. (Эрдтман, 1952). Для этого вида приводится тот же тип строения сэкзины, однако *C. acuminata* несколько отличается от *C. mexicana* своими размерами. Ниже приводятся размеры изученных видов (табл. 2).

Т а б л и ц а 2
(в μ)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертур	Ширина мезокольпума	Диаметр апокольпума	Толщина слоев спородермы		
						сэкзина	нэкзина	интина
<i>C. mexicana</i> Moq. et Sesse	58,2	43,1	—	25,8	12,6	1,6	0,7	0,2
<i>C. acuminata</i> (Rose et Painter) Engl.	52	40	—	—	—	—	—	—

Изученный образец *C. mexicana* Moq. et Sesse: Mexica, Karvinsky. К этой же трибе Энглер (1931) относит род *Viscainoa* (*V. geniculata*), пыльцевые зерна которого имеют много общих черт с родом *Chitonipia*. Оба рода принадлежат к одному и тому же морфологическому типу и очень близки по строению отдельных деталей спородермы и апертур. По строению пыльцевых зерен триба *Chitonieae* хорошо отличается от трибы *Sericodeae*, относящейся к этому же подсемейству. Пыльцевые зерна *Sericodes greggii* (Эрдтман, 1952) принадлежат к разным морфологическим типам и, кроме того, отличаются от предыдущей трибы рядом таких существенных признаков, как строение мембран борозд, строение слоев спородермы и строение апертур.

Подсемейство III. TETRADICLIOIDEAE ENGL.

Триба III. TETRADICLIDEAE ENGL.

Род 3. TETRADICLIS STEV. EX BIEB.

T. tenella (Ehrenb.) Litw. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), эллипсоидальные, вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округлые. Указание Эрдтмана на то, что у этого вида, наряду с меридионально 3-борозднопоровой пылью, встречается также 6-морщиноапертурная, на просмотренном нами материале не подтвердилось.

Борозды длинные, узкие, с ровным, четко выраженным краем и хорошо очерченной порой, слегка расширенной в экваториальной плоскости, с боков прикрытой складками борозды. Концы борозд заостренные. Мембрана борозд и пор лишена каких-либо скульптурных элементов. Борозды на одном из полюсов (дистальном?) сливаются концами (чаще две, а иногда и все три), на другом же остаются свободными.

Спородерма струйчато-гранулированная, струйчатые элементы располагаются в меридиональном направлении и особенно хорошо заметны в мезокольпиумах. Сэкзина толстопокровная, одностолбчатая, равная по толщине или несколько тоньше нэкзины. Интина тонкая, хорошо заметная при окрашивании основным фуксином.

Длина полярной оси пыльцевого зерна—21,0 μ , диаметр экватора—17,8 μ , диаметр пор—3,6 μ , ширина мезокольпиума—11,1 μ , диаметр апокольпиума (проксимальный полюс)—6,4 μ , толщина слоев спородермы: сэкзины—1,1 μ , нэкзины—1,3 μ , интины—0,6 μ .

Изученный образец: Средняя Азия, Самарканд; О. А. и Б. А. Федченко.

Подсемейство IV. AUGEOIDEAE ENGL.

Триба IV. AUGEEAE ENGL.

Род 4. AUGEA THUNB.

A. capensis Thunb. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), сжатые в направлении полярной оси, с полюса округло-треугольные.

Борозды укороченные, с концов округлые, с четко очерченной порой, которая слегка выходит за ее пределы. По бокам пор имеется более светлая, вытянутая в экваториальном направлении зона, лишенная типичной для всей поверхности пыльцевого зерна скульптуры. Пора образуется в результате пересечения под прямым углом двух борозд: меридиональной и экваториальной. В пользу этого предположения говорит следующее: меридиональная борозда испытывает явную тенденцию к редукции с одновременной специализацией поры, наличие остатков борозд в экваториальной плоскости, точнее, остатков опоясывающей борозды, пересекающей меридиональную под прямым углом, и отсутствие в этой зоне скульптурных элементов, характерных для всей остальной поверхности пыльцевого зерна.

Спородерма с маловыразительной, мелкочаистой сеткой, довольно толстая. Сэкзина столбчатая, со стенками ячеек из одного ряда столбиков. Головки столбиков очень плохо заметны, ножки свободные, короткие. Нэкзина гомогенная, толще сэкзины. Интина толстая, отчетливо заметная, особенно в области пор, где она несколько утолщается.

Длина полярной оси пыльцевого зерна—23,7 μ , диаметр экватора—28,1 μ , диаметр пор—4,3 μ , ширина мезокольпиума—17,1 μ , диаметр апокольпиума—16,7 μ . Толщина слоев спородермы: сэкзины—1,0 μ , нэкзины—1,3 μ , интины—0,6 μ .

Изученный образец: *Caput Bonae*, Zeyher.

Подсемейство V. ZYGOPHYLLOIDEAE ENGL.

Триба V. ZYGOPHYLLEAE ENGL.

Подтриба I. FAGONIINAE ENGL.

Род 5. FAGONIA TOURN.

F. cretica L. Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздные (3-зоникольчатые), эллипсоидальные, вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-лопастные.

Борозды длинные, не очень широкие, к концам клиновидно-заостренные, поры не выражены. При окрашивании пыльцевых зерен основным фуксином заметна некоторая тенденция к утончению мембраны борозды в экваториальной зоне (борозднопоровидность?). Эта область при обработке ацетоллизным методом лопается, создавая впечатление поры с рваными краями.

Спородерма сетчатая, неравномерно-ячеистая, однако ячеи сетки не мельчают в направлении борозд и апокольпиумов. Стенки ячей тонкие, из одного ряда столбиков. Сэкзина толще нэкзины, покровная. Головки столбиков погружены в тегиллюм, но при этом хорошо различимы. Нэкзина гомогенная, интина тонкая.

Изученный образец: Hispania, Baltian.

F. aspera C. Gay. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровидные (3-зоникольпоратовидные), почти сфероидальные, с полюса округлые.

Борозды шире, чем у *F. cretica*, концы их более заострены, несколько более укороченные. Поровидная зона неправильной формы, но хорошо развита и отчетливо видна даже на окрашенных препаратах. Спородерма сетчатая, тонкостенная, равномерно-ячеистая, с ячеями сетки, незначительно мельчающими в направлении апокольпиумов и краев борозд. Строение отдельных слоев спородермы такое же, как у *F. cretica*.

Таблица 3
(в μ)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертуровидной зоны	Ширина мезокольпума	Диаметр апокольпума	Толщина слоев спородермы		
						сэкзина	нэкзина	интина
<i>F. cretica</i> L.	28,3	22,6	—	13,2	4,6	0,8	0,5	0,2
<i>F. aspera</i> C. Gay	21,6	21,1	3,6	14,0	7,2	1,0	0,8	0,2

Род 5. SEETZENIA R. Br.

S. africana R. Br. Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздные (3-зоникольпоратные, скрытобороздные), сплюсненно-сфероидальные, с полюса треугольные (Эрдтман, 1952: «зерна меридионально 3-бороздные, поры? расположены по углам треугольника» — противоречивое описание, на нашем материале пор обнаружить не удалось). На пыльцевом зерне сбоку отчетливо видны узкие борозды, так же как и в по-

лярном положении. Кроме борозд, апертур других типов не наблюдается.

Борозды короткие, узкие, не имеют четко дифференцированного края, поверхность мембраны борозды как бы продолжает скульптурное покрытие мезокольпиумов.

Спородерма на апокольпиумах и по краям борозд тонко гранулированная. В мезокольпиумах гранулы образуют неправильный узор, напоминающий очень мелкую неравномерно-ячеистую сетку, стенки ячей которой образованы слившимися гранулами. При рассматривании пыльцевого зерна с полюса хорошо заметны тонко гранулированные участки апокольпиумов, соединяющие концы борозд. Под бороздами экзина несколько утончается, иногда создавая впечатление поровидной зоны. Сэкзина толще экзины, достигает максимального развития на апокольпиумах, густостолбчатая, с четко выраженными отдельными элементами столбиков.

Изученный образец: Terra Capensis, Schleicher.

S. orientalis Dec. Строение пыльцевых зерен (форма апертур, строение слоев спородермы) в типе повторяет предыдущий вид.

Отличия: борозды испытывают тенденцию к редукции, фактически сокращаясь до размеров поровидной зоны. Сетчатая скульптура более отчетливо выражена, чем у предыдущего вида и имеет тенденцию к струйчатому расположению отдельных элементов, особенно в апокольпиумах.

Изученный образец: Wüste x Kenah und Kossar, Schweinfurth.

Т а б л и ц а 4
(в μ)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Ширина мезокольпиума	Диаметр апокольпиума	Толщина слоев спородермы		
					сэкзина	пэкзина	интинна
<i>S. africana</i> R. Br.	47,7	55,1	43,9	35,2	1,4	1,0	0,3
<i>S. orientalis</i> Dec.	37,1	38,9	36,9	29,9	1,2	0,9	0,3

Подтриба II. ZYGOPHYLLINAE ENGL.

Род 7. ZYGOPHYLLUM L.

Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (поровидные), вытянутые в направлении полярной оси, сфероидальные или сплюснутые. С полюса пыльцевые зерна могут быть округлыми, округло-треугольными или округло-лопастными (при этом следует иметь в виду, что при различных методах обработки картина внешнего облика пыльцевого зерна может резко меняться; это особенно относится к таким признакам, как форма и размеры, строение отдельных деталей апертур и др.). Во избежание излишней деформации пыльцевого зерна мы применяли при изучении этого рода в основном метод окрашивания фуксином.

Борозды почти у всех изученных видов длинные (исключение сос-

тавляет *Z. miniatum*, у которого борозды сильно укорочены), далеко заходящие в направлении полюсов. Ширина борозд у отдельных видов несколько варьирует. Мембрана борозд гладкая, лишенная каких-либо скульптурных элементов. У некоторых видов борозды испытывают тенденцию к редукции (*Z. fabago*, *Z. melongena*), концы борозд резко сужаются и начинается заростание борозд. При этом утолщается слей нэкзины, лежащий под бороздой, а с боков она все более прикрывается слоем сэкзины. У большинства видов борозды к концам клиновидные, в экваториальной зоне несколько суженные, причем края борозд слегка утолщены и прикрывают с боков поровидную зону. Поровидная зона у большинства видов выражена отчетливо и образована резко утонченной в этой зоне нэкзиной. Строение борозд следующее: при обработке методом окрашивания борозда видна отчетливо и окрашена более интенсивно по сравнению с общей поверхностью пыльцевого зерна. При обработке ацетоллизной смесью верхний слой сэкзины, прикрывающий борозду, лопается и заворачивается к краям борозд. Оставшийся неприкрытым некзинный слой под воздействием ацетоллизной смеси приобретает темно-бурый цвет, а поровидная зона (прикрытая утонченной нэкзиной) лопается, создавая впечатление настоящей поры с рваными краями. В исключительных случаях поровидная зона бывает покрыта нэкзиной, почти не отличающейся по толщине от других частей борозды; в этом случае лопается вся борозда, а не определенный участок поровидной зоны (*Z. eupterum*).

Спородерма у всех изученных видов сетчатая, равномерно-ячеистая, с ячейками сетки, несколько мельчающими в направлении апокольпиумов. Стенки ячеек сетки образованы столбчатой, однородной, покровной сэкзиной. Отдельные элементы сэкзины заметны очень хорошо. Под сэкзиной лежит гомогенная нэкзина, равная по толщине сэкзине или толще нее.

Отдельные виды варьируют по величине пыльцевых зерен в довольно широких пределах от 20,0 x 14,6—*Z. subtrijugum*; 20,1 x 18,2—*Z. macropterum* до 12,6 x 11,6—*Z. bucharicum*; 12,9 x 13,3—*Z. lehmannianum*; 13, 6 x 15,2—*Z. fabago*.

Ниже приводятся размеры изученных видов (табл. 5).

Пыльцевые зерна отдельных видов рода *Zygophyllum* столь незначительно отличаются друг от друга морфологическими деталями, что мы не приводим видовых описаний, ограничиваясь перечислением изученных видов и экземпляров,

1. *Z. fabago* L. Изученный образец: Таджикистан, Каракалинский р-н; А. Борисова.

2. *Z. obliquum* M. Pop. Изученный образец: Кашгария; Дивногорский, М. Попов.

3. *Z. miniatum* Cham. et Schlecht. Изученный образец: Южн. Казахстан; Бунге, Липский.

4. *Z. brachypterum* Kar. et Kir. Изученный образец: Северная Монголия: Потанин, М. Попов.

Таблица 5

(в л)

Вид	Длина поляр- ной оси	Диаметр эква- тора	Диаметр апер- тур	Ширина мезо- кольпумов	Диаметр апо- кольпумов	Толщина слоев спородермы		
						сак- зина	изк- зина	ингита
<i>Z. fabago</i> L.	13,6	15,2	6,1	10,7	3,5	0,5	0,3	0,1
<i>Z. obliquum</i> M. Pop.	18,3	15,1	5,8	8,7	3,7	0,4	0,5	0,1
<i>Z. miniatum</i> Cham. et Schlecht.	20,2	14,5	5,3	10,0	12,5	0,5	0,6	0,1
<i>Z. brachypterum</i> Kar. et Kir.	15,5	13,8	1,9	8,5	5,5	0,5	0,5	0,1
<i>Z. rosowii</i> Bunge.	17,1	15,7	5,9	9,9	3,9	0,7	0,6	0,2
<i>Z. turcomanicum</i> F. et. M.	18,1	15,9	4,5	8,9	2,5	0,6	0,7	0,2
<i>Z. subtrijugum</i> C. A. May.	20,0	14,6	6,2	9,0	4,9	0,5	0,7	0,1
<i>Z. furcatum</i> C. A. May.	14,4	13,0	3,5	7,4	4,1	0,5	0,6	0,2
<i>Z. oxycarpum</i> M. Pop.	15,4	15,9	3,9	9,9	3,3	0,5	0,4	0,1
<i>Z. lehmannianum</i> Bunge.	12,9	13,3	2,5	8,8	3,7	0,7	0,6	0,2
<i>Z. iliense</i> M. Pop.	18,1	10,9	3,0	5,8	2,7	0,5	0,5	0,2
<i>Z. pterocarpum</i> Bunge.	16,5	14,0	2,8	8,3	2,5	0,5	0,4	0,1
<i>Z. fabagoides</i> M. Pop.	17,1	15,0	3,0	12,7	3,6	0,4	0,3	0,1
<i>Z. macropterum</i> C. A. May	20,1	18,2	3,7	10,8	4,5	0,5	0,7	0,2
<i>Z. ferganense</i> (Drob.) Boriss.	16,8	14,4	5,4	9,6	3,9	0,6	0,7	0,2
<i>Z. kaschgaricum</i> Boriss.	18,2	12,4	5,6	7,6	4,8	0,7	0,8	0,1
<i>Z. bucharicum</i> B. Fedtsch.	12,6	11,6	4,3	6,6	2,1	0,4	0,5	0,1
<i>Z. eupterum</i> Boiss. et Buhse	18,9	16,7	3,6	9,6	4,0	0,5	0,6	0,1
<i>Z. melongena</i> Bunge.	17,8	13,0	3,0	13,6	4,3	0,4	0,5	0,2

5. *Z. rosowii* Bunge. Изученный образец: Монголия, Гоби; Потанин.

6. *Z. turcomanicum* F. et M. Изученный образец: Казахстан, Усть-Урт; А. Борисова.

7. *Z. subtrijugum* C. A. May. Изученный образец: Soongoria, Ters Akkan; Schrenk., Борисова.

8. *Z. furcatum* C. A. May. Изученный образец: Или, Прибалхашье; А. Борисова.

9. *Z. oxycarpum* M. Pop. Изученный образец: Зап. Монголия, Черный Иртыш; Грум-Гржимайло.

10. *Z. lehmannianum* Bunge. Изученный образец: экс. № 187, Фергана, Kokand; Vvedensky, Попов.

11. *Z. iliense* M. Pop. Изученный образец: Казахстан, Джамбул; А. Борисова.

12. *Z. pterocarpum* Bunge. Изученный образец: Вост. Казахстан, Чингачитские горы; Б. Келлер, М. Попов.

13. *Z. fabagoides* M. Pop. Изученный образец: Семиреченская обл., Джаркенд; Дивногорский, А. Борисова.

14. *Z. macropterum* C. A. May. Изученный образец: Каракалпакия, Усть-Юрт; А. Борисова.

15. *Z. ferganense* (Drob.) Boriss. Изученный образец: ехс. № 190, Fergana, Kokand; Popov, Vvedensky.

16. *Z. kaschgaricum* Boriss. Изученный образец: Turkestan chinensis, Мерцбахер, А. Борисова.

17. *Z. bucharicum* B. Fedtsch. Изученный образец: Южн. Таджикистан, Арун-Тау; Никитин.

18. *Z. eucrypterum* Boiss. et Buhse. Изученный образец: Туркмения, Ашхабад, Акар-Чешме; Исаев, А. Борисова.

19. *Z. melongena* Bunge. Изученный образец; Сев. Монголия; Клеменц, М. Попов.

Род 8. MILTIANTHUS BUNGE.

M. portulacoides (Cham.) Bunge. Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздные, борозднопоровидные (3-зоникольпатные), сфероидальные, с полюса округлые (при обработке ацетоллизным методом слегка сплюснутые в направлении полярной оси).

Борозды длинные, довольно широкие, с ровным гладким краем. Характерной особенностью борозд у этого вида является то, что, несмотря на отсутствие пор, борозды испытывают тенденцию к редукции: концы резко сужаются, дно, за исключением экваториальной зоны, резко утолщено, однако без скульптурных элементов. В экваториальной зоне при обработке пыльцевого зерна фуксином иногда заметны утонченные зоны, однако при обработке ацетоллизным методом эта зона кажется светлее, а иногда лопается, создавая впечатление настоящей поры, края которой имеют рваные, завороченные снаружки края. Дно борозд утолщено за счет хорошо развитого нэксинного слоя.

Спородерма мелкосетчатая, равномерно-ячеистая, тонкостенная, стенки ячеек состоят из одного ряда столбиков. Сэкзина покровная, отдельные элементы спородермы заметны очень хорошо. В бороздах сэкзина редуцирована и почти незаметна, нэксина, наоборот, утолщена.

Длина полярной оси пыльцевого зерна—22,1 μ , диаметр экватора—22,1 μ , диаметр поровидной зоны (при окрашивании фуксином)—7,1 μ , ширина мезокольпума—15,6 μ , диаметр апокольпума—5,7 μ . Толщина слоев спородермы: сэкзины—0,7 μ , нэкзины—0,6 μ , нитины—0,1 μ .

Изученный образец: Туркестан, Бухара, ст. Кую-Мазара; Андреев, М. Попов.

Род 9. GUAIACUM L.

G. officinale L. Пыльцевые зерна меридионально 3(2)-борозднопоровые (3-2-зоникольпоратные), сплюснутые в направлении полярной оси. Подавляющее большинство (90%) пыльцевых зерен меридионально 3-борозднопоровые, среди которых очень редко (не более 10%) встречаются меридионально 2-борозднопоровые. Первые почти сфероидальные, вторые же имеют более продолговато-эллиптическую форму. С полюса меридионально 3-борозднопоровые пыльцевые зерна округло-треугольные, 2-борозднопоровые—овальные.

Борозды короткие, очень широкие, с четко выраженной крупной порой. Концы борозд округлые, мембрана пор и борозд гладкая.

Спородерма неясно-сетчатая, сэкзина толстая, покровная, столбчатая. Нэкзина несколько тоньше сэкзины. Интина довольно толстая, равная или несколько толще нэкзины. В области пор и борозд слои сэкзины и нэкзины почти полностью редуцированы и мембрана в основном образована толстой интиной.

Изученный образец: Porto-Rico; Sintenis.

G. coulteri A. Gray. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округлые.

Борозды длиннее, чем у предыдущего вида, и не столь широкие, с хорошо очерченной порой. Концы борозд клиновидно-заостренные, мембрана пор и борозд гладкая.

Скульптурное покрытие спородермы и строение отдельных слоев в принципе сходно с предыдущим видом.

Изученный образец: Mexico, San Geronimo, Oaxaca; O. Mell.

G. sanctum L. По строению пыльцевых зерен очень сходен с *G. officinale*. Основные отличия заключаются в следующем: борозды более длинные и узкие, с менее четко очерченной порой (здесь скорее можно говорить о поровидной зоне, чем о настоящей поре); спородерма с хорошо выраженной мелкочаечистой сеткой; некоторая разница в форме и размерах пыльцевого зерна.

Изученный образец: S. Florida; A. Curtis.

При изучении строения пыльцевых зерен этого рода бросается в глаза неустановившийся тип пыльцевых зерен, что особенно характерно для *G. officinale*. Это в первую очередь относится к числу апертур и строению сэкзинных слоев спородермы.

Ниже приводятся размеры изученных видов.

Т а б л и ц а
(в м)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертур	Ширина мезокольпума	Диаметр апокольпума	Толщина слоев спородермы		
						Сэкзина	Нэкзина	Интина
1. <i>G. officinale</i> L.	14,2	15,3	5,7	9,8	6,3	0,7	0,4	0,4
2. <i>G. coulteri</i> A. Gray	17,6	13,8	3,7	7,0	4,2	0,4	0,3	0,2
3. <i>G. sanctum</i> L.	15,4	12,5	3,7	6,8	3,0	0,6	0,4	0,3
4. <i>G. breynii</i> Spreng.	14,3	12,5	3,5	6,0	3,4	0,3	0,2	0,3

Род 10. PORLIERIA RUIZ ET PAV.

P. lorentzii Engl. Пыльцевые зерна меридионально 4-5-борозднопоровые (4-5-зоникольпоратные), почти сфероидальные, несколько сдавленные в направлении полярной оси, с полюса округло-четырех, пятиугольные.

Борозды короткие, широкие, с тупыми округлыми концами и слегка зазубренными краями. Мембрана пор и борозд гладкая, хотя иногда и

заметна неясная гранулированность (возможно, такую картину дает содержимое пыльцевого зерна, т. к. это наблюдается только на окрашенных препаратах). Поры хорошо выраженные, по ширине не превышают борозду. Апокольпумы несколько уплощенные.

Спородерма почти гладкая (неясносетчатая?), с крайне слабо выраженными скульптурными элементами, однако в сэкзине хорошо заметна столбчатость, что говорит за то, что спородерма здесь очень толстопокровная и тегиллум маскирует скульптурные элементы, в частности головки столбиков, которые в свою очередь недостаточно развиты. Сэкзина тоньше нэкзины.

Изученный образец: Argentina, Tucuman, Burroyaae; S. Venture.

P. angustifolia (Engelm.) A. Gray. Пыльцевые зерна гетероморфные. В одном и том же препарате, изготовленном из пыльцы, взятой из отдельного пыльника еще не успевшего раскрыться цветка, встречаются пыльцевые зерна, резко отличающиеся друг от друга как формой, так и строением.

I тип. Пыльцевые зерна типично меридионально 3-борозднопорового (3-зоникольпоратного) типа, с длинными хорошо развитыми бороздами. Пора хорошо очерчена, не превышает ширины борозды. Мембрана пор и борозд гладкая, лишенная каких-либо следов скульптурных элементов.

II тип. Пыльцевые зерна значительно крупнее, билатерально-симметричные, с тремя бороздами. Две из них почти полностью опоясывают концы пыльцевых зерен, третья располагается перпендикулярно к ним на брюшной стороне. Во всех трех бороздах настоящей поры, как у первого типа, нет, однако утонченная поровидная зона есть, и она особенно хорошо заметна на третьей, брюшной борозде. Создается впечатление, что в этом типе борозды функционально неравноценные.

Спородерма покровная у обоих типов одинаковая, сетчатая. Стенки ячеек сетки состоят из отдельных, гранулообразных элементов. Сэкзина толще нэкзины. Ниже приводятся размеры изученных видов.

Т а б л и ц а 7
(в μ)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертур	Ширина мезокольпума	Диаметр апокольпума	Толщина слоев спородермы		
						сэкзина	нэкзина	интина
1. <i>P. lorentzii</i> Engl.	18,3	19,8	4,1	10,7	10,5	0,8	0,6	0,2
2. <i>P. angustifolia</i> (Engelm.) A. Gray *	18,9	20,1	4,6	5,8	12,7	0,9	0,7	0,2
3. <i>P. hydrometrica</i> Ruiz et Pav.	17,1	18,3	2,8	6,2	8,7	0,6	0,4	0,1

Изученный образец: Diaz St. Codhnila; C. Pringle.

* Здесь приводятся размеры пыльцевых зерен, принадлежащие к I типу.

P. hydrometrica Ruiz et Pav. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые, почти сферондальные, с полюса округлые.

Борозды хорошо выражены, с ровным гладким краем. Поры особенно отчетливо заметны на препаратах, обработанных ацетоллизным методом.

Спородерма очень тонкосетчатая.

Род 11. BULNESIA C. GAY.

B. arborea (Jacq.) Engl. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), почти сферондальные, лишь слегка вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округлые.

Борозды длинные, узкие, далеко заходящие концами на полюса. Концы борозд клиновидно-заостренные, с хорошо заметной порой. Дно борозд гладкое, лишенное скульптурных элементов, края борозд ровные, слегка утолщенные.

Спородерма покровная, сетчатая, неправильно-ячеистая, с ячейками, мельчающими в направлении борозд и апокольпиумов. Стенки ячеек из одного ряда столбиков. Сэкзина несколько толще нэкзины.

Изученный образец: Venezuela, Elvalle; Jonston.

B. retamo (Gill.) Griseb. Пыльцевые зерна меридиально 3-борозднопоровидные (3-зоникольпоратовидные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса слегка лопастные.

Борозды длинные, узкие, поровидная зона прикрыта сэксиной, образуя над ней мостик. Концы борозд заостренные.

Спородерма покровная, очень тонкосетчатая, с просветами ячеек сетки, еще более мельчающими в направлении борозд и апокольпиумов. На участке, покрывающем поровидную зону, скульптура почти полностью отсутствует. Сэкзина столбчатая, несколько толще гомогенной нэкзины. В области поровидной зоны сэкзина очень сильно утончается и

Т а б л и ц а 8
(в р)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертур	Ширина мезокольпума	Диаметр апокольпума	Толщина слоев спородермы		
						сэкзина	нэкзина	пнтина
1. <i>B. arborea</i> (Jacq.) Engl.	16,8	15,9	5,1	12,9	3,1	0,8	0,5	0,2
2. <i>B. retamo</i> (Gill.) Griseb.	17,0	15,6	3,1	10,1	3,6	0,7	0,4	0,1
3. <i>B. bonariensis</i> Griseb.	19,4	16,5	5,8	9,9	3,9	0,6	0,5	0,2

столбчатость становится почти незаметной, толщина же нэкзины остается без изменений.

Изученный образец: Argentina, San Augustin; Hieronimus.

B. bonariensis Griseb. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, эллипсоидальные, с полюса округлые.

Борозды несколько более широкие, чем у двух предыдущих видов,

с хорошо заметной порой. Пора крупная, округлая, не выходит за пределы борозды. Края борозд ровные, с округлыми концами.

Спородерма покровная, сетчатая, с ячейми, мельчающими в направлении апокольпиумов.

Изученный образец: Argentina, El Charco; Venturi.

Выше приводятся размеры изученных видов (табл. 8).

Род 12. NEOSCHROETERA BRIQ.

N. divaricata (Cav.) Briq. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), сфероидальные, слегка сдавленные в направлении полярной оси, с полюса округло-треугольные.

Борозды длинные, узкие с хорошо выраженной большой порой. Край борозд гладкие, концы борозд клиновидно-заостренные. Дно борозд по центру слегка утолщенное.

Спородерма очень тонкосетчатая, покровная. Сэкзина толще нэкзины, столбчатая. Перегородки ячей сетки из одного ряда столбиков.

Изученный экземпляр: Argentina, Rio Dulce; Venturi

N. tridentata (D C.) Briq. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), эллипсоидальные, вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округлые.

Борозды длинные, более широкие, чем у предыдущего вида. Пора менее крупная, концы борозд заостренные.

Спородерма покровная, крупносетчатая, с отдельными четко выраженными слоями. Сэкзина столбчатая, несколько толще гомогенной нэкзины.

Изученный образец: Arizona, Pacific slope; C. Pringle.

Т а б л и ц а 9
(в μ)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Диаметр апертур	Ширина мезокольпиума	Диаметр апокольпиума	Толщина слоев спородермы		
						сэкзина	нэкзина	интина
1. <i>N. divaricata</i> (Cav.) Briq.	15.8	16.6	4.6	10.6	4.5	0.6	0.4	0.1
2. <i>N. tridentata</i> (DC.) Briq.	21.7	20.4	5.8	12.1	4.8	0.7	0.5	0.2

Триба VI. TRIBULEAE ENGL.

Подтриба I. NEOLUEDERITZIINAE ENGL.

Род 13. SISYNDITE E. MEY. EX SOND.

S. spartea E. Mey. Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздные (3-зоникольпатные), сфероидальные, лишь слегка сдавленные в направлении полярной оси, с полюса трехлопастные.

Борозды длинные, широкие, с неровным краем и тупоклиновидными концами. Мембрана борозд крупногранулированная.

Спородерма тонкопокровная, гранулированная, с тенденцией к струйчатому расположению отдельных гранул. Сэкзина имеет гранулы

двух типов: крупные, более редко разбросанные, и многочисленные мелкие. Сэкзина столбчатая, в мезокольпиумах несколько тоньше нэкзины. На бороздах эндосэкзина и нэкзина сильно редуцированы и мембрана образована слоем эктосэкзины и интины. Тегиллум на мембранах борозд также сильно редуцируется.

Длина полярной оси—55,4 μ , диаметр экватора—58,8 μ . Диаметр апокольпиума 17,9 μ , ширина мезокольпиума—39,9 μ . Толщина слоев спородермы: сэкзина—2,2 μ , нэкзина—2,5 μ , интина—1,3 μ .

Изученный образец: S. Africa, Orange River; M. Schlechter.

К этой же подтрибе относится род *Neoluederitzia* (N. sericeocarpa Schinz.), отличающийся от рода *Sisyndite* меридиально 3-борозднопорой пыльцой (Эрдтман, 1952), мембранами борозд, лишенными скульптурных элементов, размерами и, очевидно, строением отдельных слоев спородермы. К сожалению, мы не располагаем материалом по этому роду, но приведенное Эрдтманом описание говорит о его достаточно резком отличии от рода *Sisyndite*.

Подтриба II. TRIBULINAE ENGL.

Род 14. TRIBULUS TOURN. EX L.

Пыльцевые зерна сфероидальные, многопоровые (панпоратные) с большим числом мелких округлых апертур (у отдельных видов число их может достигать 70—72 на каждое пыльцевое зерно). Апертуры расположены на дне ячеей изогнутоперегородчатой, неправильно-пятиугольной сетки.

Сэкзина покровная (толстопокровная), столбчатая. Столбики двух типов: первый имеет крупные пикообразные головки, погруженные в тегиллум. В проекции они выглядят как крупные гранулы, а вся стенка ячеей имеет четковидное строение. При рассматривании пыльцевого зерна в оптическом разрезе, пыльцевое зерно кажется шиповатым из-за заостренных концов этих столбиков. Второй тип образован более короткими столбиками, расположенными между столбиками первого типа, которые вплотную примыкают к тегиллуму, однако головки столбиков здесь почти не развиты. Эти столбики много короче и как бы подпирают покровный слой.

Поры покрыты тегиллумом и при определенном положении тубуса микроскопа остается впечатление мелкой гранулированности мембраны пор.

Нэкзина гомогенная, несколько тоньше сэкзины. Отдельные виды отличаются друг от друга числом апертур, размерами пыльцевых зерен и отчасти формой ячеей сетки (табл. 10).

Ниже приводятся изученные образцы отдельных видов рода *Tribulus*.

1. *T. terrestris* L. — Ереван, ботанический сад; В. Агабабян.
2. *T. cistoides* L. — Bolivian Plateau, № 962; M. Bang.
3. *T. macropteris* Boiss. — Пустыня Кара-Кум; Базилевская.
4. *T. parviflorus* Schlecht. — S. Africa, Nawaqualand; Schlecht.
5. *T. alatus* Del. — Egypt, Abou Sembel; Letourn.

6. *T. brasiliensis* Spr. — Argentina, Campo de Pilciano; Schickendantz.

Т а б л и ц а 10
(в μ)

Вид	Число апертур	Диаметр апертур	Диаметр пыльцевого зерна	Толщина слоев спородермы			
				эктосэкзина	эндосэкзина	нэкзина	интина
1. <i>T. terestris</i> L.	52—56	3,4	41,1	1,7	1,4	2,2	0,4
2. <i>T. cistoides</i> L.	48—50	2,7	37,9	1,5	1,7	1,2	0,2
3. <i>T. macropteris</i> Boiss.	72—74	3,3	47,3	1,3	1,3	0,8	0,3
4. <i>T. parviflorus</i> Schlecht.	70—72	2,1	41,0	1,4	0,9	0,9	0,2
5. <i>T. alatus</i> Del.	62—64	2,4	44,1	0,7	1,3	1,9	0,4
6. <i>T. brasiliensis</i> Spr.	58—60	3,4	51,1	2,7	1,1	1,4	0,3

Род 15. KALLSTROEMIA SCOP.

K. maxima (L.) Torr. et Gray. Пыльцевые зерна сфероидальные, рассеянно-многопоровые (панпоратные), число апертур не более 60 на отдельном пыльцевом зерне. Апертуры расположены в центре ячеей изогнутоперегородчатой сетки. Отдельные ячей имеют шестиугольную форму.

Спородерма толстая, покровная, с четко различимыми слоями. Экзина имеет довольно сложное строение. Эктосэкзина представлена булавовидными головками столбиков, слегка заостренными на верхушках. Эндосэкзина много тоньше эктосэкины и образована свободными от тегиллюма ножками столбиков. Столбики, образующие экзину, двух типов: крупные, с хорошо развитыми головками, которые образуют четковидные стенки ячеей сетки, и более мелкие, с очень сильно редуцированными головками, которые образуют точечный узор внутри ячеей. Апертуры образуют сквозные отверстия в эндосэкине и нэккине, сверху прикрыты тегиллюмом.

Изученный образец: Ю. Техас; Heller.

K. grandiflora Torr. По своему строению пыльцевые зерна в типе сходны с предыдущим видом. Отличия: число пор меньше (45—48), ячеей сетки, на дне которых находятся поры, по форме более или менее правильно шестиугольные. Эти виды различаются также размерами пыльцевых зерен и отдельными деталями строения слоев спородермы. Головки больших столбиков более или менее булавовидные, но не заостренные, как у *K. maxima*.

Изученный образец: Mexico, Chihuahua; Palmer.

K. brachystylis Vaill. Вид по строению пыльцевых зерен очень близкий к предыдущему и почти ничем от него не отличается, за исключением размеров.

Ниже приводятся размеры изученных видов (табл. 11).

К этой же подтрибе относится род *Kelleronia*, пыльцевые зерна которого в принципе имеют такое же строение, как два предыдущих рода.

Отличие здесь касается отдельных деталей строения (числа апертур, высоты и толщины перегородок ячеек сетки и т. д.), в то время как тип строения пыльцевых зерен остается рассеяно-многопорным (панпоратным).

Т а б л и ц а 11
(в р)

Вид	Число апертур	Диаметр апертур	Диаметр пыльцевого зерна	Толщина слоев спородермы			
				эктосэкзина	эндосэкзина	нэкзина	интина
1. <i>K. maxima</i> (L.) Torr. et Gray	60—62	3,5	60,9	2,0	0,8	1,3	0,4
2. <i>K. grandiflora</i> Torr.	46—50	2,5	57,3	3,1	1,2	1,2	0,6
3. <i>K. brachystylis</i> Vaill.	44—46	3,2	51,8	2,2	1,1	2,0	0,4

Подсемейство VI. NITRARIOIDEAE ENGL.

Триба VII. NITRARIEAE ENGL.

Род 16. NITRARIA L.

Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально 3-борозднопорные (3-зоникольпоратные), реже поровидные, вытянутые в направлении полярной оси.

Борозды длинные, узкие, с хорошо выраженной порой у большинства изученных видов. Борозды в экваториальной зоне несколько суженные, при этом пора выходит за пределы борозд. Сэкзина покровная мелкосетчатая, гранулированная или струйчатогранулированная. Стенки ячеек сетки образованы одним рядом столбиков, очень тонкие, с отдельными элементами, мельчающими в направлении борозд и апокольпиумов. Нэкзина однородная, толстая.

N. tangutorum Bobr. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально 3-борозднопорные, вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округлые, апокольпиумы несколько оттянутые.

Борозды длинные, узкие, с ровным краем и заостренными концами, в экваториальной зоне сужающиеся. Дно борозд гладкое, пора несколько выходит за пределы борозд и вытянута в экваториальной плоскости. Сужающаяся в зоне экватора борозда прикрывает пору с боков.

Сэкзина покровная, сетчатая, неравномерно-ячеистая, изогнуто-перегородчатая. Ячейки сетки достигают максимального развития в экваториальной зоне мезокольпиумов, мельчая к краям борозд и апокольпиумам. Стенки ячеек сетки образованы одним рядом слившихся головками столбиков. Нэкзина толстая, по толщине превышает сэкзину. Интина тонкая, но достаточно четко различимая.

Изученный образец: Вост. Китай; Ладыгин, Бобров.

N. tridentata Desf. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально 3-борозднопоровидные (3-зоникольпоратовидные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-лопастные.

Борозды длинные, очень узкие (почти щелевидные), без сужения в экваториальной зоне. Поровидная зона округлая, образована сэкиной и эктонэкиной, заметна довольно отчетливо. Дно борозд лишено скульптурных элементов. Апокольпиумы округлые и в отличие от предыдущего вида не оттянутые.

Сэкина покровная, гранулированная, гранулы образованы головками отдельных столбиков. Иногда в мезокольпиумах расположение гранул напоминает неясную, очень мелкую сетку. Сэкина по толщине значительно уступает нэкине. Интина очень тонкая и плохо заметная.

Изученный образец. *Palaestina, Jericho; Bornmüller.*

N. sibirica Pall. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса треугольно-лопастные.

Борозды длинные, узкие, суженные в экваториальной зоне. Пора вытянута в экваториальном направлении и прикрыта с боков складками сэкины. Апокольпиумы оттянутые.

Сэкина покровная, мелкосетчатая, равномерно-ячеистая, с перегородками из одного ряда столбиков. Размеры просветов отдельных ячеек сетки не мельчают в направлении борозд и апокольпиумов.

Нэкина толще сэкины, однородная, отдельные слои в ней различаются очень плохо.

Изученный образец: *Mongolia chinensis; Turchaninow.*

N. retusa (Forsk.) Aschers. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-треугольные.

Борозды длинные, широкие, пора не выходит за пределы борозды, округлая. Концы борозд клиновидно-заостренные, края ровные. Дно борозд лишено скульптурных элементов.

Сэкина покровная, мелкогранулированная (сетчато-гранулированная?), с тенденцией к струйчатому расположению отдельных элементов. Нэкина толще сэкины, однородная.

N. sphaerograpa Maxim. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-лопастные.

Борозды длинные, узкие, с ровным краем, несколько сужающиеся в экваториальной зоне. Дно борозд гладкое, пора выходит за пределы борозды, вытянутая в экваториальной плоскости, с неясно скульптурированной мембраной.

Сэкина покровная, струйчато-гранулированная. Отдельные гранулы особенно хорошо различимы в мезокольпиумах, но к краям борозд они мельчают и их струйчатое расположение исчезает. Сэкина тоньше нэкины. Апокольпиумы несколько оттянутые за счет утолщения на полюсах нэкины.

Изученный образец: Монголия; Глаголев.

N. schoberi L. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, меридионально

3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-треугольные, апокольпумы не оттянутые.

Борозды широкие, длинные, с хорошо выраженной порой. Мембрана поры слегка скульптирована мелкими гранулами. Пора несколько выходит за пределы борозд, округлая. Концы борозд заостренные, края ровные, слегка сужающиеся в экваториальной зоне.

Сэкзина покровная, равномерносетчатая по всей поверхности пыльцевого зерна. Стенки ячей сетки образованы одним рядом столбиков. Нэкзина значительно толще сэкзины, гомогенная.

Изученные образцы: 1) *N. schoberi* L. — Внутренняя Монголия Баян—Хото; М. Петров; 2) *N. schoberi* L. — Australia; J. Drummond; 3) *N. schoberi* L. f. *komarovii* (Iljin et Ljava) Petrov — с.-в. Персия; Карелин; 4) *N. schoberi* L. var. *caspica* Pall. — Sarepta; A. Becker, Petrov.

Ниже приводятся размеры изученных видов.

Т а б л и ц а 12
(в μ)

Вид	Длина полярной оси	Диаметр экватора	Длина поры в меридиональном направлении	Ширина мезокольпумов	Толщина слоев спородермы		
					сэкзина	нэкзина	интина
1. <i>N. tangutorum</i> Bobr.	35,5	25,0	4,2	12,3	1,2	2,4	0,4
2. <i>N. tridentata</i> Desf.	30,0	23,0	1,9	7,4	1,1	2,8	0,2
3. <i>N. sibirica</i> Pall.	37,7	25,5	7,1	15,0	1,3	3,2	0,4
4. <i>N. retusa</i> (Forsk.) Aschers.	35,7	26,4	4,3	14,9	1,1	2,7	0,3
5. <i>N. spherocarpa</i> Maxim.	35,1	26,0	6,2	19,8	0,5	1,2	0,3
6. <i>N. schoberi</i> L.	33,6	26,5	8,5	17,5	1,3	2,1	0,2

Подсемейство VII. BALANITOIDEAE ENGL.

Триба VIII. BALANITEAE ENGL.

Род 17. BALANITES DELILE

B. aegyptiaca (L.) Delile. Пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (3-зоникольпоратные), вытянутые в направлении полярной оси, с полюса округло-лопастные.

Борозды короткие, узкие, с хорошо выраженными порами, несколько вытянутыми в меридиональном направлении, мембрана поры скульптирована мелкими гранулами. В мезокольпумах экваториальной зоны спородерма утончена.

Сэкзина струйчато-гранулированная (особенно хорошо заметна струйчатость в апокольпумах, в мезокольпумах она переходит в неясную сетку), толстая, столбчатая, головки столбиков образуют гранулы, покрывающие поверхность пыльцевого зерна. Нэкзина в два раза тоньше сэкзины, интина толстая.

В изученном экземпляре наблюдалось большое количество стерильной пыльцы.

Длина полярной оси пыльцевого зерна—25,7 μ , диаметр экватора—

25,8 μ , диаметр апокольпиума—7,6 μ , ширина мезокольпиума—15,8 μ . Толщина слоев спородермы: сэкзины—0,9 μ (эктосэкзины—0,2 μ , эндосэкзины—0,7 μ), нэкзины—0,4 μ , интины—0,6 μ . Диаметр пор—4,2 μ . Изученный образец: Abyssinie; Schimper.

Род 18. TETRAENA MAXIM.

T. mongolica Maxim. Пыльцевые зерна меридионально 3-бороздно-поровые (3-зоникольпоратные), почти сфероидальные, с полюса округлые (или слегка треугольно-лопастные).

Борозды длинные, с хорошо выраженной порой. Край борозд ровный, концы широко-клиновидные.

Спородерма покровная, равномерносетчатая. Сэкзина по толщине почти равна нэкзине.

Длина полярной оси пыльцевого зерна—13,6 μ , диаметр экватора—12,0 μ , диаметр пор—2,9 μ , ширина мезокольпиума—6,6 μ , диаметр апокольпиума—3,1 μ . Толщина слоев спородермы: сэкзины—0,5 μ , нэкзины 0,4 μ , интины—0,2 μ .

Изученный образец: Внутренняя Монголия, р. Хуанхе, г. Арбисо; Петров.

Род *Tetraena* занимает изолированное положение и его место в системе семейства не установлено с достаточной достоверностью.

Палиноморфологическое изучение семейства *Zygophyllaceae* показывает, что в его пределах можно выделить шесть хорошо отличающихся типов пыльцевых зерен, достигших разных уровней специализации. Основные признаки, которыми мы руководствовались при выделении морфологических типов, это форма пыльцевых зерен, строение апертур, отдельные детали строения слоев спородермы и характер скульптурного покрытия поверхности пыльцевых зерен.

I тип—*Chitonia*. Меридионально 3-бороздный (3-зоникольпатный) тип, встречающийся у представителей родов *Chitonia*, *Seetzenia*, *Sisyndite*, *Viscainoa*. Пыльцевые зерна, принадлежащие к этому типу, имеют характерное строение борозд. Пор или поровидных зон утонченной сэкзины не наблюдается. Мембрана борозд образована сэкзинными элементами, однотипными с скульптурным покрытием мезокольпиумов, поэтому у всех перечисленных выше родов края борозд выражены очень неясно (скрытобороздность). В зоне борозд сэкзина несколько утончается, нэкзина, подстилающая борозду, наоборот, утолщена.

II тип—*Zygophyllum*. Меридионально 3-борозднопоровый (3-зоникольпоратный) тип, встречающийся у большинства из изученных родов семейства *Zygophyllaceae*. К этому типу принадлежат пыльцевые зерна родов *Peganum*, *Sericodes*, *Tetradiclis*, *Augea*, *Zygophyllum*, *Miltianthus*, *Guaiaacum*, *Bulnesia*, *Tetraena* и некоторых других. Пыльцевые зерна, принадлежащие к типу *Zygophyllum*, в большинстве случаев имеют хорошо выраженные борозды и поры, расположенные в экваториальной плоскости. Мембрана борозд образована редуцированным до крайней

степени слоем сэкины, хорошо выраженным слоем нэкины, которую подстилает тонкая нитина. Пора образована очень утонченной или даже полностью редуцированной в экваториальной зоне нэкиной. Пыльцевые зерна, отнесенные к этому типу, имеют сфероидальную, эллипсоидальную или слегка сдавленную форму. Скульптурная орнаментация сэкины обычно сетчатая или гранулированная.

III тип—*Nitraria*. Меридионально 3-борозднопоровый (3-зоникольпоратный) тип, свойственный только роду *Nitraria*. Пыльцевые зерна, принадлежащие к этому типу, имеют ряд характерных особенностей: эллипсоидальную форму с апокольпиумами, оттянутыми за счет резкого утолщения на полюсах тегиллюма и нэкины, борозды, суженные в экваториальной зоне, поры, вытянутые в меридиональном направлении и прикрытые с боков складками сэкины. Пыльцевые зерна в полярном положении имеют треугольное или треугольно-лопастное очертание.

IV тип—*Balanites*. Меридионально 3-борозднопоровый (3-зоникольпоратный) тип, свойственный только одному роду *Balanites*. По ряду морфологических признаков тип *Balanites* хорошо отличается от типов *Zygophyllum* и *Nitraria*, что хорошо согласуется с тем изолированным положением, которое занимает род *Balanites* в семействе *Zygophyllaceae*. Пыльцевые зерна типа *Balanites* почти сфероидальные, с полюса округло-лопастные. Борозды короткие, узкие (на пути к редукации) с хорошо выраженными порами. Поры продолговатые, несколько вытянутые в меридиональном направлении, мембрана пор покрыта мелкими гранулами. Сэкина струйчато-гранулированная (особенно отчетливо струйчатость заметна в апокольпиумах, в мезокольпиумах струйчатость переходит в неясную сетку). Пыльцевые зерна рода *Balanites* имеют характерное строение спородермы. Сэкина покровная, толстая, почти в два раза превышает по толщине нэкину.

V тип—*Porlieria*. Меридионально 4(5)-борозднопоровый (4(5)-зоникольпоратный) тип, встречающийся у рода *Porlieria*. Борозды у пыльцевых зерен этого вида резко укороченные, с округлыми концами. Следует заметить, что пыльцевые зерна рода *Porlieria* имеют неустановившийся тип апертур. Так, помимо 4(5)-борозднопоровых пыльцевых зерен *P. lorentzii* Engl., здесь мы встречаем диморфную пыльцу (меридионально 3-борозднопоровый и билатерально-симметричный типы) у *P. angustifolia* и меридионально 3-борозднопоровую у *P. hydrometrica*.

VI тип—*Tribulus*. Рассеянно-многопоровый (панпоратный) тип, встречающийся у представителей родов *Tribulus*, *Kallstroemia*, *Kelletonia*. По строению пыльцевых зерен это очень близкая группа, тесно связанная между собой родственными связями. Пыльцевые зерна этого типа имеют многочисленные поры, расположенные на дне ячеей изогнутоперегородчатой, крупноячеистой сетки. Апертуры образуют сквозные отверстия в спородерме и только сверху прикрыты тегиллярным слоем.

Наиболее примитивным морфологическим типом в семействе *Zygophyllaceae* следует считать меридионально 3-бороздный тип *Chitonina*, который в процессе эволюции привел к образованию меридионально

3-борозднопорового типа (внутри которого имеются все переходы от нечетко дифференцированных борозд и пор к пыльцевым зернам, у которых борозды и поры развиты очень хорошо, и далее к зернам, у которых с одновременной специализацией пор наблюдается редукция борозд). Этот тип мог послужить исходным также для рассеяно-многопорового типа *Tribulus*. Пыльцевые зерна, характерные для родов *Nitraria* и *Balanites*, по всей вероятности представляют дальнейшее развитие меридионально 3-борозднопорового типа по пути специализации. Неустановившийся тип пыльцевых зерен, встречающийся у рода *Porlieria*, очевидно, указывает на родственные связи семейства парнолистниковых с семействами *Спеогасеае*, *Meliaceae* и некоторыми *Rutaceae*.

Энглер (1931), подчеркивая систематическую гетерогенность семейства *Zygophyllaceae*, выделял в его пределах семь подсемейств. Изучение представителей этих подсемейств с палинологической точки зрения представляет большой интерес и может послужить уточнению систематического положения отдельных групп.

Семейство *Zygophyllaceae* в системе стоит ближе всего к *Rutaceae*, но отличаются от него отсутствием масляных ходов. Основываясь на этом признаке, Энглер (l. c.) отнес роды *Peganum* и *Tetradiclis* к семейству *Zygophyllaceae*, одновременно указывая на них, как на возможное связующее звено между семействами *Zygophyllaceae* и *Rutaceae*. Палиноморфологическое изучение этих родов не противоречит такой трактовке систематического положения родов *Peganum* и *Tetradiclis*. Пыльцевые зерна, сходные по строению с зернами этих родов, мы встречаем как в семействе *Zygophyllaceae*, в частности у подсемейства *Zygophylloideae* (триба *Zygophylleae*), так и у некоторых представителей семейства *Rutaceae* (триба *Ruteae*). Сходную оценку систематического положения родов *Peganum* и *Tetradiclis* дают Хатчинсон (1959) и Тахтаджян (1959).

Интересно в систематическом отношении подсемейство *Chitonioideae*. Согласно энглеровской трактовке, это подсемейство делится на две трибы: *Chitonieae*, с родами *Chiton* и *Viscaino*, и *Sericodeae*, с одним родом *Sericodes*. Палиноморфологическое изучение этих родов показывает, что такое разделение вполне оправдано. Роды *Chiton* и *Viscaino* имеют пыльцевые зерна, принадлежащие к одному и тому же морфологическому типу, в то время как род *Sericodes* по строению пыльцевых зерен резко от них отличается, а его пыльцевые зерна принадлежат к другому морфологическому типу. Сходство в строении пыльцевых зерен родов *Chiton* и *Viscaino* заключается не только в принадлежности к одному морфологическому типу, но простирается до деталей (характер строения борозд, их гранулированное скульптурное покрытие, форма и характер скульптурной орнаментации пыльцевых зерен). По строению пыльцевых зерен трибу *Chitonieae* следует считать примитивнее более подвинутой трибы *Sericodeae*. На четкое отличие этих двух триб по строению пыльцевых зерен указывает также Эрдтман (1952).

Подсемейства *Augcoideae* и *Zygophylloideae* имеют много общих.

черт в строении пыльцевых зерен и тесно связаны между собой. Однако в подсемействе *Zygophylloideae* имеются и некоторые отклонения от характерного для него меридионально 3-борозднопорового типа строения пыльцевых зерен. Подсемейство *Zygophylloideae* содержит две систематически и палинологически резко отличные трибы: *Zygophylleae* и *Tribuleae*. К первой трибе относятся три рода, которые по строению пыльцевых зерен отличаются от остальных представителей этой группы. Это роды *Seetzenia*, *Fagonia* (подтриба *Fagoniinae*) и род *Porlieria* (подтриба *Zygophylliinae*).

Пыльцевые зерна первых двух родов принадлежат к одному и тому же меридионально 3-борозднему типу. По некоторым признакам пыльцевые зерна рода *Fagonia* следует считать филогенетически более подвинутыми. В пределах рода *Fagonia* можно проследить переход от меридионально 3-бороздных пыльцевых зерен (*F. cretica*) к меридионально 3-борозднопоровидным (*F. aspera*).

Род *Porlieria*, который также имеет пыльцевые зерна, отличающиеся от типа, присущего трибе *Zygophylleae*, имеет неустановившийся тип строения пыльцевых зерен. В пределах этого рода встречаются пыльцевые зерна меридионально 3-борозднопоровые (*P. hydrometrica*), меридионально 4(5)-борозднопоровые (*P. lorentzii*) и очень интересное строение пыльцевых зерен имеет *P. angustifolia*. Пыльцевые зерна последнего вида гетероморфные: меридионально 3-борозднопоровые и билатерально-симметричные, 3-бороздные, с своеобразным расположением борозд (две опоясывают концы пыльцевого зерна, третья лежит между ними).

Пыльцевые зерна родов, принадлежащих к трибе *Tribuleae* того же подсемейства *Zygophylloideae*, хорошо отличаются друг от друга. Пыльцевые зерна рода *Sisyndite* сходны по строению с пыльцевыми зернами родов *Chitonina* и *Viscainoa*. Пыльцевые зерна рода *Neoluederitzia* меридионально 3-борозднопоровые и обнаруживают родственные связи с пыльцевыми зернами большинства родов трибы *Zygophylleae*. Оба рода принадлежат к подтрибе *Neoluederitziinae*. Вторая подтриба *Tribulinae* трибы *Tribuleae* резко отличается по строению своих рассеянно-многопоровых пыльцевых зерен от всех остальных представителей семейства *Zygophyllaceae*. Это роды *Tribulus*, *Kallstroemia*, *Kelleronia*. С палино-систематической точки зрения эта группа родов стоит особняком среди всех парнолистниковых, и установление родственных связей с другими группами этого семейства представляется затруднительным. Во всяком случае, сомнительно, чтобы роды *Tribulus*, *Kallstroemia*, *Kelleronia* можно было бы относить к одной трибе вместе с родами *Neoluederitzia* и *Sisyndite*. Эрдтман (1952) указывает, что пыльца рассеянно-многопорового типа более или менее похожа на пыльцу некоторых видов рода *Viviania* (семейство *Geraniaceae*) и некоторых родов семейства *Polemoniaceae* (например *Cobaea*, *Phlox*, *Gymnosteris*).

Выделение отдельного подсемейства *Nitrarioideae* палинологически оправдано наличием у рода *Nitraria* своеобразного морфологического типа пыльцевых зерен. Через род *Nitraria* по строению пыльцевых зерен

можно установить связь между семействами *Zygophyllaceae* и *Erythroxylaceae*. На такую возможность указывает также Тахтаджян (1959).

Очень интересен в систематическом отношении род *Balanites*, многие авторами (Эндлихер, Ван Тигем, Хатчинсон, Тахтаджян) возводимый в ранг семейства. Данные палиноморфологии подтверждают то изолированное положение рода *Balanites*, которое обычно ему приписывают. В то же время можно говорить о наличии родственных связей с представителями некоторых семейств порядка *Geraniales*: *Simarubaceae* (род *Harrissonia*), *Geraniaceae* (род *Dirachma*), *Rutaceae* (род *Sargentia*) и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, данные палиноморфологического анализа дают основание для пересмотра систематического положения некоторых групп семейства *Zygophyllaceae*. Следует обратить особое внимание на систематическую трактовку родов *Sericodes* (триба *Sericodeae*), *Seetzenia* и *Porlieria* (триба *Zygophylleae*), а также родов *Neoluederitzia* и *Sisyndite*, с одной стороны, и *Tribulus*, *Kallstroemia*, *Kelleronia* (триба *Tribuleae*), с другой, до сих пор относимых к одному кругу родства.

В результате палиноморфологического изучения семейства *Zygophyllaceae* выяснилось, что пыльцевые зерна принадлежат к шести морфологическим типам. Сопоставление данных по строению пыльцевых зерен с анализом систематической трактовки, предложенной для этого семейства Энглером (1931), показало справедливость ее для большинства из изученных родов. С другой стороны, привлечение данных палиноморфологии может оказаться весьма полезным при внесении соответствующих корректив в систему, и с ними необходимо серьезно считаться.

ЛИТЕРАТУРА

- | | |
|----------------|--|
| Агабабян В. Ш. | Изв. АН АрмССР, биол. сер., т. 17, № 12 (1964). |
| Бобров Е. Г. | Сов. бот. 14, № 1, (1946). |
| Комаров В. Л. | Тр. СПб. бот. сада, 29, 1 (1908). |
| Попов М. Г. | Бюлл. САГУ, II (1925). |
| Сладков А. Н. | ДАН СССР XXXVIII, № 3 (1953). |
| Brown R. | In Flinders, Voyage II (1814). |
| Baillon H. | Hist. des pl. IV (1873). |
| De Candolle | Prodr. I (1824). |
| Endlicher S. | Gen. pl. (1840). |
| Engler A. | Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Band 19a, 11 Aufl. (1931). |
| Erdtman G. | Pollen morphology and plant taxonomy. 1952. |
| Erdtman G. | Det palynologiska laboratoriet vid Bromma läroverk. Arsredog. Bromma Lärov, Stockholm (1951—1952). |
| Hooker f. | In Bentham Hooker f. Gen. pl. I (1862). |
| Hutchinson J. | The families of flowering plants., II, 2-nd ed. London, (1959). |
| Jussieu A. | In Mem. du Mus. XII (1825). |
| Takhtajan A. | Die Evolution der Angiospermen, Jena (1959). |

Վ. Շ. ԱՂԱՐԱՐՑԱՆ

ԶՈՒԳԱՏԵՐԵՎԱԶԳԻՆԵՐԻ ՓՈՇԵՀԱՏԻԿՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԸ
ԵՎ ՍԻՍՏԵՄԱՏԻԿԱՆ

Ա մ փ ո փ ո մ

Zygophyllaceae ընտանիքը, որը ըստ էնգլերի (1931) մտնում է Cerania-les կարգի մեջ, ինչպես սխտեմատիկական, այնպես և պալինոլոգիական տեսակետից հետերոգեն է և բաժանվում է 7 ենթաընտանիքների: Այս աշխատանքի նպատակն է տալ ընտանիքի 18 ցեղերի շուրջ 60 տեսակների ծաղկափոշու մորֆոլոգիական նկարագրությունը, ինչպես նաև պալինոլոգիական մատենադրանի հիման վրա վերլուծել նրանց սխտեմատիկական փոխհարաբերությունը: Պարզվում է, որ բերված տվյալները շատ դեպքերում հիմք են տալիս մտցնելու էական ճշտումներ ընտանիքի սկզբնական սխտեմայի մեջ, որն առաջարկել է էնգլերը (l. c.): Այսպես օրինակ՝ ղուգատերևայինների ընտանիքը մոտենում է Rutaceae ընտանիքին Peganoideae և Tetradielioideae ենթաընտանիքներով, որի հետ վերջիններս ունեն ծաղկափոշու կառուցվածքի մի քանի ընդհանուր գծեր: Chitonioideae ենթաընտանիքը ունի 2 տիպի ծաղկափոշի, որը համապատասխանում է նրա Chitonieae և Sericodeae տրիբաներին:

Պալինոլոգիական տվյալները ցույց են տալիս նաև, որ Zygophylloideae ենթաընտանիքը հետերոգեն է, որի 2 տրիբաները ունեն որոշակի տարբերվող կառուցվածքի ծաղկափոշի: Բերված տվյալները հաստատում են նաև Nitraria ցեղի անջատումը առանձին Nitrarioideae ենթաընտանիքի մեջ: Աշխատանքում նկարագրվում է Zygophyllaceae ընտանիքի ծաղկափոշու 6 տիպ, որոնց հիման վրա արվում են մի շարք ենթադրություններ, այդ ընտանիքի ծաղկափոշու զարգացման ուղղությունների մասին:

Տեքստում բերված բոլոր նկարագրությունները ունեն միկրոլուսանկարներ:

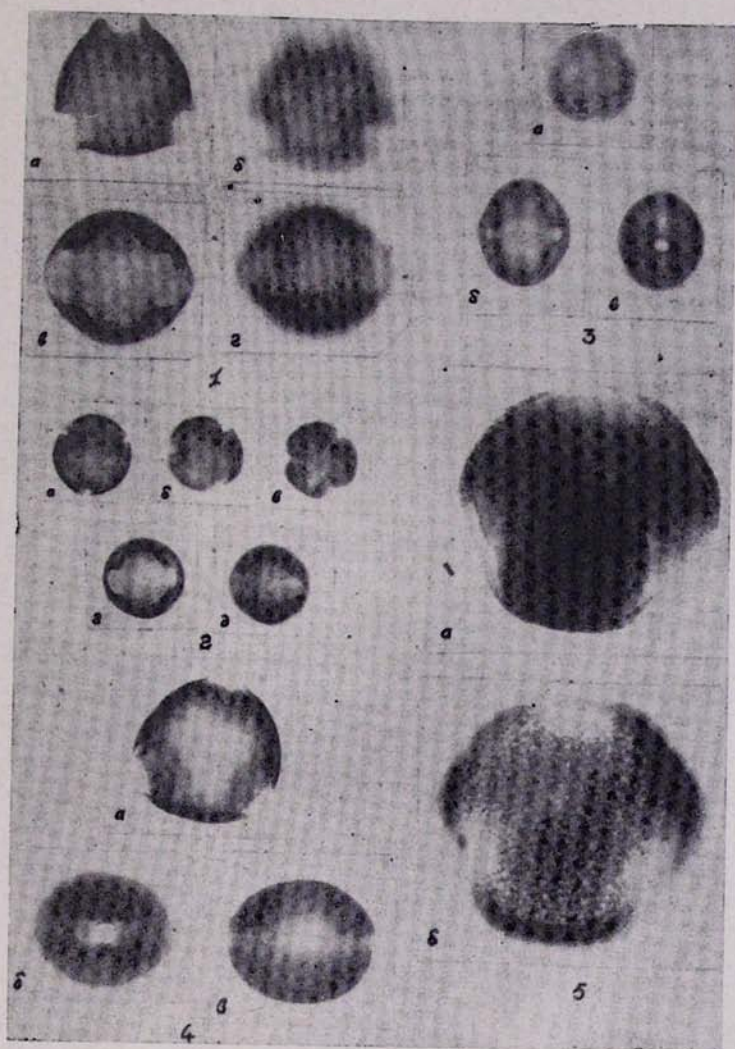


Таблица I. 1 (а, б, в, г) — *Peganum mexicanum* A. Gray;
 2 (а, б, в, г, д) — *Peganum nigelastrum* Bge; 3 (а, б, в) — *Tetriclis tenella* Ehrenb.) Litw; 4 (а, б, в) — *Augea capensis* Thunb;
 5 (а, б) — *Chitonia mexicana* Moç. et Sesse. (Ув. 7×90).

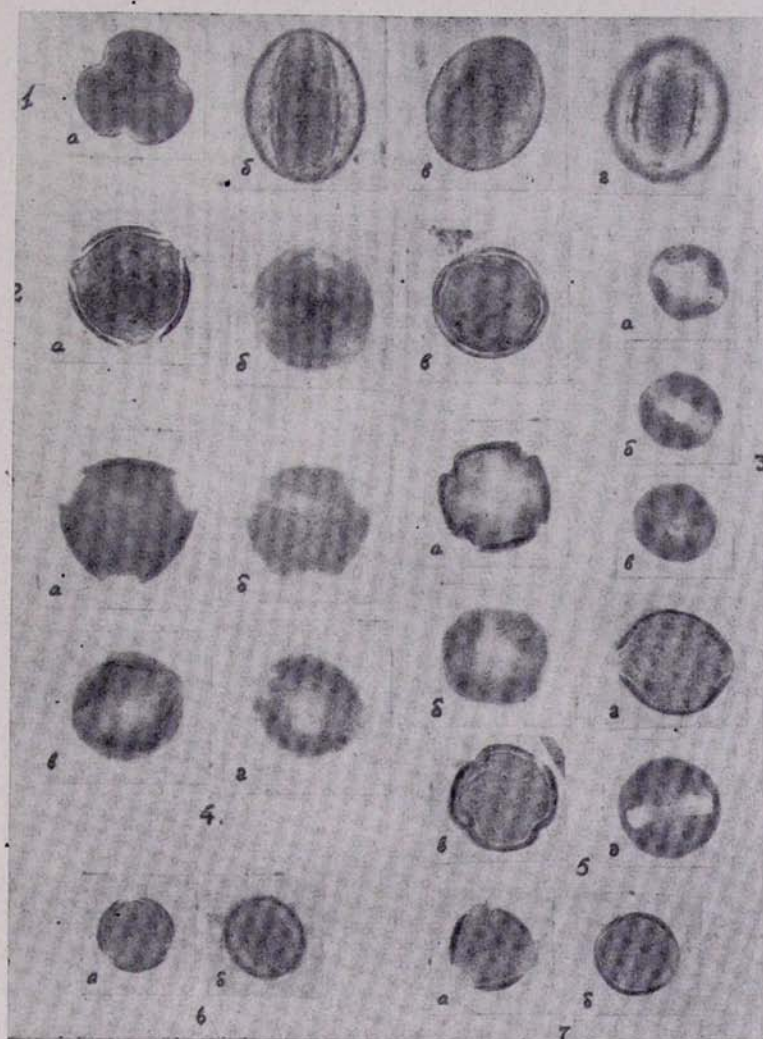
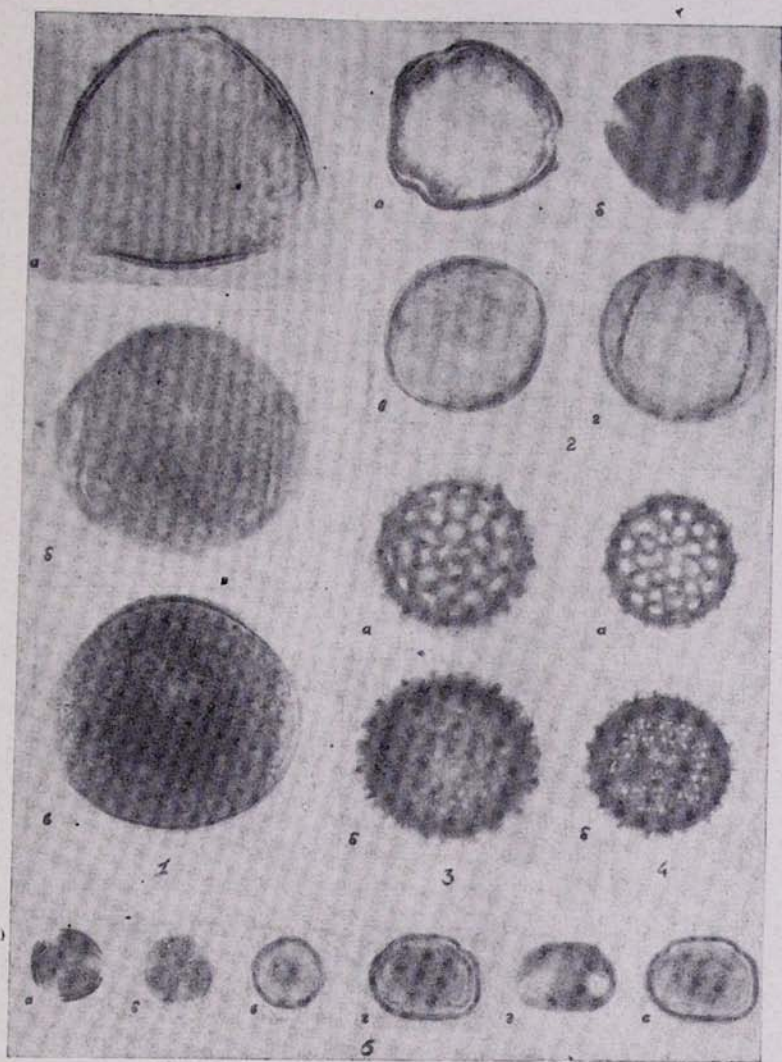


Таблица II. 1 (а, б, в, г)—*Fagonia cretica* L.; 2 (а, б, в)—*Fagonia aspera* C. Gay; 3 (а, б, в)—*Bulnesia arborea* (Jacq.) Engl. 4 (а, б, в, г)—*Milthianthus portulacoides* (Cham.) Bge. 5 (а, б, в, г)—*Portieria lorentzii* Engl.; 6 (а, б)—*Guaiacum breynii* Spreng; 7 (а, б)—*Guaiacum officinale* L.



Т а б л и ц а III. 1 (а, о, в)—*Seetzenia orientalis* Decne; 2 (а, б, в, г)
—*Seetzenia africana* R. Br. 3 (а, б)—*Tribulus cistoides* L; 4 (а,
б)—*Tribulus allatus* Del; 5 (а, б, в, г, д, е)—*Porlieria angusti-*
folia (Engelm.) A. Gray.